

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Л.П. Агулова

ХРОНОБИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Научный редактор –
д-р биол. наук, проф. Н.С. Москвитина

*Допущено Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию в качестве
учебного пособия для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению 020200 «Биология»
и биологическим специальностям*

Томск
2013

УДК 57.034(075.8)

ББК 28.073я73

А 27

Агулова Л.П.

А 27 Хронобиология : учеб. пособие. – Томск : Томский государственный университет, 2013. – 260 с.

ISBN 978-5-94621-360-8

В работе систематизированы современные знания о временной организации биологических систем.

Рассматриваются ритмическая структура различных экологических факторов среды обитания, основные закономерности наиболее изученных биологических ритмов растений, животных и человека. На примере суточных и сезонных ритмов, ритма «сон – бодрствование» дано представление об адаптивной роли временной организации. Излагаются классические и современные взгляды на проблему биологических часов и регуляцию биологических ритмов в организме, обсуждаются причины десинхроноза.

Для студентов биологических факультетов вузов, а также широкой аудитории читателей.

УДК 57.034(075.8)

ББК 28.073я73

ISBN 978-5-94621-360-8

© Томский государственный университет, 2013

© Л.П. Агулова, 2013

ВВЕДЕНИЕ

КОЛЕБАТЕЛЬНЫЕ РИТМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ – ФУНДАМЕНТАЛЬНОЕ СВОЙСТВО ВСЕХ ПРИРОДНЫХ ПРОЦЕССОВ

Колебания в природе обнаруживаются повсюду. Невозможно назвать область знаний, в которой не пришлось бы иметь дело с колебаниями. Смена дня и ночи, чередование времен года, цикличность геологических процессов, например периодическая смена суши морем и обратно (климатический маятник), ритмы движения планет, вариации солнечной активности, звуковые и электромагнитные колебания, морские волны, океанические приливы и отливы – все это различные формы колебаний.

Исключительное богатство колебательных процессов демонстрирует живая природа. Любая функция на всех уровнях развития живых организмов ритмична. Смена активности сном, дыхание, сердцебиение, ходьба, прилеты и отлеты птиц, линька, годовые кольца деревьев, популяционные колебания численности – это лишь самые очевидные проявления биологических колебаний. Ритмичность не обошла стороной и наши чувства, что ярко отражено в поэзии, например, в стихах русского поэта Ф.И. Тютчева (1803–1873):

Дума за думой, волна за волной –
Два проявления стихии одной:
В сердце ли тесном, в безбрежном ли море,
Здесь – в заключении, там – на просторе,
Тот же все вечный прибой и отбой....

Не будет преувеличением сказать, что колебания являются универсальной закономерностью, объединяющей все природные явления.

Причина универсальности колебательных процессов в природе заключается в том, что природные процессы являются саморегулирующимися. Регуляция и восстановление организации на всех уровнях связаны с взаимодействием механизмов с отрицательной и положительной обратной связью.

Системы с отрицательной обратной связью – это такие системы, в которых отклонения переменных от допустимых значений сводятся к минимуму с помощью торможения или активации центров управления этими переменными, образуя цикл. Отрицательная обратная связь поддерживает величины контролируемого параметра организма X вблизи оптимального уровня X_0 , создает устойчивость в системе (рис. 1).

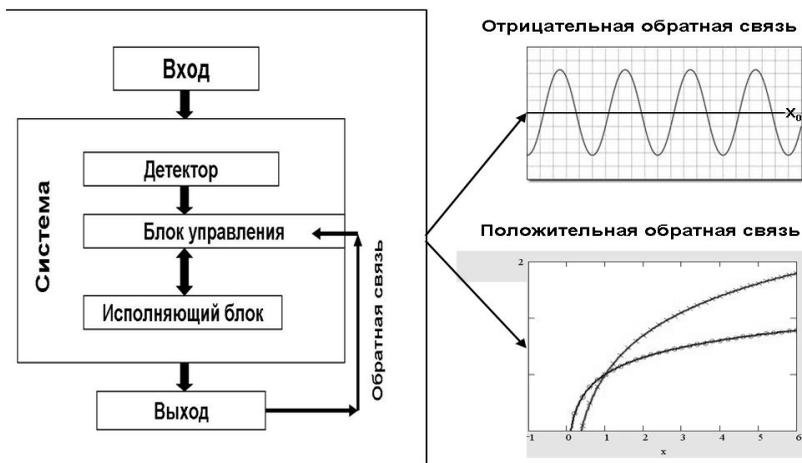


Рис. 1. Два основных типа регуляторных контуров с отрицательной и положительной обратной связью

Например, термостат, который поддерживает заданную температуру в холодильнике, состоит из датчика температуры и охладителя. Когда температура выше нормы, работает охладитель. Если датчик температуры фиксирует достижение заданной температуры, термостат отключает охладитель. Как только температура поднимается выше нормы, термостат опять включает охладитель.

Отрицательная обратная связь работает всюду вокруг нас, заставляя все, что нас окружает, сохранять состояние относительного равновесия и устойчивости. Регуляция с запаздывающей отрицательной обратной связью имеет фундаментальное значение для регулирования биологических процессов.

Примерами сравнительно хорошо изученных механизмов регуляции с отрицательной обратной связью могут служить механизмы регуляции работы генов в клетках, а также работы ферментов (*ингибирование* конечным продуктом метаболического пути). На уровне организма – нервные и гуморальные механизмы регуляции гомеостаза (терморегуляция, поддержание постоянной концентрации диоксида углерода и глюкозы в крови, pH и др.). В популяциях отрицательные обратные связи, например обратная зависимость между плотностью популяции и плодовитостью особей, обеспечивают гомеостаз численности. На основе отрицательной обратной связи работают биогеохимические циклы, теоретические основы которых разработаны в учении о биосфере и трудах по биогеохимии В.И. Вернадским, а также космические циклы. Наглядной иллюстрацией системы с отрицательной обратной связью может служить регуляция сокращений зрачка глаза (рис. 2).

Небольшое пятно света направляется на край зрачка и стабилизируется таким образом, что оно всегда направляется на одно и то же место глаза. В ответ на воздействие пятнышком света зрачок сокращается. Поскольку свет больше не проникает в глаз, зрачок рефлекторно расширяется. Как только свет снова попадает в глаз, это приводит к сокращению зрачка. Так как в проведении нервного импульса существуют временные задержки, в системе возникают спонтанные колебания, которые могут принимать регулярный характер.

Положительная обратная связь – тип *обратной связи*, при котором изменение выходного сигнала системы приводит к такому изменению входного сигнала, которое способствует дальнейшему отклонению выходного сигнала от первоначального значения. Положительная обратная связь не подавляет изменение в системе, а увеличивает его, обеспечивая максимально эффективное отклонение контролируемого параметра X_0 от его текущего значения (см. рис. 1).

Скачок температуры больного организма в роли защитного механизма от вирусов гриппа, которые подавляются высокой температурой, – пример отклонения температуры от нормы за счет работы положительной обратной связи. То же – скачок артериального давления при дефиците снабжения кровью какой-либо подсистемы организма.

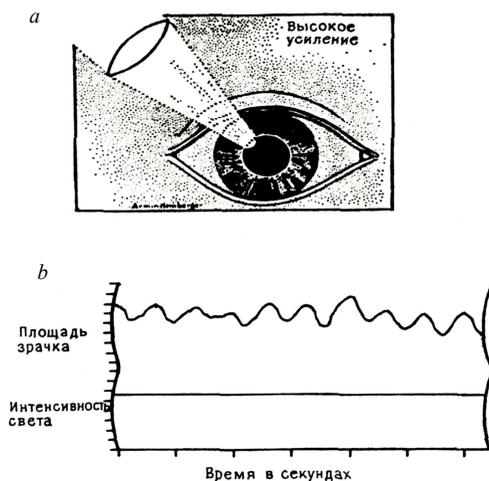


Рис. 2. Пример спонтанных колебаний площади зрачка:
a – устройство для инициации колебаний диаметра зрачка глаза при постоянной интенсивности света; *b* – спонтанные колебания площади зрачка

Принцип положительной обратной связи лежит в основе экспрессии генов в генных сетях. Взаимодействие процессов с положительной и отрицательной обратной связью, как будет показано в гл. 8, лежит в основе работы молекулярно-генетических внутриклеточных часов.

Таким образом, отрицательная обратная связь сохраняет в определенных пределах параметры системы, а положительная – меняет их. В целом они обеспечивают поддержание гомеостаза в изменчивой среде. Сложные открытые биологические системы, находящиеся вдали от равновесия, являются результатом длительной

эволюции. Все неустойчивые системы должны были за это время исчезнуть. Сохранились лишь те, в которых процессы имеют колебательную природу.

Колебательный характер процессов дает огромные преимущества системам, в которых они протекают. Назовем три из них.

Во-первых, колебания – практически неисчерпаемый источник для кодирования информации. Информационные связи между элементами системы являются необходимым условием возникновения и сохранения организации. Всякое воздействие принято делить на параметрическое – количественное (количество массы, энергии) – и информационное. Информационная часть обычно закодирована пространственными или временными кодами (*код – совокупность знаков (символов) и система определенных правил, при помощи которых информация может быть представлена в виде набора таких символов для передачи по каналам связи, обработки и хранения*). Пространственное кодирование лежит в основе взаимодействия фермента и субстрата, антигена с антителом, кодирования наследственной информации. Примерами временно-пространственного кодирования являются теле- и радиосигналы, биоэлектрическая активность органов и тканей, музыка, человеческая речь, танец, пение птиц и т.д. С помощью азбуки Морзе, оперируя только точкой и черточкой, можно кодировать и передавать очень большое количество информации. В случае колебаний возможности для информационного обмена расширяются до бесконечности, так как кодировку можно осуществлять варьируя частоту, амплитуду, форму, последовательность колебаний и тем самым передавать неограниченное количество информации.

Во-вторых, биохимические колебания позволяют совмещать в клетках живых организмов взаимоисключающие, противоположные по направлению процессы. Несовместимые биохимические превращения изолируются друг от друга организацией не только в пространстве, но и во времени. Пространственная организация в клетке осуществляется многими способами: объединением функционально связанных катализаторов-ферментов в крупные макромолекулярные комплексы, присоединением ферментов в опреде-

ленном порядке к внутриклеточным мембранам, разнесением несовместимых ферментов и полиферментных систем в различные отсеки, разделенные мембранами, обладающими селективной проницаемостью, и т.д. Однако не все конкурирующие процессы разделены в пространстве. Например, ферменты, катализирующие противоположно направленные процессы синтеза и расщепления глюкозы и гликогена – энергетического топлива, находятся в одном и том же отсеке. Для таких биохимических процессов основной формой организации является временная организация, т.е. периодический порядок работы несовместимых процессов во времени.

В-третьих, колебательный периодический (повторяющийся) характер изменения факторов среды (суточный, сезонный) позволяет живым организмам прогнозировать эти изменения и заранее к ним готовиться. Живые организмы выживают не потому, что умеют мгновенно реагировать на сиюминутные воздействия, а потому, что в процессе эволюции, приспосабливаясь к циклически изменяющейся среде, они сформировали своеобразную библиотеку программ поведения, которая позволяет «предвидеть» изменение всего комплекса условий, как абиотических, так и биотических. Живые организмы научились программировать свою деятельность. Причем программирование осуществляется целыми блоками – стереотипами поведения, которые генетически наследуются (суточный, сезонный стереотипы; миграционное физиологическое состояние; репродуктивное состояние).

Наряду с формированием поведенческих программ, у живых организмов появился механизм узнавания ситуаций, запускающих программу стереотипного поведения, которая наилучшим образом отвечает внешним обстоятельствам. Событием для организма стал сам факт узнавания, а программа реализуется автоматически. Например, сигналом к запуску сложной программы размножения могут служить определенные соотношения длины ночи и дня. Запуск программы миграционного поведения также зависит от соотношения светлой и темной частей суток.

Процесс непрерывного усложнения и совершенствования временной организации живых систем шел в течение миллионов лет эволюционного развития наряду со структурной эволюцией.

Историческая справка. О ритмическом изменении природных процессов, в том числе у живых организмов, известно было давно. Бесспорное доказательство этого можно найти в древних календарных системах народов Восточной и Южной Азии. В «Работах и днях» греческого поэта Гесиода, жившего около 700 г. до н.э., как и спустя шесть столетий в «Георгиках» римского поэта Вергилия, описаны подробные правила сельскохозяйственных работ и погодные приметы, основанные на видимости звезд. Традиционная китайская медицина, обязательно учитывающая фактор времени в диагностических и лечебных процедурах, своими корнями уходит во II–III тысячелетия до н.э. Греческий врач Герофил из Александрии за 300 лет до н.э. знал, что пульс у здорового человека меняется в течение дня. Началом научных исследований биоритмов в Европе принято считать 1729 г., когда французский астроном Жан-Жак де Меран обнаружил, что листья гелиотропа (от гр. *helios* – солнце, *tropos* – поворот) – растения семейства бурачниковых – продолжают поднимать и опускать листья в полной темноте.

Эксперименты де Мерана продолжил тридцать лет спустя его соотечественник ботаник Анри-Луи Дюамель. Он поместил горшок с гелиотропом в тёмный погреб и в тёмный сундук, плотно накрытый одеялами для поддержания постоянной температуры. Наблюдая за положением листьев вечером и утром, Дюамель пришёл к заключению: «...движение листьев растений не зависит от света и тепла». Тогда от чего же? Ответ на этот вопрос дал через сто лет швейцарский ботаник Огюстен Пирам Декандоль. Он освещал мимозу днём и ночью яркими фонарями, но та продолжала складывать листья на ночь и расправлять их с утра. Когда же Декандоль стал освещать листья только по ночам, мимоза перешла на новый ритм – днём спала, а ночью бодрствовала. На основании этих опытов ученый сделал вывод: суточный ритм растений есть некое внутреннее свойство, присущее им вне зависимости от светового дня. Но прошло ещё столетие, пока не было доказано, что «внутренний хронометр» имеется и у животных, в том числе у человека.

1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ О БИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМАХ. МЕТОДЫ ХРОНОБИОЛОГИИ

1.1. Основные понятия

Наука, посвященная изучению организации биологических систем во времени, называется хронобиологией (от гр. *хронос* – время, *биос* – жизнь, *логос* – учение, наука). Основная задача хронобиологии – выяснение роли фактора времени в существовании и развитии биологических систем.

Важнейшим инструментом исследования роли фактора времени в деятельности живых систем и их временной организации является изучение биологических ритмов. Наука, посвященная изучению биологических колебаний – биоритмов (биоритмология), является частью хронобиологии, но фактически она исчерпывает все основное содержание современной хронобиологии. В связи с этим разделение на хронобиологию и биоритмологию представляется искусственным.

Хронобиология – важнейший раздел теоретической биологии и относится к числу фундаментальных наук о жизни.

Колебания и их закономерности изучают не специально подготовленные специалисты – хронобиологи, а каждый узкий специалист (физиолог, цитолог, генетик, молекулярный биолог, зоолог, ботаник и т.д.) исследует их на своих объектах. И лишь выявленные ими закономерности сопоставляются и обобщаются в рамках хронобиологии. Отсюда следует, что хронобиология – междисциплинарная наука. Она включает в себя методы и представления всех естественнонаучных дисциплин, а также пользуется достижениями точных наук.

В настоящее время создана теория колебаний и волн – наука, изучающая колебательные и волновые движения независимо от их

природы. Под волновыми движениями понимают колебательные движения, распространяющиеся в пространстве.

Зная общие закономерности колебательных и волновых движений, можно предсказывать явления в самых разных областях науки. Основой предсказаний является наличие аналогий между колебательными и волновыми системами различной природы. Так, американский ученый А. Лотка в 1910–1920 гг. предложил математические модели гипотетических химических реакций, в которых возможны колебания концентраций реагирующих веществ. Такие реакции действительно были открыты. В 1951 г. Б.П. Белоусов обнаружил автоколебания в реакции окисления лимонной кислоты броматом калия в кислотной среде в присутствии катализатора – ионов церия Ce^{+3} . В течение реакции периодически изменялся цвет раствора от бесцветного (Ce^{+3}) к желтому (Ce^{+4}) и обратно. В настоящее время известен целый класс подобных этой реакции химических систем, которые демонстрируют колебания самой разной формы.

В 1925 г. А. Лотка выпустил книгу «Элементы физической биологии», где впервые были предложены математические модели роста популяций. Аналогичная модель была предложена итальянским математиком В. Вольтеррой (1926) для объяснения колебаний численности конкурирующих видов животных и растений. Эта модель получила название «хищник – жертва». Суть ее в том, что увеличение численности популяции жертв приводит к увеличению численности хищников, а это в свою очередь приводит к сокращению популяции жертв и потом, соответственно, хищников. В итоге численности популяций хищников и жертв испытывают циклические колебания около стационарных значений с одинаковой частотой, но смещённые по фазе (рис. 3).

В природе регулярные колебания в системе «хищник – жертва», обусловленные исключительно внутренними взаимодействиями компонентов данной системы, как предсказывала система уравнений, предложенная Лоткой, а затем Вольтеррой, удается обнаружить только при определенных условиях. Вместе с тем эта модель значительно способствовала развитию теории колебаний и теоретической биологии. Она инициировала активный поиск конкрет-

ных механизмов и условий возникновения колебаний в сложных экологических системах и создание на их основе новых, более совершенных математических моделей.

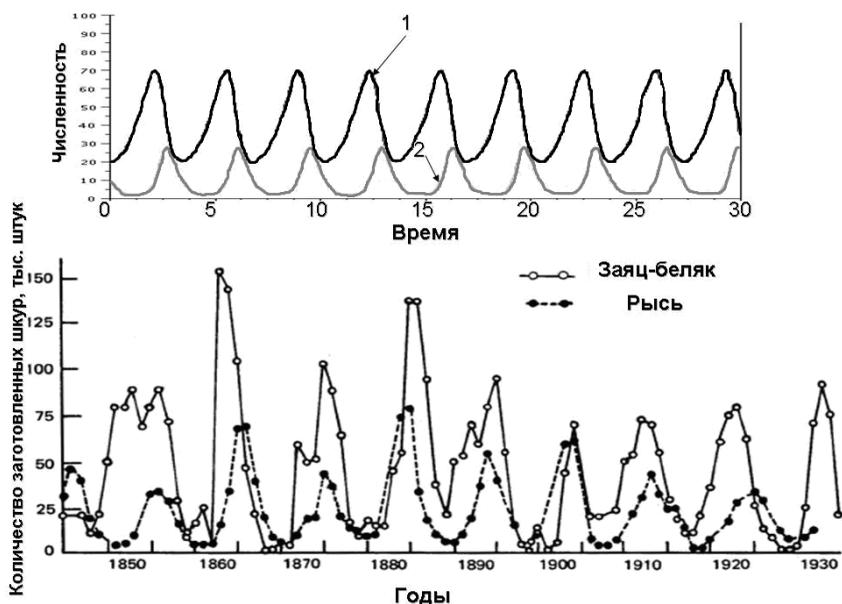


Рис. 3. Циклические колебания численности популяций.
Вверху – графическое представление математической модели межвидовой конкуренции (Лотка, 1925; Вольтерра, 1926):

1 – численность жертв; 2 – численность хищников.

Внизу – данные о заготовке пушнины охотниками в Северной Америке

В 1928 г. голландские ученые Б. Ван дер Поль и М. Ван дер Марк предложили динамическую модель сердца в виде трех связанных генераторов. С помощью этой модели авторы демонстрировали некоторые известные заболевания сердца, например аритмию, и пытались предсказать новые заболевания.

В биологии, экологии, медицине, теоретической физике, химии, метеорологии и экономике таких моделей существует много.

В настоящее время направления хронобиологических исследований весьма широки и разнообразны, это связано с универсальностью ритмических процессов в природе.

Автоколебания и автоволны. Все многообразие колебательных и волновых процессов, происходящих в открытых динамических системах, делят на два больших класса: вынужденные колебания и волны, автоколебания и автоволны. Для биологических систем, которые являются открытыми и неравновесными системами, характерны автоколебания и автоволны.

Определение автоколебаний и автоколебательных систем впервые было дано одним из создателей теории колебаний А.А. Андроновым более 60 лет назад.

Автоколебания – это незатухающие колебания, которые устанавливаются и поддерживаются за счет внутренней энергии системы. Для поддержания автоколебаний не требуется внешнего периодического воздействия. Частота и амплитуда колебаний определяются собственными параметрами системы.

Автоволны представляют собой процессы пространственного распространения автоколебаний в активных (способных к возбуждению) средах. Примером автоволн является распространение нервного импульса по нервному волокну. Автоволновые процессы в сообществах клеток лежат в основе механизмов морфогенеза, возникновения сердечных аритмий, процессов кратковременной памяти и других процессов, связанных с распространением возбуждения в нервных сетях. «Волны жизни» в популяциях распространяются не только вдоль временной оси, но и в реальном пространстве.

Автоколебания в биологических системах называют биологическими ритмами. Ритм (гр. *rhythmos*) есть повторение одного и того же события или воспроизведение одного и того же состояния через равные промежутки времени. Такое определение ритма не более чем абстракция, ибо реальные ритмы никогда не имеют строгого повторения. С каждым новым колебанием параметры ритма повторяются лишь приблизительно.

В настоящее время принято следующее определение биоритма: *биоритм – это повторение интенсивности или скорости какого-либо процесса, наступающее через приблизительно равные промежутки времени.* Повторяемость биологического явления относительна. Обычно каждое из повторений несколько отличается от предыдущих и последующих по амплитуде и продолжительности периода. Такая приблизительность повторения обусловлена тем, что в меняющейся среде точное механическое повторение параметров процесса организма было бы нецелесообразным с точки зрения адаптации.

Наряду с понятием «ритм» в биоритмологии очень часто используется понятие «цикл» (от гр. *kyklos* – круг) – совокупность явлений, составляющая кругооборот в течение известного промежутка времени, например годовой цикл. В физике цикл – это такое изменение состояния системы, в результате которого она возвращается в начальное состояние. Однако биологии ближе первое понятие цикла.

Понятия, которыми можно описать биологический ритм. К параметрам биологического ритма применимы те же понятия, которые приняты для описания колебательных процессов в физике и математике.

Основные параметры, характеризующие колебание, описываемое синусоидой: амплитуда, период, фаза и постоянная составляющая (рис. 4).

Амплитуда – наибольшее отклонение от среднего значения величины, совершающей колебания. Средний уровень, от которого отсчитывается амплитуда элементарного колебания, называется *постоянной составляющей*. В хронобиологической литературе ее называют *мезором*. *Период* – наименьший промежуток времени, через который значения колеблющейся величины начинают повторяться. Величина, обратная периоду ритма $f = 1/T$, показывающая, сколько колебаний совершилось в единицу времени, называется *частотой*. *Фаза* – момент цикла, когда регистрируется конкретная величина сигнала. Это может быть фаза максимума или минимума.

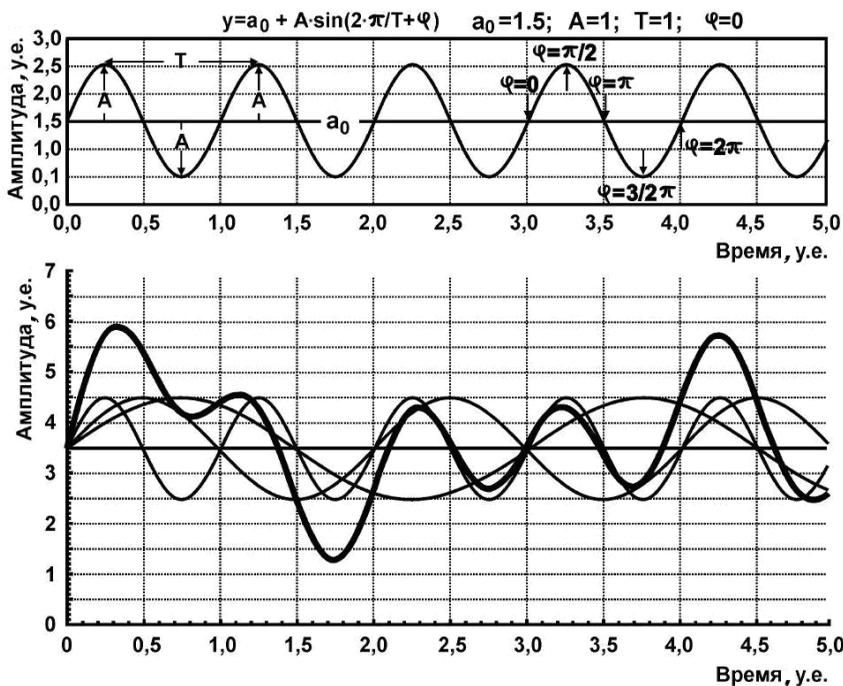


Рис. 4. Основные параметры, характеризующие колебательный процесс, описываемый синусоидой: a_0 – постоянный уровень, A – амплитуда, T – период, φ – фаза. Внизу показана результирующая колебательного процесса (жирная линия), обусловленного взаимодействием трех различных периодических процессов (тонкие линии)

Момент наибольшего подъема измеряемого показателя на временной оси в хронобиологической литературе называют *акрофазой*, момент наибольшего спада – *батифазой*. Если при одинаковой длительности периодов происходит сдвиг фаз на 180° , т.е. максимум одного ритма совпадает с минимумом другого, говорят об *инверсии ритма*. Примером инверсии ритма «сон – бодрствование» может служить ночная активность и дневной сон у человека в старческом возрасте или в состоянии стресса. Реальные биоритмы, как правило, отличаются от синусоиды, так как представляют со-

бой результат взаимодействия нескольких колебательных процессов. В нижней части рис. 4 приведен пример подобного взаимодействия.

Каждый параметр ритма имеет размерность и единицы измерения. Амплитуда, вариации амплитуды измеряются в тех же величинах, что и первичные результаты наблюдений. Для измерения длины периода служат единицы времени: год, месяц, неделя, сутки, час, минута, секунда. Обратная периоду величина – частота – измеряется в Герцах (Гц). Для измерения фазы применяют разные единицы. Расчетную фазу можно определять непосредственно во времени. Это удобно при длительности периода 24 ч, 1 неделя, 1 год. Если период не равен календарному циклу, измерение фазы в единицах времени перестает быть очевидным. Более точным является представление фазы в долях периода. Длительность всего периода принимается за полный круг, доли периода выражаются в градусах или радианах.

Для волновых процессов вводится понятие «длина волны» – расстояние между двумя ближайшими друг к другу точками, колеблющимися в одинаковых фазах, обычно длина волны обозначается греческой буквой λ . По аналогии с возникающими в воде от брошенного в неё камня волнами – это расстояние между двумя соседними гребнями волны, оно измеряется в единицах длины (метры, сантиметры и т.п.). Величина, обратная длине волны, называется *волновым числом* ($k = 2\pi/\lambda$) и имеет смысл пространственной частоты. Длину волны переменного электромагнитного поля в вакууме (или воздухе) можно рассчитать так: $\lambda = c/f$, где в числителе – скорость света в вакууме ($c = 299\,792\,458$ м/с), в знаменателе – частота f в Гц, результат – длина волны λ в метрах. Пользуясь приведенными соотношениями, можно легко перевести длину волны в частоту или наоборот, частоту в длину волны. Следует учесть, что в различных средах длина волны для сигнала одной и той же частоты может изменяться.

Любой ряд измерений во времени какого-либо параметра, проведенных в лаборатории или в естественных условиях, может быть представлен как набор элементарных колебаний, характеризую-

щихся амплитудой, периодом и фазой. Полный упорядоченный набор таких параметров называют *спектром*. Чем сложнее временной ряд, тем разнообразнее этот набор. Если имеют место периодические колебания простой формы, например гармонические, информация о колебании в этом случае содержится в его периоде (частоте), величине (амплитуде) и фазе. Спектр колебаний будет очень простым, содержащим одну частоту (рис. 5, 1).

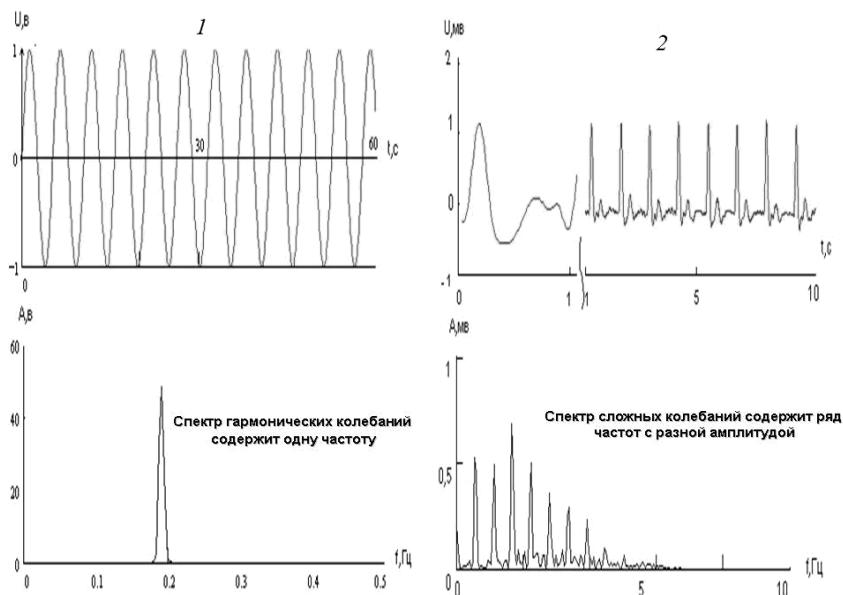


Рис. 5. Зависимость спектров колебаний от сложности сигнала

Если колебания являются результатом сложения нескольких составляющих с разным периодом, спектр будет сложным, содержащим ряд частот с разной амплитудой (рис. 5, 2).

Любой ряд измерений какого-нибудь параметра (в лаборатории и естественных условиях) может быть представлен как набор элементарных колебаний. Если каждое элементарное колебание ха-

характеризовать амплитудой и периодом, то полный упорядоченный набор таких параметров называют амплитудным спектром данного ряда измерений, или периодограммой, (рис. 6, 1). Соответственно может быть построен фазовый спектр.

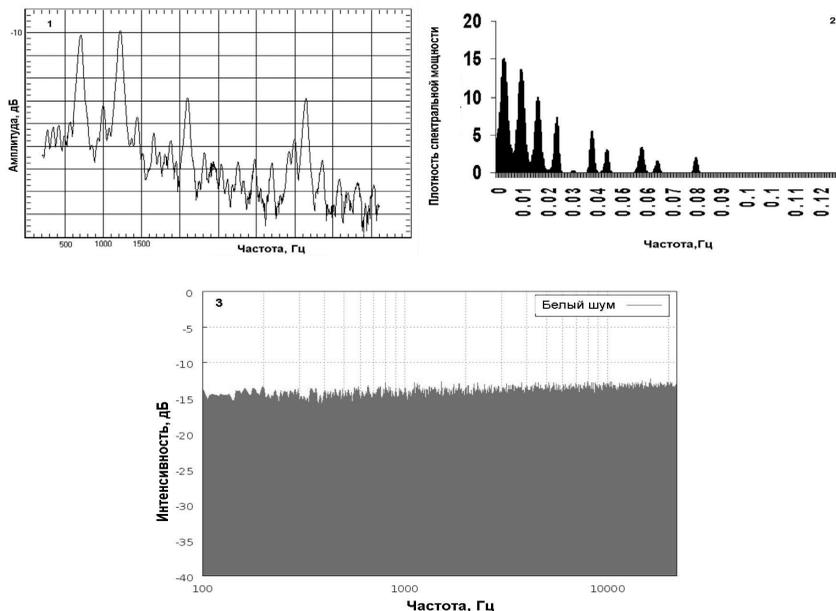


Рис. 6. Амплитудный спектр колебаний, или периодограмма, (1), спектр мощности (2), спектр белого шума (3)

Однако чаще по оси ординат откладывают особую величину, пропорциональную квадрату амплитуды, – плотность спектральной мощности (рис. 6, 2). В этом случае спектр называют спектром мощности колебаний (энергетическим спектром). Характерные особенности имеет спектр шума, когда в измеренном ряду вообще отсутствуют устойчивые периоды. Тогда в спектре не будет наблюдаться устойчивых пиков. Если все колебания будут иметь примерно одинаковую амплитуду, такой спектр будет называться спектром белого шума (рис. 6, 3).

Спектры нужно научиться читать. Те колебания, которые в данном временном ряду представлены существенно, т.е. амплитуда их значительно превышает случайные флуктуации и ошибки измерений, на спектре выглядят как пики.

Если амплитуда некоторого данного колебания меняется циклически с каким-то другим периодом, говорят об амплитудной модуляции данного колебания (рис. 7). Модуляция – это изменение по заданному закону во времени параметров какого-либо процесса. Есть амплитудная, частотная, фазовая модуляция.

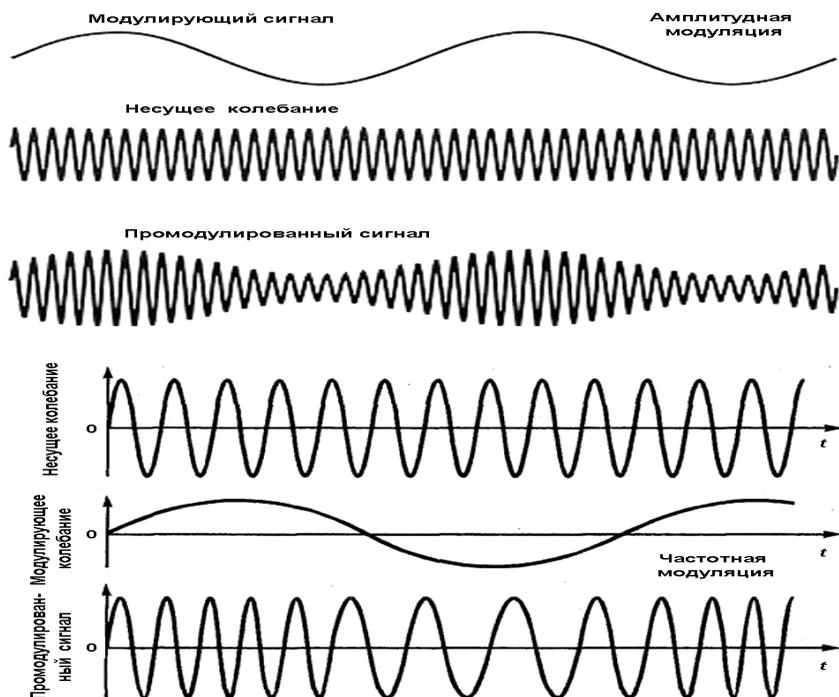


Рис. 7. Примеры амплитудной и частотной модуляции сигнала

На спектре амплитудную модуляцию легко увидеть по характерному взаимному расположению пиков. В простейшем случае

пик, соответствующий периоду основного колебания, имеет симметрично расположенных спутников. При частотной модуляции частота несущего колебания возрастает при увеличении амплитуды модулирующего сигнала, а при снижении, наоборот, уменьшается.

Каждый объект (каждое вещество) имеет свой характерный только для него набор частот собственных колебаний – частотный или энергетический спектр. Этот набор частот является своеобразной визитной карточкой объекта. В настоящее время по спектрам научились распознавать химический состав, структуру, симметрию и другие характеристики вещества. По форме сигналов и спектрам ритмов сердечных сокращений, биоэлектрической активности мозга, сосудов, мышц проводится диагностика заболеваний.

При сравнении спектров, относящихся к разным интервалам измерений (например, какой-либо параметр одного и того же организма, измеренный в разные дни, годы и т.д.), оказывается, что они всегда различаются: какие-то пики уменьшаются по амплитуде (спектральной плотности) либо вовсе исчезают, другие – увеличиваются или появляются новые. В этих случаях говорят, что спектры нестационарные.

Биологические ритмы связаны между собой по иерархическому принципу. Так, суточные ритмы модулируются многодневными ритмами. При этом параметры суточного ритма (период, амплитуда, вариабельность) будут зависеть от фазы многодневного. В фазах максимума и минимума, подъема и спада многодневного ритма суточный ритм будет иметь разные характеристики. Многодневные ритмы, например околонедельные, в свою очередь будут зависеть от фазы околосезонных, сезонных, годовых и т.п. ритмов.

Выявление иерархических связей между ритмами с разными периодами очень важно для построения прогнозов. Если будет составлен многолетний прогноз «поведения» какого-либо показателя без учета иерархической организации ритмов, такой прогноз будет плохо себя оправдывать.

1.2. Синхронизация и резонанс

Взаимодействие колебательных процессов осуществляется на основе синхронизации и резонанса, благодаря которым поддерживается целостность систем и происходит управление параметрами протекающих в них процессов. Понятия синхронизации и резонанса очень тесно связаны между собой.

Синхронизацией называется установление и поддержание такого режима колебаний двух или нескольких связанных систем, при котором их частоты равны, кратны или находятся в рациональном отношении друг с другом. Для возникновения синхронизации достаточно очень слабого сигнала. Полагают, что в некоторых ситуациях для синхронизации вообще не существует порога: как бы ни был слаб синхронизирующий сигнал, синхронный режим колебаний непременно наступит, если только различия в частотах осцилляторов (расстройка) не слишком велики.

При сближении частоты и фазы вынуждающей силы с одной из частот собственных колебаний системы происходит относительно большой избирательный отклик колебательной системы, который выражается в резком возрастании амплитуды колебаний – *резонансе* (от фр. *resonance*, лат. – *resono* – звучу в ответ, откликаюсь) (рис. 8).

Явление резонанса необходимо учитывать в практике. В частности, отдельные части станков и машин совершают во время работы небольшие колебания. Если частота этих колебаний очень близка или совпадает, может возникнуть резонанс. Машина, станок или опора, на которой он стоит, разрушатся. Известны случаи, когда вследствие резонанса разваливались на части самолеты в воздухе, ломались гребные винты у судов, рушились железнодорожные рельсы.

Предотвратить возникновение резонанса можно, изменяя либо собственную частоту системы, либо частоту силы, вызывающей колебания. С этой целью, например, солдаты, переходя через мост, идут не в ногу, а вольным шагом. В противном случае частота их шагов может совпасть с частотой собственных колебаний моста и он разрушится. Так произошло в 1750 г. во Франции, когда через

мост длиной 102 м, висящий на цепях, проходил отряд солдат. Подобный случай произошел и в Петербурге в 1906 г. При переходе по Египетскому мосту через реку Фонтанку кавалерийского эскадрона частота четкого шага лошадей совпала с частотой колебаний моста. Для предотвращения резонанса поезда переезжают мосты на медленном или на очень быстром ходу, чтобы частота ударов колес о стыки рельсов была значительно меньше или значительно больше частоты собственных колебаний моста.

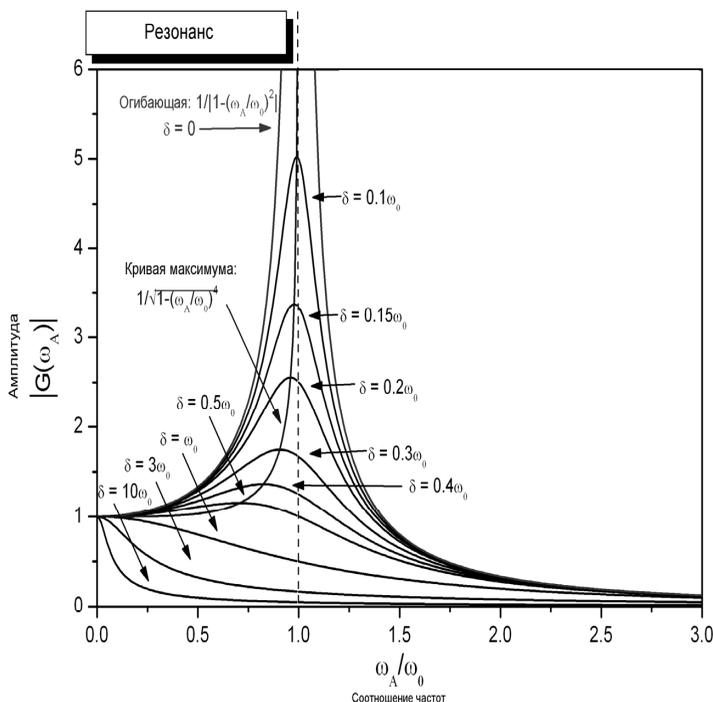


Рис. 8. Эффект резонанса для разных частот внешнего воздействия и коэффициентов затухания: ω_0 – собственная частота, ω_A – частота внешнего воздействия, резонанс максимален в случае $\delta = 0$, при $\omega_A/\omega_0 = 1$; δ – коэффициент затухания. Затухание колебаний – постепенное ослабление собственных колебаний, обусловленное потерями энергии колебательной системы. Затухание колебаний приводит к уменьшению амплитуды колебаний

Возможно, что к резонансным явлениям относятся эпилептические припадки, гипертонические кризы, инфаркты миокарда, резкие всплески численности или смертности микробов, насекомых и позвоночных животных, растений. Подход к этим феноменам с хронобиологических позиций позволит лучше понять механизм их возникновения.

В настоящее время известно более десяти видов различных резонансов, которые наблюдаются на разных уровнях организации систем. Резонансные методы приобрели в последние десятилетия широкое распространение при исследовании вещества в газообразном, жидком и твердом состоянии. Набор этих методов постоянно пополняется благодаря открытию все новых видов резонанса: параметрического, стохастического, диссипативного, оптического, акустического, электронного магнитного и ядерного магнитного, двойного электронно-ядерного, параэлектрического, циклотронного, γ -резонанса. Колебательные системы, способные резонировать, могут иметь различную природу и масштабы. Если говорить о микроуровне, то это могут быть электроны, электронные оболочки атомов, магнитные и электрические моменты атомов, молекул, примесных центров в кристаллах и т.д. На макроуровне – вращения и обращения планет, галактик.

Несмотря на обилие разных типов резонансов, во всех случаях общая картина резонанса сохраняется: вблизи резонанса возрастают амплитуда колебаний и энергия колебательной системы. Это возрастание прекращается, когда потери энергии (за счет теплового рассеяния или трения) компенсируют ее прирост.

Резонансные явления широко распространены в фотосинтезе в процессах переноса энергии (резонансная миграция энергии экситонного, индуктивного или обменного типа). Примером резонансных устройств, используемых биологическими объектами, является также плавательный пузырь у рыб. Диапазон воспринимаемых с помощью пузыря звуков у трески и сельди простирается от 300 Гц до 1,5 кГц и выше. Воздушная полость – резонатор имеется на груди ночной бабочки совки. Раскрывая крылья под определенным углом, бабочка может изменять его размеры и модуль упругости и

тем самым подстраивать частоту резонатора к определенным физиологически значимым для нее звукам. У другого представителя класса насекомых, бражника рода *Celerio*, заполненные воздухом мешки расположены на нижнегубных щупиках. Обычно диапазон воспринимаемых насекомыми звуков составляет от 6–9 до 20–40 кГц и выше. Для восприятия широкого звукового диапазона насекомые часто используют многокамерные системы резонаторов, каждый из которых воспринимает свой частотный диапазон сигналов. Характерный размер микропузырьков-резонаторов для звукового диапазона составляет величину порядка 0,5–1 см.

Хотя развитие рецепторов звука у членистоногих и позвоночных шло разными путями, наличие резонансных полостей, окруженных мембраной, характерно для большинства слуховых рецепторов. Внутреннее ухо человека состоит из сложной системы каналов и полостей (лабиринт), наполненных лимфой. Во внутреннем ухе звуковые волны, распространявшиеся в наружном ухе в воздухе, преобразуются в продольные колебания лимфы. Часть лабиринта, именуемая улиткой, представляет собой спирально закрученную трубку, имеющую 2,5 витка. Улитка состоит из трех разделенных тонкими перепонками каналов. Один из каналов содержит рецептор звука – кортиева орган, состоящий примерно из 24 000 чувствительных клеток с выступающими из них волосками. Эти клетки располагаются на базилярной мембране, а концы их волосков на специальной покровной мембране. Микроскопия кортиева органа показывает, что волокна базилярной мембраны имеют разную длину в разных участках завитков улитки, напоминая струны арфы. Работа слуховой системы основывается на резонансе колебаний в определенных участках базилярной мембраны. При колебаниях мембраны чувствительные клетки перемещаются, их волоски изгибаются, движения передаются окончаниям нервных клеток и вызывают появление нервного импульса.

Различные виды рецепторов кожной, суставной и мышечной чувствительности, преобразующие механическую энергию раздражения в биоэлектрическую активность, функционально также являются типичными резонансными фильтрами, выявляя тот или

иной вид механических воздействий. Так, рецепторы кожи различают разные степени и направления давления на кожу, в том числе движение воздушного потока, вибрацию. Суставные рецепторы, наряду с давлением, отмечают угол поворота сустава. Мышечные и сухожильные рецепторы сигнализируют о степени растяжения мышц и напряжения мышечных волокон. Исследование активности рецепторов различными способами (главным образом путем регистрации импульсации от отдельных афферентных волокон, отходящих от рецептора) в значительном числе случаев убеждает в том, что и здесь мы имеем дело с фильтрами, работающими по принципу биомеханического резонанса. Это очень четко показано для телец Фатера – Пачини, локализованных в толще кожи, рецепторов коленного сустава кошки, рецепторов мышечных веретен и сухожильных рецепторов Гольджи. Максимальная чувствительность телец Фатера – Пачини регистрируется на частотах 100–200 Гц. Таким образом, принцип резонансной настройки действует в таких исключительно важных средствах общения организма с внешним миром, как слуховая и кожно-мышечная чувствительность.

В настоящее время нет убедительных доказательств, что вкусовые и обонятельные рецепторы работают по принципу резонансной настройки. Восприятие запахов объясняется стереохимической теорией, предложенной Дж. Эймуром (1964 г.), в соответствии с которой форма молекулы определяет ее запах. Однако наряду с ней существует не нашедшая убедительных подтверждений, и непопулярная сейчас вибрационная теория Диксона – Райта, полагающих, что восприятие запахов происходит на основе взаимодействия колебаний молекул одоранта с резонирующими рецепторами слизистой носа. Не вполне еще ясен механизм действия болевых и температурных рецепторов, рецепторов ускорения.

Относительно работы зрительного анализатора также существуют принципиально разные теории: трехкомпонентная и нелинейная двухкомпонентная теория зрения С.Д. Ременко (1975). Согласно первой сетчатка глаза человека и цветовоспринимающих животных, вычлениет из широкого спектра электромагнитных колебаний узкий диапазон волн, длины которых лежат в пределах 350–700 нм (рис. 9,

на вклейке), благодаря тому, что в своем составе она имеет сине-, зелено- и красночувствительные колбочки, содержащих три группы фоточувствительных пигментов. Максимумы их спектров поглощения располагаются в полосах волн с длиной 445–450 нм (синий), 525–540 нм (зеленый) и 555–577 нм (красный). По другой модели имеются только два типа светочувствительных элементов сетчатки глаза – однотипные колбочки и палочки. По этой теории каждая колбочка содержит в себе два пигмента с рядом расположенными максимумами чувствительности: хлоролаб (чувствительный к жёлто-зелёной области спектра) и эритролаб (чувствительный к жёлто-красной части спектра). Эти два пигмента давно найдены и тщательно изучены. Приёмником синей части спектра в глазу является не колбочка, а палочка, содержащая родопсин.

1.3. Классификации биологических ритмов

Современные представления о временной организации сложились в результате изучения закономерностей лишь немногих составляющих спектра биологических ритмов. Это, в основном, околосоточные ритмы, отчасти сезонные и приливные лунные ритмы. Однако ритмы организмов не ограничиваются только этими ритмами. Спектр (набор) биологических колебаний простирается от долей секунд до сотен лет. При этом каждая составляющая спектра (каждая частота) является представителем своего уровня организации. Переход к более сложным уровням организации ведет к удлинению периода. Наиболее быстрые ритмы, связанные с передачей информации на клеточном уровне, длятся миллисекунды или секунды. Для процессов гуморальной и нервной регуляции, обновления клеточных и тканевых структур характерны временные отрезки длительностью от нескольких десятков и сотен секунд до суток и более.

Исключительное богатство ритмических явлений в биологическом мире делает необходимым построение классификации биоритмов. В настоящее время существует несколько классификаций:

1) по принадлежности к классу явлений (ритмы живой и неживой природы, ритмы растений, животных, человека);

2) по признаку функционального значения (экологические, или адаптивные, (суточные, приливно-отливные, сезонные) и функциональные);

3) по принадлежности к различным уровням организации – от клеток до популяций;

4) по признаку величины периода (микроритмы – колебания с периодом менее часа, мезоритмы – колебания с периодами ≥ 1 часа, но ≤ 1 месяца, макроритмы – ритмы с периодами ≥ 1 месяца; мегаритмы – сотни, тысячи и миллионы лет).

Наибольшее распространение получила классификация по признаку величины периода, предложенная в 1967 г. профессором Миннесотского университета Францем Халбергом, хотя далеко не все названия ритмов из этой классификации прижились в отечественной научной литературе.

Высокие частоты: $< 0,5$ ч (биоэлектрическая активность мозга, сердца, мышц, частота пульса, дыхания и т.д.).

Средние частоты: ультрадианный (0,5–20 ч); циркадианный (*circa* – около, примерно и *dies* – день, сутки), или околосуточный, (20–28 ч); инфрадианный (28 ч – 5 сут.).

Низкие частоты: циркасептидианные или околонедельные – (7 ± 3 дня); циркавигинтидианные – (21 ± 3 дня); циркатригинтидианные – (30 ± 5 дней); цирканнуальные – (1 год \pm 2 месяца).

1.4. Методы организации исследования биоритмов

При изучении биоритмов чрезвычайно важно предварительное планирование и организация наблюдений и экспериментов. Причем чаще всего возникают следующие вопросы: как часто должны проводиться измерения и сколько времени они должны продолжаться?

Основные правила проведения хронобиологических наблюдений следующие. Если необходимо судить о параметрах колебаний с

приблизительно известным периодом (T), интервалы между наблюдениями не могут быть больше $T/2$, а общая длительность не может быть меньше $2T$. Предположим, что необходимо выявить ритмы в диапазоне от 5 до 28 сут. В этом случае средние интервалы между наблюдениями не должны превышать 2,5 суток, а общая длительность наблюдений не должна быть меньше 56 (28×2) сут.

Наблюдения делятся на продольные и поперечные исследования. Продольные – это такие исследования, когда задачей является выявление ритмики и определение ее параметров у конкретного объекта. Поперечными исследованиями называются такие, когда в намеченные интервалы времени изучается не один и тот же объект, а разные члены группы, выбранные в случайном порядке. При этом предполагается, что ритмика исследуемой группы синхронизирована по периоду и фазе. Если же ритмику при поперечном исследовании выявить не удастся, это не значит, что ее нет, скорее всего, исследуемая группа плохо синхронизирована. В этом случае нужно выбрать в группе несколько индивидуумов и провести у них продольные исследования. Бывают случаи, когда продольная и поперечная организация исследований становятся предметом альтернативного выбора. Продольные исследования необходимы, когда число объектов, входящих в группы, невелико, а условия обитания группы заранее предрасполагают к десинхронизации. Вместе с тем продольные исследования чрезвычайно трудоемки и требуют от обследуемых и обследующего огромной выдержки, терпения и тщательности. Выбор между способами исследования определяется постановкой задачи и возможностями экспериментатора.

1.5. Временные ряды. Анализ временных рядов

Последовательность величин, являющаяся результатом наблюдения за определенным процессом во времени, называется временным рядом. При составлении временного ряда важно придерживаться некоторых правил отбора данных. Наблюдения желательно проводить через равные промежутки времени. Временной

ряд должен быть представлен измерениями, проведенными с учетом пола, возраста, внешних факторов. В любом временном ряду выделяют следующие составляющие: 1) систематическое движение, или тренд; 2) колебания относительно тренда с большей или меньшей регулярностью; 3) случайная или несистематическая компонента. Задача анализа временного ряда сводится к расщеплению реального ряда на компоненты и анализу каждой компоненты в отдельности.

Для выявления периодичностей во временном ряду применяют периодограммный и спектральный анализы. Спектральный анализ применяют в трех вариантах, ставших классическими: спектральный метод, в основе которого лежит расчет автокорреляционной функции; спектральный анализ Фурье; спектральный анализ максимума энтропии.

Из новых методов анализа временных рядов необходимо упомянуть два: вейвлет-преобразование – аппарат, хорошо приспособленный для изучения структуры неоднородных процессов, и метод, получивший в России название «Гусеница». Последний метод независимо разрабатывался в России, Великобритании и США (где его аналог получил название SSA – Singular Spectrum Analysis) и показал себя мощным средством исследования временных рядов. Подробное описание методов анализа временных рядов и примеры их практического использования можно найти в соответствующей литературе.

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое отрицательная и положительная обратная связь?
2. Приведите примеры положительной и отрицательной обратной связи в природных и технических системах.
3. Какие преимущества дает колебательный характер процессов системам, в которых они протекают?
4. Дайте определение понятиям «хронобиология», «биоритмология».

5. Чем отличаются вынужденные колебания и волны от автоколебаний и автоволн?
6. Чем отличаются автоколебания от автоволн? Что между ними общего?
7. Что такое биоритм?
8. Чем понятие «ритм» в биологических системах отличается от физического понятия?
9. Назовите основные параметры, характеризующие биологические ритмы.
10. Перечислите размерности и единицы измерения в которых измеряются параметры биологического ритма.
11. Что такое спектр колебаний и какие основные виды спектров существуют?
12. Назовите черты сходства и различия между синхронизацией и резонансом.
13. Перечислите основные виды резонансов и назовите общую для них черту.
14. Используется ли принцип резонанса в работе сенсорных систем живых организмов? Что известно в настоящее время об этом?
15. Какие существуют классификации биологических ритмов?
16. Расскажите подробно о классификации Ф. Халберга.
17. В чем заключается основное правило проведения хронобиологических наблюдений? Приведите пример.
18. При малочисленности группы более приемлема продольная или поперечная организация исследований?
19. Назовите правила отбора данных для составления временного ряда.

2. ПРОБЛЕМА БИОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ

Основная задача хронобиологии – выяснение роли фактора времени в существовании и развитии биологических систем. Каждый живой организм – от простейших до человека – обладает чувством времени. Однако пока нельзя дать исчерпывающие ответы на вопросы: что такое время, каков механизм его счета, существует ли специфичность биологического времени, в чем она заключается.

2.1. Четыре физические концепции времени

Современная философия определяет время как форму последовательной смены явлений и состояний материи. У физиков нет четкой договоренности о том, что такое время и какими свойствами оно обладает. Есть четыре основные концепции времени: статическая, динамическая, субстанциальная и реляционная.

Статическая концепция. Согласно этой концепции все моменты прошлого, настоящего и будущего всегда существовали и всегда будут существовать вместе. Вот как описал свое представление о времени немецкий математик Герман Вейль (1885–1955): *В объективном мире ничего не происходит. В нем все просто существует. Лишь по мере того, как взор моего сознания скользит по линии жизни, для меня оживает часть этого мира подобно мгновенному изображению в пространстве, которое непрерывно меняется во времени.* Картину мира, как ее представляет Вейль, можно сравнить с кинолентой: каждый кадр ее существует заранее, до того как увеличение попадает на экран, но в каждый данный момент зритель видит только определенные кадры. Таким образом, согласно статической модели события находятся на извечно занятых ими местах, а мы их просто пересекаем.

В сказаниях народов, как просвещенных, так и варварских, всегда говорилось о людях, умеющих видеть прошлое и предсказывать будущее. Много таких имен в Библии, например пророк Исаия. Если такие люди есть, значит, в статической концепции времени есть рациональное зерно. Вопрос в том, на самом ли деле такие люди существуют.

Динамическая концепция. Эта концепция господствует в обыденном сознании каждого человека. Каждый из нас исходит в своей жизни из того, что прошлого уже нет, хотя оно и скрыто в настоящем, возникшем на основе прошлого, а будущего еще нет, хотя оно в определенной степени заложено в настоящем.

Субстанциональная концепция. Эта концепция сложилась в ту пору, когда в научном мировоззрении преобладала система взглядов Галилея – Ньютона (1643–1727), т.е. классическая механика. Открытие абсолютного времени – важнейшее достижение классической механики. Время едино для всей бесконечной Вселенной. О свойствах времени классическая механика утверждает: время одномерно и однонаправлено из прошлого в будущее через настоящее (линейная модель); время абсолютно и независимо от явлений и тел во Вселенной. Какой бы ход событий (медленный или быстрый, равномерный или неравномерный) ни происходил с материальными телами, на времени это никак не отражается. Для всех событий во Вселенной можно было использовать единые точные часы, чтобы установить однозначную хронологию.

Аналогично в классической механике рассматривается пространство. Оно существует само по себе и вмещает тела и явления природы, не испытывая от них на себе никакого воздействия. Во все времена пространство неизменно, трехмерно, не имеет границ и описывается геометрией Евклида.

Реляционная концепция (лат. *relativus* – относительный) возникла, когда наука стала изучать быстрые движения, которые уже можно было сравнить со скоростью света. Эту концепцию поддерживает и развивает современная физика. Она основана на теории относительности Эйнштейна. Главный вывод теории состоит в том, что время, пространство и материя находятся в такой универ-

сальной взаимосвязи, в которой они теряют самостоятельность и выступают как относительные стороны единого и неделимого времени – пространства. Доказано, что течение времени зависит от скорости движения этих тел. Время течет тем медленнее, чем быстрее по отношению к наблюдателю движется тело. Факт этот установлен и в опытах с элементарными частицами, и даже в прямых опытах с часами на летящих самолетах. При больших скоростях движения тел, близких к скорости света, необходимо учитывать относительность времени, а при малых пользоваться законами классической механики. Создание А. Эйнштейном общей теории относительности явилось дальнейшим шагом в познании природы времени. Оказалось, что на темп течения времени влияет поле тяготения. Чем сильнее поле, тем медленнее течет время по сравнению с течением времени вдали от тяготеющих тел, где поле тяготения слабо. Этот вывод также был проверен в прямых экспериментах на Земле и с помощью астрофизических наблюдений на Солнце и звездах.

Таким образом, существует несколько моделей времени. Отсутствие единого подхода говорит о том, что каждая из моделей дает заведомо неполное и неточное описание реальности.

2.2. Существует ли специфичность биологического времени?

По этому вопросу существуют четыре точки зрения. Согласно первой – время едино во Вселенной, какого-либо особого биологического времени нет.

Согласно второй – время едино, но течение его в различных биологических системах происходит по-разному. В связи с этим актуально выявление механизма, от которого зависит переход от внешнего времени к внутреннему собственному времени системы, субъективной оценке времени. Иллюстрацией отличий течения физического и биологического времени является календарный и биологический возраст человека. Примером неодинакового течения времени

могут быть скорости реакций у разных биологических объектов. Мысль о том, что природа живых организмов обусловлена специфической временной организацией протекающих в них процессов, была высказана еще в середине XIX в. Карлом Эрнестом фон Бэр. К. Бэр много времени и энергии уделял изучению и описанию эмбрионального развития млекопитающих и птиц и хорошо знал зависимость скорости этого развития от температуры и других факторов. Он считал, что процесс развития, сохраняя в целом свою внутреннюю временную структуру, растягивается или сжимается во времени у животных из разных таксономических групп. Различные живые организмы живут в разных временных масштабах, в силу чего те интервалы времени, которые исчезающе малы для человека, могут быть огромными, например, для насекомых.

Третья точка зрения отстаивает качественную специфику биологического времени. В.И. Вернадский (1863–1945) ввел понятие биологического времени через понятие биологического пространства, которое является асимметричным (правые сахара и левые аминокислоты). Академик считал, что время в процессах жизни не может иметь «строение», противоречащее пространству, с которым оно неразрывно связано. Эта концепция, высказанная им на общем собрании АН СССР в декабре 1931 г., в последующем претерпела изменения; акцент был перенесен с особых качеств биологического пространства и времени на своеобразие взаимосвязей между ними в биосистемах. Разработать эту идею В.И. Вернадский не успел. Недавно итальянские психологи опубликовали на сайте журнала «Psychological Science» (2009) результаты нового исследования, показывающего, что представления о времени неразрывно связаны в нашем сознании с представлениями о пространстве, подтвердив отчасти высказанную более 70 лет назад гипотезу В.И. Вернадского. Проведенные итальянскими учеными эксперименты с праворукими людьми показали, что левая сторона пространства ассоциируется у них с меньшими числами и меньшими временными интервалами, чем правая.

Автор четвертой точки зрения – родоначальник немецкой классической философии И. Кант (1724–1804) – полагал, что человек

рождается с матрицей пространства-времени, представление о пространстве и времени является у него врожденным, априорным, доопытным. В эту матрицу он помещает, как в ячейки, все события и предметы и тем самым упорядочивает внешний мир.

2.3. Ощущение времени человеком в историческом аспекте

На протяжении всей истории культуры в оценке времени отчетливо прослеживаются три тенденции: 1) хаотическое восприятие; 2) линейное восприятие времени, текущего от прошедшего к будущему и начавшегося с какого-то исторического или астрономического события, например, от сотворения мира Господом Богом или Большого взрыва в соответствии с законами мегафизики; 3) циклическое, или круговое, восприятие. Для нас время – олицетворение упорядоченности. Однонаправленная стрела времени из прошлого в будущее через настоящее легла в основу идеи прогресса. Равные и легко исчисляемые отрезки времени сделали возможной индустриальную эпоху «Время – деньги».

Но далеко не каждая эпоха относилась ко времени именно так. Философ Алексей Федорович Лосев (1893–1986) проследил в книге «Античная философия истории» (1977), как развивались представления о времени у древних греков. Например, в поэмах Гомера события сменяют друг друга. Связи между ними, закономерности, которым они подчиняются, человек еще не в силах разглядеть. «Илиада» в подлиннике хранит следы этого давнего отношения ко времени как к чему-то неорганизованному, хаотическому. В нынешних пересказах древнегреческих поэм события, разыгравшиеся из-за похищения Елены Прекрасной, вытянуты в связанную и хронологически упорядоченную цепь, причем одно событие вытекает из другого, одно следует за другим. В самой же поэме, как утверждают переводчики, события то и дело перекрещиваются и перекрывают друг друга, а дни недели служат формальными метками, а не выполняют привычную для нас функцию временной шкалы.

Столь же небрежно относились ко времени средневековые хронисты: они знали, например, что древние не были христианами, но могли написать, что древняя римлянка отправилась к мессе, что на похоронах Александра Македонского были монахи с крестами.

В целом же во многих странах и в древности, и в Средневековье историю считали снова и снова повторяющейся. Вчера уходило со сцены лишь для того, чтобы в назначенный срок вернуться и сыграть прежнюю роль. Так, Аристотель, отмечал, что Троянская война у его современников не только далеко позади, но и впереди, поскольку круг вращается. И поныне в обиходе бытует поговорка «история повторяется». Циклы исторических событий уподобляются циклам природы с вечным возвращением времен года: весны, лета, осени, зимы. Символом времени служил круг – колесо времени.

Ламаисты ассоциировали время с непрерывным изменением и постоянным следованием четырех мировых периодов: разрушения, пустоты, основания, становления и снова разрушения. Колесо времени обычно устанавливают в буддийских храмах. На священных местах его роль иногда исполняло обычное колесо от телеги.

Однако археологические находки последних десятилетий показали, что наряду с представлением о времени как о круге – колесе, символом времени служила также спираль. Трипольская культура – так по названию села Триполье близ Киева называют археологи культуру, возникшую на огромных территориях Юго-Восточной Европы 5–6 тыс. лет назад, – оставила нам множество орнаментов в виде спиралей на керамике и кости. Некоторые историки считают, что в этих изображениях отразились представления людей и о структуре времени.

Спиральную структуру имеет и один из древнейших календарей мира, найденный в 1972 г. на месте одного из древнейших в Сибири поселении палеолита в окрестностях г. Ачинска в раскопках, проводимых под руководством В.Е. Ларичева. Возраст поселения оценивается в 18 тыс. лет. Жезл представляет собой фаллической формы стержень, покрытый спиральным узором из миниатюрных лунок. Подсчеты лунок (всего 1065) показали, что узор представляет собой знаковую систему. Так, «календарный блок» длитель-

ностью 273 дня соответствует циклу созревания человеческого плода, блок 360 дней – годовому циклу. Для этого же региона и близкого времени имеются и другие находки сложных астрономических пиктограмм.

Слово «время» возводится лингвистами к древнеславянскому «вьертемя», выражавшему представления о круговороте, возвращении к началу, каждый раз на новом уровне.

О восприятии времени человеком в историческом аспекте можно узнать из мифов разных народов. В мифологии многих народов мир разделен на несколько уровней и на каждом из них время идет по-своему: где медленнее, а где и быстрее, чем у обычных людей. Именно поэтому «душа» сибирского шамана во время занимавшего несколько часов камлания совершала, как считали его соплеменники, чрезвычайно долгие, многолетние путешествия по иным уровням мира.

Или другой пример. Средневековая шотландская легенда рассказывает о поэте, заключенном в царство фей. При прощании повелительница этого царства говорит поэту: «В стране фей время идет быстро, друг мой. Ты думаешь, что пробыл здесь три дня, но на самом деле прошло семь лет с тех пор, как мы с тобой встретились». И в русских сказках герой, как ему кажется, проводит у чертей всего сутки, дома же его не было три года.

Возможно, в этих сюжетах преломляется относительность времени, по крайней мере, относительность личного времени.

Ощущение человеком и человеческим обществом времени в психологическом и историческом аспектах часто предвосхищает научное физическое познание времени. У Александра Блока есть такие строки:

Нам казалось: мы кратко блуждали.
Нет, мы прожили долгие жизни....
Возвратились – и нас не узнали,
И не встретили в милой отчизне.
И никто не спросил о Планете,
Где мы близились к юности вечной.....

«Моей матери» (1904)

Эти стихи были написаны в 1904 г., за год до знаменитой статьи А. Эйнштейна «К электродинамике движущихся тел», обозначившей рождение специальной теории относительности. Не удивительно, что поклонники поэзии годы спустя сочли, что Блок предвосхитил теорию Эйнштейна, постигнув неведомыми путями неизвестное тогда положение о разной скорости течения времени для обычных землян и путешественника, совершившего дальний космический рейс с околосветовой скоростью. Но с не меньшим успехом можно обнаружить в этих стихах отражение мифологического представления о времени.

2.4. Психофизиологические особенности восприятия времени человеком

В изучении восприятия времени можно выделить два взаимодополняющих подхода – психофизиологический и физиологический. Экспериментальная психология пытается понять, как влияют на восприятие и оценку времени человеком различные факторы. Все многообразие факторов, определяющих особенности субъективной оценки времени (длительности), можно разделить на три основные группы: характер ситуации, т.е. влияние окружающей среды и выполняемой задачи; влияние мотивации, т.е. отношение к выполняемой задаче; физиологические особенности организма. Физиология изучает нейрональные и мозговые процессы, лежащие в основе кодирования временных интервалов. Несмотря на многолетнее пристальное внимание физиологов к проблеме восприятия времени, механизмы этого явления пока остаются неясными.

По современным представлениям, у человека нет специального временного анализатора. Еще И.М. Сеченов впервые указал на то, что восприятие времени, как и пространства, осуществляется несколькими «чувствительными приборами». Первоначально он считал, что решающая роль принадлежит здесь органу слуха. Однако в ходе дальнейших исследований ученый пришел к выводу, что восприятие временных промежутков доступно любому органу

чувств. Иными словами, представление о времени может возникать на основе слуховых, зрительных, осязательных, мышечно-суставных и других ощущений.

Способность к оценке времени зависит от возраста. Эти исследования проводились на различных группах испытуемых – от детей до пожилых людей. Доказано, что с возрастом биологическое время замедляется, это заметно проявляется в физиологических процессах. Постепенное замедление физиологических процессов создаёт иллюзию у пожилых людей, что время всё более и более убыстряет свой бег. С возрастом изменяется точность воспроизведения заданных интервалов. Установлено, что способность четко оценивать длительность промежутков времени во временных единицах (чувство времени) отсутствует у детей в возрасте до 10 лет и формируется к 16-летнему возрасту. У 13–16-летних школьников заметное влияние на точность оказывает предшествующий опыт в оценке времени. Некоторые исследователи отмечают половые различия в оценке временных интервалов. Мальчики в возрасте 10–11 лет обладают большей точностью распознавания временных отрезков, чем девочки. Взрослые мужчины недооценивают, а женщины переоценивают (секунды принимают за минуты) одни и те же интервалы времени. Однако в ряде работ различий выявлено не было.

Отмечают связь между точностью воспроизведения или оценки временных интервалов со свойствами темперамента, уровнем интеллекта, тревожности, силой и подвижностью нервных процессов, характером вегетативной регуляции, профилем функциональной асимметрии мозга. В частности, сотрудниками кафедры физиологии Томского университета было установлено, что левши по сравнению с правшами и амбидекстрами менее точно воспроизводят короткие звуковые сигналы длительностью от 0,8 до 35,3 с.

У 13–16-летних школьников заметное влияние на точность оказывает предшествующий опыт в оценке времени. Показано, что точность отмеривания интервалов времени увеличивается с ростом интеллекта.

Примеры зависимости восприятия времени от состояния и индивидуальных особенностей человека. В современной научной

и художественной литературе приводится много свидетельств неравномерности течения времени стрессовых ситуаций, когда в сознании человека время «сжимается» или, наоборот, «растягивается».

Стремление человека сократить срок пребывания в состоянии беспокойства и ожидания ярко выражено в мольбе Фауста: «Бес, помоги и сократи мне время страха; что должно произойти, пусть произойдет немедленно». Ф.М. Достоевский (1821–1881) так описывает переживания одного из своих героев перед казнью: «Выходило, что остается жить минут пять, не больше... Эти пять минут казались ему бесконечным сроком (переоценка времени), огромным богатством; ему казалось, что в эти пять минут он проживет столько жизней, что еще сейчас нечего и думать о последнем мгновении...». Это не просто плод художественного воображения. Достоевский сам был приговорен по делу петрашевцев к смертной казни, об отмене которой узнал буквально в последний момент; вероятно, он пишет о своих переживаниях.

Радость и другие сильные положительные чувства заставляют недооценивать временные интервалы, а отрицательные эмоции – переоценивать. Был поставлен опыт: испытуемым дали послушать две записи романса Н.А. Римского-Корсакова «Пророк» в исполнении рядового певца и Ф.И. Шаляпина. В первом случае слушатели довольно точно оценивали продолжительность звучания записи, а во втором впечатление оказывалось настолько сильным, что получить сколько-нибудь точный ответ просто не удавалось.

Космонавт А.А. Леонов, первый человек, вышедший в открытый космос, рассказывает (1971), что время, проведенное за бортом, сократилось для него чуть ли не вдесятеро и сам объясняет это испытанным им чувством радости. Прямо противоположное восприятие времени связано с отрицательными эмоциями, которые заставляют растягиваться секунды, минуты или часы (переоценка времени). Например, бывали такие случаи в аварийных ситуациях, когда командир самолета отдавал приказ членам экипажа катапультироваться, ждал от них ответа, как ему казалось, несколько

минут и, не дождавшись, катапультировался сам. Объективная проверка показала, что за минуты он принял секунды.

Изоляция от датчиков времени. Неожиданным оказался ответ на вопрос, как ощущает время человек, оказавшийся в изоляции от мира и лишенный возможности не только сверяться с часами, но и следить за сменой дней и ночей. Казалось бы, в таких условиях время должно тянуться медленно и тягуче, но дело обстоит не так просто: время может ускоряться, тридцать минут оцениваться как двадцать, четыре месяца могут превратиться в два.

Для имитации межпланетного полета используются сурдокамеры. Они позволяют не только устранять некоторые геофизические факторы (смену светлого периода суток ночью, природный шум, перепады температуры и влажности воздуха, колебания радиации и т.д.), но и в какой-то мере исключать влияние социального окружения. Испытуемый, помещенный в сурдокамеру, знал о продолжительности эксперимента (7 суток), но у него не было часов для контроля за временем и отсутствовал распорядок дня. По инструкции он мог, когда хотел, ложиться спать, есть, вести записи в дневнике, заниматься гимнастикой и т.п. Через несколько суток наступило нарушение ориентации во времени, что было видно из его отчетов по радиопереговорному устройству. В результате он подготовился к выходу из сурдокамеры на 14 ч раньше намеченного срока. Аналогично текло время для шахтеров обвалом на три недели заключенных под землей. Они считали, что провели в подземной ловушке всего четыре – пять дней.

Особенности течения времени изучались в условиях изоляции от датчиков времени в специальном бункере в Институте физиологии поведения им. Макса Планка в Баварии. Камера представляла собой бетонный бункер глубоко под землей. Помещение с постоянной комфортной для человека температурой, атмосферным давлением, влажностью, лишенное окон, телевизора и всех других возможных каналов информации о времени суток. Температура тела, ее суточные колебания с амплитудой около 1°C, непрерывно регистрировались с помощью ректального датчика. Порции мочи собирались для исследования водного и электролитного баланса.

Контактные микродатчики регистрировали двигательную активность. За 18 суток обследуемые «отстали» от астрономического времени на 32,5 ч, т.е. их сутки состояли не из 24, а почти из 26 часов. В этом ритме к концу эксперимента у испытуемых и наблюдалось колебание всех физиологических функций.

Интересны также опыты французских спелеологов, которые вместо сурдокамеры использовали глубокие пещеры. Так, в 1962 г. Мишель Сиффрэ провел в одной из пещер 2 месяца. Через 1 000 ч (более 40 суток) ему казалось, что прошло всего лишь 25 суток. А когда необычный эксперимент закончился и друзья пришли за ним, он заявил: «Если бы я знал, что конец так близок, я бы давно съел оставшиеся помидоры и фрукты». В 1967 г. восемь венгерских исследователей провели ровно месяц под землей в одной из пещер известково-доломитовых Будайских гор, являющихся частью Задунайского среднегорья. Члены экспедиции не имели ни часов, ни радиоприемника. И когда они получили по телефону приказ подняться на поверхность, то оказалось, что подсчеты времени, произведенные в пещере, на четверо суток отстали от действительности. При этом «биологические часы» первые 10 дней у всех членов экспедиции вели себя синхронно, а потом во временной ориентации начались расхождения.

В экспериментах с изоляцией, кроме отсутствия каких-либо датчиков времени, имеется еще один фактор – малая наполненность промежутков времени деятельностью, монотонность существования. По-видимому, чем меньше событий, тем слабее ощущаем мы ход времени. Из сказанного можно заключить, что хотя физиологические процессы человека при постоянных условиях продолжают сохранять какое-то время циркадную ритмичность, однако правильная ориентация во времени без «времендатчиков» становится нереальной. Люди, лишённые астрономических и социальных датчиков времени, начинают жить в своем собственном времени.

Контрольные вопросы и задания

1. Какая из физических концепций времени представляется Вам наиболее правдоподобной и почему?
2. В чем заключаются основные отличия субстанциональной и реляционной концепций времени?
3. Знаете ли Вы факты, подтверждающие или отрицающие специфичность биологического времени?
4. Кому принадлежит точка зрения, что время в процессах жизни не может иметь «строение», противоречащее пространству, с которым оно неразрывно связано. Существует ли специфичность биологического времени?
5. Менялось ли ощущение времени человеком по мере его развития?
6. Чем отличаются круговое и спиральное представления о времени?
7. Есть ли у животных и человека специальный анализатор для восприятия времени?
8. Приведите примеры, иллюстрирующие зависимость восприятия времени от состояния и индивидуальных особенностей человека.
9. Каковы особенности восприятия времени человеком в условиях изоляции от датчиков времени?

3. РИТМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Циклические процессы есть то, что объединяет наш мир во всех доступных современной науке пространственно-временных масштабах – от микромира до Вселенной. Цикличность – один из главных законов природы.

Источником широкого спектра колебаний является Земля. По отношению к ней в настоящее время можно выделить четыре основных внешних источника регулярных и периодических микро-, мезо-, макро- и мегаколебаний, которые можно зарегистрировать на Земле. К этим источникам относятся:

- 1) процессы обращения и вращения небесных тел;
- 2) циклическая природа солнечной активности;
- 3) секторная структура межпланетного магнитного поля;
- 4) колебательные процессы, которые возбуждаются в оболочках Земли – магнитосфере, ионосфере, озоносфере, нейтральной атмосфере – при пересечении планетой потоков космических лучей, солнечного ветра, электромагнитных волн.

3.1. Цикличность движения небесных тел. Схема Солнечной системы

Во время вращения небесных тел вокруг собственной оси, обращения их относительно друг друга и вокруг общего центра тяжести небесные тела проходят особые области орбит и космического пространства, которые прямо или косвенно оказывают влияние на земные процессы. К таким явлениям относится, например, парад планет – выстраивание всех девяти планет Солнечной системы по одну сторону от Солнца. Это редкое событие (оно происходит один раз в 179 лет) может отразиться на Земле изменени-

ем погоды, наводнениями, землетрясениями, возмущениями магнитосферы и т.д.

Следствием движения небесных тел и влияния их друг на друга является то, что в структуре и свойствах Земли и ее биосферы отражена не только собственная история, но и история Солнечной системы и нашей Галактики. Например, помимо своего обращения вокруг Галактического Центра, звезды (в том числе и Солнце с планетами) испытывают еще колебательное движение относительно плоскости Галактики (рис. 10).

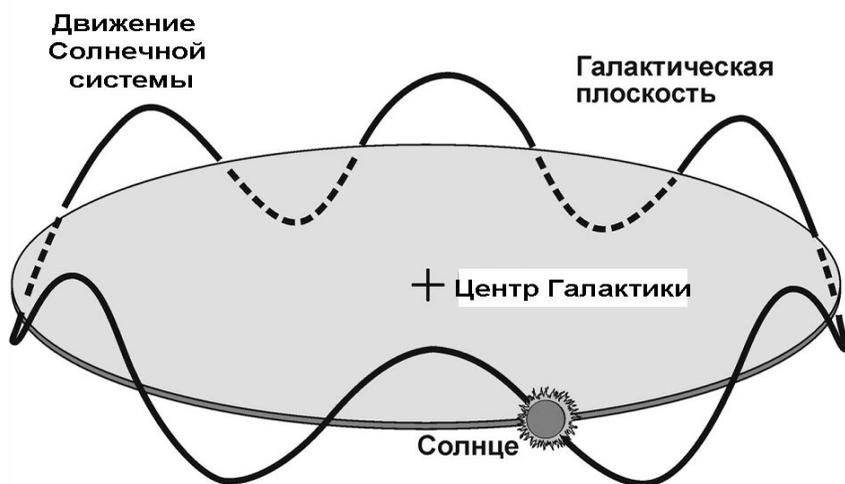


Рис. 10. Схема колебаний Солнечной системы относительно плоскости Галактики

Гравитационное поле Галактики плоское. Звезда ниже галактической плоскости притягивается, набирает скорость, «падает» на эту плоскость и «проскакивает» ее. Далее она, замедляясь, поднимается выше плоскости, затем «падает» снова и снова «проскакивает». Расчеты показывают, что период этих колебаний для Солнца составляет около 30 млн лет. В Галактической плоскости сосредоточена газопылевая составляющая вещества Галактики. Галак-

тические газ и пыль имеют облачную структуру. За время существования биосферы Солнечная система побывала в разных межзвездных облаках около десятка раз. Это может иметь экологические последствия, такие как регрессии океана, существенные климатические изменения, массовое выпадение на Землю космических тел и образование в осадочных породах мощных геохимических аномалий, крупнейшие биологические катастрофы. Так, если облако достаточно плотное, то количество энергии, поступающее на планету от Солнца, уменьшается, должно последовать похолодание. Общеизвестно, что оледенения неоднократно случались в истории Земли. Оледенения могут происходить по разным причинам, и прохождение Солнечной системы через галактическое газопылевое облако – одна из них. В пылевой компоненте облака присутствует довольно много органических соединений абиогенного происхождения. Попадание этих веществ в земную атмосферу могло иметь далеко идущие для нее последствия.

Для обнаружения космических воздействий на историю земной биосферы необходимо иметь какой-нибудь обобщенный показатель хода биологической эволюции. Такой индекс, измеряющий изменения биологического разнообразия биосферы для фанерозойской зона (палеозойская, мезозойская и кайнозойская эры продолжительностью около 570 млн лет) был вычислен американскими исследователями Д. Раупом и Дж. Сепковски (США) на основе анализа данных по морским ископаемым (рис. 11).

Индекс отражает скорость исчезновения семейств морских организмов за каждый миллион. Оказалось, что для указанного интервала времени имеется некоторая средняя скорость – 3–5 исчезающих семейств на 1 млн лет. Но на этом фоне существуют эпизоды, когда происходят чрезвычайные события: за тот же миллион лет исчезает 15–20 семейств (приблизительно 1 200 видов). Они обозначены буквами G, N, M. Пик M соответствует одному из наиболее известных вымираний – исчезновению около 65 млн лет назад гигантских рептилий – динозавров. Относительно подробные данные имеются для последних 250 млн лет эволюционной истории. На этом участке авторы работы выделили цикличность со

средним периодом, составляющим около 26 млн лет. С учетом большой погрешности вычислений нельзя не обратить внимание на его близость к периоду осцилляций Солнца относительно галактической плоскости (30 млн лет). В связи с этим некоторые ученые предполагают, что массовые вымирания биологических семейств и видов сопряжены с пребыванием нашей Солнечной системы в галактических газопылевых облаках.

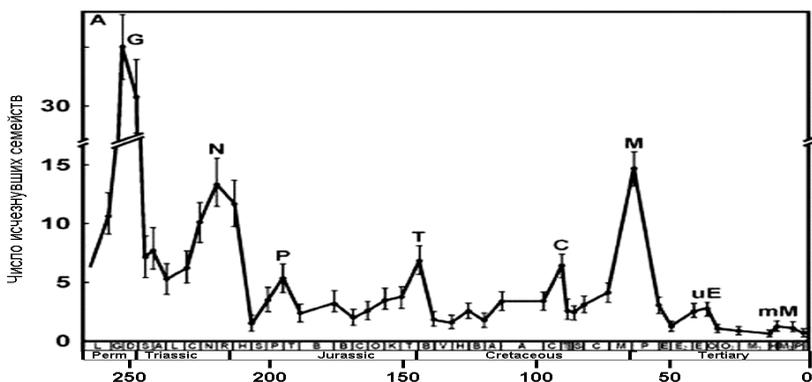


Рис. 11. Изменение индекса видового разнообразия биосферы для фанерозоя. По вертикальной оси – число исчезнувших семейств в расчете на 1 млн лет (по морским ископаемым). По горизонтальной оси – геологическая шкала времени – от современности (ноль) в прошлое

Схема Солнечной системы. Солнечная система является частью спиральной галактики Млечный Путь, имеющей диаметр около 30 тысяч парсек (или 100 тысяч световых лет) и состоящей из приблизительно 100 миллиардов звёзд. В настоящее время Солнце находится во внутреннем крае рукава Ориона-Лебедя – одного из спиральных рукавов нашей Галактики, между рукавом Персея и рукавом Стрельца, в так называемом Местном межзвёздном облаке – области повышенной плотности (рис. 12, на вклейке), вращается вокруг Галактического центра по почти круговой орбите со скоростью около 217 км/с и совершает полный

оборот за 226 млн лет. Этот промежуток времени называется галактическим годом. Помимо кругового движения по орбите, Солнечная система совершает, как уже отмечалось, вертикальные колебания относительно галактической плоскости, пересекая её каждые 30–35 млн лет и оказываясь то в северном, то в южном галактическом полушарии.

Солнечная система состоит из центрального светила – Солнца – и восьми больших планет, обращающихся вокруг него, и их спутников, множества малых планет, комет и метеорного вещества (межпланетной пыли). Земля – третья от Солнца планета Солнечной системы.

Земля обращается вокруг Солнца по эллиптической, близкой к круговой орбите со скоростью 29,76 км/с на среднем расстоянии 149,6 млн км за период, равный 365,24 средних солнечных суток. Период вращения Земли вокруг своей оси равен в среднем 23 ч 56 мин 4,1 с. Наша планета имеет спутник – Луну. Вращение Земли вокруг собственной оси вызывает смену дня и ночи, наклон оси и обращение вокруг Солнца – смену времен года. Силы притяжения Луны и Солнца в сочетании с центробежными силами, развивающимися при вращении систем «Земля – Луна» и «Земля – Солнце», создают периодические (2 раза в сутки) колебания уровня моря – морские приливы и отливы, деформацию твердого тела Земли и полусуточные колебания атмосферного давления.

Таким образом, три основных ритма в среде обитания, которым подчинены все природные процессы на Земле (суточный, сезонный и приливный), обусловлены взаимоотношениями Солнце – Земля – Луна.

Любого человека, знающего строение Солнечной системы, всегда поражали ее устойчивость и строгий порядок в движении планет (табл. 1).

Случайна ли эта гармония? Очень важно было найти закон, управляющий этим порядком. Поиску закона посвятили свою жизнь многие исследователи: Пифагор и его школа, Платон, Иоганн Кеплер. Кеплером был написан труд «Тайна мироздания» (1597), в котором он предложил геометрическую модель устрой-

ства Солнечной системы. Земная орбита в этой модели была взята за основу: *Если вокруг земной орбиты описать додекаэдр, а вокруг додекаэдра сферу, то это будет сфера Марса. Вокруг сферы Марса опишем тетраэдр. Описанная вокруг тетраэдра сфера есть сфера Юпитера. Вокруг сферы Юпитера опишем куб. Описанная вокруг куба сфера есть сфера Сатурна. В сферу Земли вложим икосаэдр. Вписанная в него сфера есть сфера Венеры. В сферу Венеры впишем октаэдр. Вписанная в него сфера есть сфера Меркурия.*

Т а б л и ц а 1

Основные параметры планет Солнечной системы

Планета	Среднее расстояние до Солнца, а.е.	Масса планеты по отношению к земной	Орбитальный радиус, а.е.	Период обращения вокруг Солнца, годы	Длина суток по отношению к земным	Спутники
Меркурий	0,387	0,06	0,38	0,241	58,6	Нет
Венера	0,723	0,82	0,72	0,615	243	Нет
Земля	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1
Марс	1,524	0,11	1,52	1,88	1,03	2
Юпитер	5,203	318	5,20	11,86	0,414	63
Сатурн	9,539	95	9,54	29,46	0,426	60
Уран	19,19	14,6	19,22	84,01	0,718	27
Нептун	30,06	17,2	30,06	164,79	0,671	13

В наши дни ответ на вопрос, какой закон управляет устойчивостью и строгим порядком в движении планет Солнечной системы, ее временной организацией, предлагает математика, а точнее ее раздел, посвященный теории колебательных систем. Известный математик А.М. Молчанов (1969) высказал гипотезу резонансной структуры Солнечной системы. Согласно этой гипотезе, любая нелинейная колебательная система независимо от своей природы (механическая, химическая, биологическая или любая другая) в результате эволюции должна обязательно выходить на особый, син-

хронный режим колебаний составляющих ее элементов. В процессе синхронизации, помимо синхронизации частот, устанавливаются вполне определенные соотношения между фазами колебаний. В единый синхронный режим движения Солнечной системы вовлечены все ее планеты, кометы, спутники планет и само Солнце.

Подтверждением гипотезы могут служить целочисленные соотношения между периодами обращения планет. Удвоенная частота обращения Юпитера почти точно равна частоте обращения Сатурна, умноженной ровно на 5: $(1/11,86 \times 2) = 0,1689 = 1/29,46 \times 5 = 0,1697$. Разность частот обращения Венеры и Сатурна равна утроенной частоте обращения Марса: $(1/0,62 \times 1,61) - (1/29,46 \times 0,339) = 28,84 \times 1,579 = 1/1,88 \times 3 \times 1,59$ и т.д. Такая же ситуация характерна для систем спутников Юпитера, Сатурна, Урана. Таким образом, естественный отбор на стабильность (выживаемость) привел в процессе эволюции к «вымиранию» всех неустойчивых состояний. В итоге после 5 миллиардов лет эволюции в Солнечной системе остались только устойчивые резонансные состояния, которые описываются математикой набором целых чисел.

Солнцу в Солнечной системе принадлежит особая роль. Оно является главной энергетической станцией и генератором ритмики Солнечной системы, которая передается всем ее планетам, в том числе и Земле.

3.2. Солнце и солнечная активность

Солнце – типичная жёлтая звезда – карлик, находящаяся на устойчивой стадии своей эволюции. Возраст Солнца составляет примерно 5 миллиардов лет. Так как в нем сосредоточена подавляющая часть всей массы солнечной системы (около 99,866%), оно удерживает своим тяготением планеты и прочие принадлежащие Солнечной системе тела.

Расстояние от Земли до Солнца равно в среднем 149 600 000 км. Обычно эту величину называют астрономической

единицей (а.е.). Радиус Солнца составляет 695 990 км, т.е. примерно в 109 раз больше радиуса нашей планеты. Масса Солнца в 333 000 раз больше массы Земли и составляет 2×10^{33} кг. Вещество Солнца в значительной степени состоит из тех же химических элементов, которые встречаются на Земле. По современным представлениям, $\sim 90\%$ его массы составляет водород, $\sim 10\%$ – гелий, другие элементы – менее 0,1%. Таким образом, Солнце представляет собой в основном водородную звезду.

Предполагается, что стабильным источником энергии Солнца являются термоядерные реакции – слияния ядер атомов водорода в ядра гелия (из четырех ядер водорода получается ядро гелия). Выделяемая в этом процессе энергия обеспечивает светимость Солнца. Выделение ядерной энергии происходит в недрах газового шара (солнечное ядро), далее энергия переносится к наружным слоям (рис. 13, на вклейке).

Высокая температура приводит к тому, что атомы химических элементов находятся в ионизированном состоянии, когда они потеряли все или значительную долю своих электронов. Поскольку солнечная атмосфера сильно разрежена, то газ в ней существует в виде плазмы – смеси положительно и отрицательно заряженных частиц (ионов и электронов). Плазма на Солнце находится в особых условиях – в магнитном поле. Оно влияет на характер движения плазмы, распределение температуры, плотности и другие характеристики солнечной атмосферы.

Солнечная атмосфера весьма неоднородна по своим физическим характеристикам. Между отдельными ее частями различия столь значительны, что астрономы разделили атмосферу на несколько слоев – фотосферу, хромосферу и корону (табл. 2).

Таблица 2

Плотность и температура различных слоев солнечной атмосферы

Слои	Плотность, см ⁻³	Температура, К*
Плазма фотосферы	10^{13}	6 000
Хромосфера	$10^9 - 10^{12}$	10^5
Корона	10^9	10^6

* Пересчет в градусы Цельсия: °C = K - 273,15.

Самый близкий к Солнцу слой – фотосферу – условно считают поверхностью Солнца. Под фотосферой находится так называемый конвективный слой толщиной примерно 100–100 000 км. Нагретый газ поднимается к поверхности, охлаждается и опускается вниз за новой порцией тепла. Циркуляция порождает электрический ток, протекание тока неизбежно сопровождается появлением магнитного поля. Магнитные поля играют очень важную роль в процессах, происходящих на поверхности Солнца. Но они оказывают влияние и на динамику конвективной зоны. Циркуляция солнечного вещества в конвективной зоне, когда часть кинетической энергии превращается в энергию магнитных полей, а эти поля влияют на картину течений, порождает самовозбуждающиеся колебания – автоколебания. Основным периодом колебаний конвективной зоны, как показывают наблюдения, составляет 22 года.

Во время солнечных затмений, в те немногие минуты, когда Луна закрывает солнечный диск, можно видеть окаймляющее его узкое розовое кольцо. Это солнечная хромосфера (рис. 14, на вклейке). Ее температура около миллиона градусов. Самая высокая температура у короны (см. рис. 14), что имеет решающее значение для одного из интереснейших явлений физики Солнца – «испарения» короны и ее расширения в межпланетное пространство в виде солнечного ветра.

Совокупность многообразных явлений, происходящих в различных слоях атмосферы Солнца, получило название *солнечная активность* (СА). Подавляющее большинство явлений СА связано с развитием на Солнце пятен. Впервые о пятнах на Солнце упоминается в трудах ученика Аристотеля – Теофраста из Афин (370–290 гг. до н.э.). В русской летописи 1371 г. сказано: «Того же лета бысть затмение в Солнце, места черны по Солнцу аки гвозди...».

В телескоп пятна на Солнце впервые наблюдал Галилей в 1610 г. В результате наблюдений им была опубликована книга «Письма о солнечных пятнах». В настоящее время существует множество приборов и конструкций для наблюдений за космическим пространством. Пятна – это трубки силовых линий магнитно-

го поля, мы наблюдаем их сечение, когда они всплывают на поверхность из конвективной зоны. В большом пятне магнитное поле в тысячи раз больше, чем магнитное поле в нашей среде обитания (геомагнитное поле). Температура внутри такого жгута силовых линий пятен примерно на 1 500 К ниже температуры окружающей фотосферы, из-за контраста они кажутся более темными. Внешне пятна напоминают впадины в фотосфере глубиной 700–1 000 км и диаметром от 2 до 50 тыс. км (рис. 15, на вклейке).

Пятна на Солнце – очевидный признак его активности. Обычно они появляются группами и, как правило, окружены областями повышенной яркости причудливой формы – факелами. Группы пятен с факелами – активные области (АО) – образования короткоживущие. Они появляются в виде едва различимых пятнышек, затем развиваются, достигая подчас больших размеров (видны на закате невооруженным взглядом), потом постепенно дробятся, исчезают. Обычно эта эволюция протекает за интервал времени, меньший, чем период вращения Солнца (27 суток), однако встречаются мощные АО, живущие многие месяцы и наблюдаемые оборот за оборотом. С этим повторением связаны многие процессы на Земле, имеющие 27-дневную периодичность.

Наряду с постепенными эволюционными изменениями, в активных областях случаются и быстропротекающие процессы. Наиболее важный из них – хромосферные вспышки. Они представляют собой грандиозные взрывы в атмосфере Солнца, длящиеся несколько минут и сопровождающиеся выделением огромной энергии (до 10^{25} Дж). Столько же тепла поступает от Солнца на Землю в год. Эта энергия распределяется между электромагнитными волнами, излучаемыми Солнцем (в оптическом, радио- и других диапазонах), ускоренными частицами (в основном протонами и электронами), газодинамическими движениями (выбросами газа) над хромосферой и межпланетными ударными волнами.

В энергетическом отношении наибольший интерес представляют межпланетные ударные волны, которые уносят до 50% энергии вспышки (заметим, что для развития на Земле самой мощной

магнитной бури достаточно всего одной стомиллионной доли от энергии ударной волны).

Обычно вспышки происходят на стыке пятен с противоположной полярностью. Вспышку астрономы фиксируют по резкому усилению яркости отдельных участков поверхности Солнца (рис. 16) в лучах красной водородной линии (6563 \AA). Вспышкам приписывают определенный балл в зависимости от мощности явления. Мощным вспышкам приписывается балл 3. Балл 4 соответствует событиям исключительной мощности.

Еще одним проявлением солнечной активности является появление плазменных образований в магнитном поле солнечной атмосферы. Если эти волокна видны на краю Солнца, то они называются протуберанцами (рис. 16, на вклейке).

Плотность и температура протуберанцев такие же, как и у вещества хромосферы, но по сравнению с горячей короной протуберанцы – холодные и плотные образования. Температура протуберанцев около $20\,000 \text{ K}$. Некоторые из них существуют в короне несколько месяцев, другие, появляющиеся рядом с пятнами, движутся со скоростью около 100 км/с и существуют несколько недель.

3.3. Циклы солнечной активности

Солнечные пятна до настоящего времени являются одной из основных характеристик для изучения СА. С помощью наблюдений за пятнами еще Галилей доказал, что Солнце вращается вокруг своей оси с периодом 27–28 дней. Аптекарь из Десау (Германия) Генрих Швабе упорно день за днем регистрировал пятна с 1826 по 1843 г. После семнадцатилетних наблюдений он установил, что количество пятен на Солнце с течением времени меняется. Позднее было выяснено, что в годы минимума пятен на поверхности Солнца может не быть совсем, в годы максимума их число измеряется десятками. Максимумы и минимумы чередуются в среднем каждые 11,2 года (от 7,3 до 17,1 года). Благодаря усили-

ям астрономов многих стран, к настоящему времени удалось получить непрерывный ряд наблюдений количества солнечных пятен начиная с 1749 г. Большой вклад в эту работу внесли сотрудники обсерватории из Цюриха (Швейцария). Один из них – Рудольф Вольф – в середине XIX в. предложил характеризовать уровень солнечной активности относительными числами солнечных пятен – числами Вольфа:

$$W = k(10g + f),$$

где g – число групп пятен; f – общее число отдельных пятен; k – множитель, характерный для данной обсерватории и зависящий от условий наблюдения.

В начале цикла СА пятна появляются на широтах до $\pm 30^\circ$, постепенно приближаясь к экватору, но избегают окрестностей самого экватора. Если положение пятен на диаграмме наносить вертикальными черточками, зоны пятнообразования будут напоминать крылья бабочек (рис. 17, на вклейке). Эту диаграмму, отражающую широтную зависимость зоны пятнообразования, называют «Бабочки Маундера» – по фамилии ученого, впервые построившего такую зависимость.

Для удобства солнечные циклы пронумерованы. Первым считается цикл, начавшийся в 1755 г. По предыдущему циклу нет полных данных, поэтому он получил нулевой номер (рис. 18). Вариации 11-летнего цикла СА модулируются циклами более длинных периодов. В результате параметры 11-летних циклов изменяется вслед за изменениями амплитуды длиннопериодных циклов. Амплитудная модуляция видна на рис. 18. Площадь зон пятнообразования увеличивается от 1880 к 1960 г., а затем вновь уменьшается, что может свидетельствовать о наличии цикла протяженностью около 160 лет.

Измерения числа солнечных пятен за достаточно длинный промежуток времени выявляют не только 11-летний цикл пятен, но и указывают на присутствие цикла с периодом около 80 лет (вековой цикл), который был обнаружен в конце XIX в. пулковским астрономом А.П. Ганским. Правда, до сих пор остается некоторая не-

уверенность в определении точной продолжительности этого цикла, так как инструментальные наблюдения за солнечными пятнами проводятся немногим больше 250 лет.

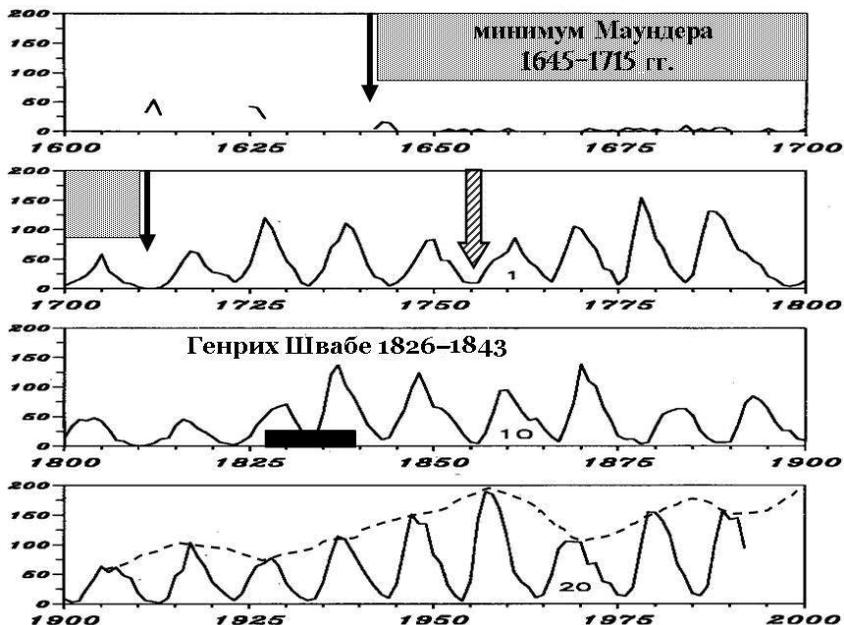


Рис. 18. Динамика чисел Вольфа. По оси ординат – числа Вольфа, по оси абсцисс – годы. Заштрихованной стрелкой отмечено начало первого цикла солнечной активности, заштрихованным прямоугольником, ограниченным стрелками, – начало и окончание минимума Маундера; черным прямоугольником – период наблюдений Генриха Швабе

Предполагается, что существуют циклы длительностью 600 лет. Результатом наложения 600-летнего цикла в эпоху его минимума на минимум векового цикла объясняют так называемый минимум Маундера в пятнообразовательной деятельности Солнца. Английский астроном Эдуард Уолтер Маундер (1851–1928), опираясь на записи о визуальных наблюдениях полярных сияний и комет свя-

ценнослужителями на территории Скандинавии, собрал доказательства о существовании периода очень низкой активности Солнца между 1645 и 1715 г., когда на его диске почти не было пятен. После 1715 г. их количество вновь возросло. Во время минимума Маундера средняя температура воздуха на Земле снизилась на 1 градус. Период с 1550 до 1850 г. известен как Малый ледниковый период в Европе. Интересно, что на эпоху похолодания приходится успех скрипок Страдивари (1643–1737) и Гварнери (1648–1744). На скрипке Гварнери играл Паганини. Предполагается, что успех во многом связан с особыми свойствами древесины. В холодные годы деревья на скудной почве (высоко в Альпах) медленно растут, древесина плотная, длинноволокнистая, что обеспечивает музыкальным инструментам чистоту звучания.

О циклах большей длительности известно из различных палеоэкологических реконструкций. Максимальный период, выделенный на сегодня, – около 2 400 лет.

Современная технология наблюдения позволяет получить карты солнечных магнитных полей по всему диску. Анализ огромного массива наблюдений по солнечному магнетизму позволил выявить закон изменения магнитной полярности пятен. Специальными измерениями с помощью магнитографов можно установить полярность магнитного поля в пределах группы пятен – области северной и южной полярности. В простейшем варианте магнитное поле группы пятен в АО эквивалентно магнитному диполю, ориентированному вдоль солнечной параллели. В группах пятен, с учетом направления солнечного осевого вращения (Солнце вращается, как и Земля, с запада на восток), ведущее пятно (западное) будет иметь одну полярность, а хвостовое (восточное) – другую.

В начале XX в. (1908 г.) американский астроном Джордж Хейл обнаружил, что магнитные полярности ведущих и хвостовых пятен в северном и южном полушариях Солнца противоположны (рис. 19).

В каждом новом 11-летнем цикле полярность пятен меняет знак, происходит переполюсовка. В самом начале цикла пятна, как правило, располагаются в поясе около 30° по обе стороны эквато-

ра. С приближением к максимуму и на спаде активности этот пояс смещается к экватору (гелиоширота $\pm 10^\circ$). Таким образом, полный цикл солнечной активности составляет 22 года и включает в себя два 11-летних цикла: четный и нечетный (по некоторым своим характеристикам четные и нечетные циклы заметно различаются). Длительность 22 года имеет уже упомянутый выше фундаментальный цикл автоколебаний конвективной зоны.

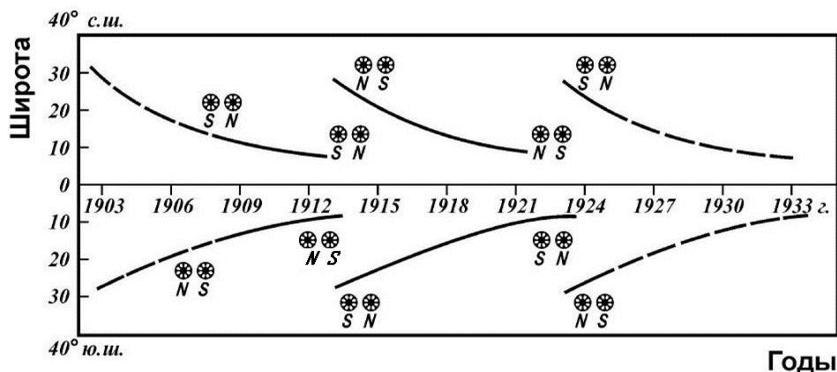


Рис. 19. Смена полярности магнитных полей солнечных пятен в циклах солнечной активности: S – южная полярность, N – северная полярность. В начале 11-летнего цикла пятна появляются на относительно высоких широтах, к концу – смещаются к солнечному экватору

Смена полярности пятен связана со сменой полярности общего магнитного поля Солнца. У Солнца как целого имеется глобальное общее магнитное поле, похожее на магнитное поле Земли (эквивалентно стержневому магниту, располагающемуся вдоль оси вращения; геомагнитное поле в несколько раз слабее). Оказывается, что в каждый максимум СА этот воображаемый стержневой магнит «опрокидывается». Поле меняет знак каждые 11 лет, на северном гелиополюсе наблюдается то южная магнитная полярность, то северная. За два 11-летних солнечных цикла магнитные полюса Солнца возвращаются в исходное состояние. Этот 22-летний цикл называют магнитным циклом Хейла.

3.4. Солнце – планеты

Многие из перечисленных в табл. 3 периодов, характеризующих активность Солнца, близки или совпадают с набором периодов обращений планет.

Т а б л и ц а 3

**Обнаруженные и предполагаемые (в рамке) периоды
в вариациях солнечной активности, годы**

1.09	26	
1.5	34	
2.2	45	
2.7	59	
3.5	88	
4.4	96	
5.5	169	
8	178	
10.2	200	
11.15	400	
12	600	
17	900	
22.2	2400	

Вероятно, одно из первых описаний проблемы «Планеты – Солнце» принадлежит вавилонскому историку и жрецу Беросу (IV в. до н.э.). Он попытался определить продолжительность так называемого великого года, когда диски всех планет, известных в то время, выстраивались вдоль одной прямой («парад планет»). Многие астрономы, в частности Р. Вольф, обратили внимание на то, что средняя длительность солнечного цикла (11,13 года) близка к периоду обращения Юпитера вокруг Солнца (11,86 года). Кроме

того, оказалось, что между изменениями солнечных пятен и расстоянием от Юпитера до Солнца существует определенная связь. В настоящее время в ряду чисел Вольфа, характеризующих солнечную активность, известна волна с периодом обращения Меркурия вокруг Солнца – 88 дней ($0,24 \text{ года} \times 365 = 87,6 \text{ суток}$). Одна из гипотез объясняет такое совпадение периодов, а также зависимость числа солнечных пятен от взаимного расположения Солнца и планет динамическими воздействиями планет на Солнце и эффектами движения Солнца относительно центра тяжести Солнечной системы.

Совпадение периодов колебаний обусловлено свойством Солнечной системы, которое было известно еще Иоганну Кеплеру и в современной формулировке А.М. Молчанова (1969) получило название гипотезы о «максимальной резонансности Солнечной системы» (уже упомянутой в 3.1). В её основе лежит идея о подобии солнечной системы совокупности слабо связанных осцилляторов. В процессе длительной эволюции в присутствии сил трения эта система выходит на особый кооперативный динамический режим, в котором все частоты связаны между собой целочисленными («резонансными») соотношениями: естественный отбор привел к исчезновению в процессе эволюции неустойчивых («нерезонансных») состояний.

3.5. Солнечный ветер и межпланетное магнитное поле

Одним из передатчиков ритмов Солнца к Земле является солнечный ветер. Первые прямые измерения характеристик солнечного ветра были проведены в январе 1959 г. советской станцией «Луна-1». Наблюдения проводились с помощью сцинтилляционного счётчика и газового ионизационного детектора. Три года спустя такие же измерения были проведены американскими учёными с помощью станции «Маринер-2». Солнечный ветер – одно из первых главных открытий космической эры, которое сразу перевер-

нуло все наши представления о Солнце, потому что Солнце – очень стабильный источник излучения (на Земле мы характеризуем его солнечной постоянной) и очень нестабильный источник плазмы. То, что мы называем солнечными пятнами, которые имеют 11-летний цикл, это только самое внешнее проявление нестационарности Солнца. Верхняя часть солнечной атмосферы (корона) имеет очень высокую температуру, она испытывает непрерывное расширение, подобное испарению кипящей воды. В результате образуется направленный от Солнца поток плазмы (в основном протонов, электронов и α -частиц), увлекающий с собой силовые линии магнитных полей Солнца и называемый солнечным ветром. *Магнитное поле, образованное силовыми линиями магнитных полей Солнца, увлекаемых солнечным ветром, получило название межпланетное магнитное поле (ММП).*

Солнце испускает частицы плазмы. Так как Солнце вращается, заряженные частицы, вылетающие из одной и той же области, но в различные (последовательные) моменты времени, «выстраиваются» в цепочку вдоль кривой, имеющей вид архимедовой спирали. Вместе с плазмой силовые линии магнитного поля Солнца также принимают форму архимедовой спирали, получившей название спирали Паркера (по имени её первооткрывателя Юджина Паркера) (рис. 20, на вклейке). Магнитное поле спирали разделено на две части токовым слоем. Завивающееся спиралью магнитное поле меняет свою полярность и приобретает сложную форму волнистых спиральных складок, более всего напоминающих многослойную юбку балерины. Причину формирования такой сложной формы иногда называют «эффектом садового шланга». Именно такую поверхность описывает струя воды, если перемещать шланг вверх-вниз и одновременно поворачиваться вокруг своей оси. В случае с Солнцем роль водяной струи играет солнечный ветер.

Солнечный ветер простирается далеко за орбиту Земли. Под его воздействием находятся все планеты Солнечной системы. Важной особенностью межпланетного магнитного поля является наличие в нем секторной структуры (рис. 21). В определенных интервалах гелиодолгот силовые линии поля направлены либо от Солнца (се-

верная полярность, знак «+»), либо к Солнцу (южная полярность, знак «-»). Секторная структура ММП – отражение соответствующей структуры общего магнитного поля Солнца, измеряемого оптическими методами. Эта секторная структура довольно устойчива. При низкой и умеренной активности Солнца она может оставаться неизменной многие месяцы, повторяясь каждые 27 дней (период вращения Солнца для земного наблюдателя).

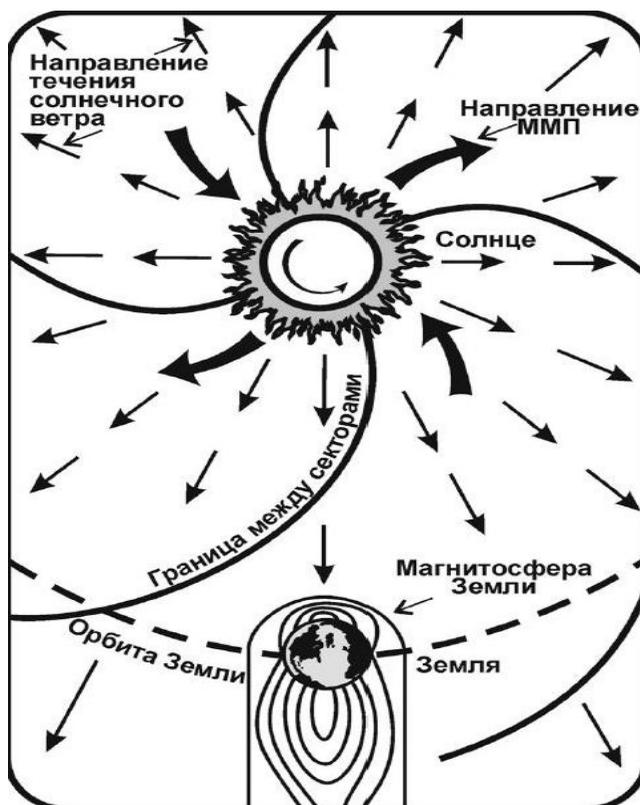


Рис. 21. Вид со стороны полюса Солнца на плоскость земной орбиты. Спирали – силовые линии межпланетного магнитного поля, они изображены вблизи границы смены знака. Большие стрелки – полярность поля в пределах сектора (от Солнца – северная полярность, к Солнцу – южная)

Границы между секторами – это реальные физические границы (гидродинамические разрывы), где параметры ветра и поля скачкообразно меняются. Время пересечения Землей границ существенно меньше суток. Обычно наблюдаются либо четыре сектора – смена знака поля происходит для земного наблюдателя через 6–7 дней, либо два сектора – знак поля меняется через 13–14 дней. На рис. 21 изображена четырехсекторная структура межпланетного магнитного поля. Изменения свойств солнечного ветра (в первую очередь периодические колебания его скорости и плотности) играют основную роль в геоэффективности потоков солнечного ветра и межпланетного магнитного поля.

3.6. Солнечно-земные связи

Энергия Солнца постоянно выделяется в виде электромагнитного и корпускулярного излучений. Во время вспышек усиливается электромагнитное излучение, происходят выбросы вещества и образуются ударные волны, так как вспышка – это взрыв в атмосфере Солнца. Спектр электромагнитного излучения Солнца простирается от гамма-излучения с длиной волны примерно $0,01 \text{ \AA}$ ($1 \text{ \AA} = 10^{-10} \text{ м} = 10^{-8} \text{ см} = 10^{-4} \text{ мкм} = 10^{-1} \text{ нм}$) до километровых радиоволн. Однако до поверхности Земли доходит лишь часть излучения Солнца. Это происходит потому, что на пути к поверхности Земли различные виды излучения должны преодолеть несколько преград: межпланетную среду, геомагнитное поле (магнитосферу), ионосферу, озоносферу и нейтральную атмосферу Земли. Для электромагнитных волн межпланетная среда практически прозрачна. Геомагнитное поле на них тоже не влияет. Поглощение и трансформацию они испытывают в ионосфере, озоносфере и нейтральной атмосфере Земли (рис. 22).

На графике представлен весь электромагнитный спектр Солнца, от ультрафиолетовых длин волн (10^2 нм) до метровых радиоволн с указанием областей сильного атмосферного поглощения. Радиоспектр обрывается со стороны коротких длин волн из-за поглоще-

ния их в земной атмосфере молекулами и атомами кислорода, азота и водяных паров. Ионосфера отражает и не пропускает волны длиннее 30 м до метровых радиоволн с указанием атмосферного поглощения.

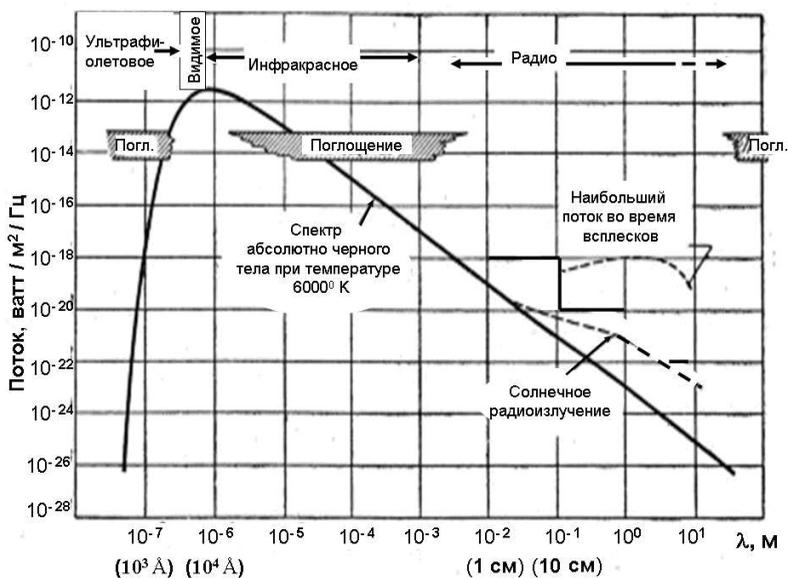


Рис. 22. Спектр электромагнитного излучения Солнца и его прохождение через атмосферу Земли

Корпускулярному излучению Солнца приходится преодолевать магнитные поля в атмосфере Солнца, в межпланетном и околоземном пространстве. В окрестностях Земли частицы вступают во взаимодействие с частицами ионосферы, озоносферы и нейтральной атмосферы, вызывая ряд геофизических явлений, например полярные сияния. Ниже 90 км корпускулярная радиация почти не проникает. Энергия корпускулярных потоков в среднем в 10^7 раз меньше, чем энергия электромагнитной радиации Солнца, она сильно меняется в зависимости от солнечной активности.

Главным препятствием для корпускулярного излучения служит магнитное поле Земли. Земля в космосе окружена интенсивной космической радиацией, которая за короткий срок способна разложить на ионы и электроны весь воздух в атмосфере нашей планеты и привести к необратимым последствиям в ее биосфере, после чего жизнь стала бы невозможной. Защищает Землю от этой радиации ее магнитное поле

Солнечный ветер, подходя к магнитному полю Земли, оказывает на него давление. Магнитное поле Земли реагирует на налетающий поток плазмы. Оно противодействует этому давлению. Наступает момент в этом противодействии, когда оба давления уравниваются. Поток солнечной плазмы, остановленный магнитным полем Земли, не имеет возможности продолжить движение по прямой. Остановиться он также не может, так как испытывает давление поступающей от Солнца плазмы, поэтому он обтекает магнитную оболочку Земли и продолжает двигаться дальше. Земля же оказывается внутри этого потока радиации, и единственной ее защитой от солнечного ветра является магнитосфера – область пространства, образованная взаимодействием солнечного ветра с геомагнитным полем и содержащая плазму и магнитное поле Земли (рис. 23, на вклейке).

Может создаться впечатление, что Земля надежно защищена от солнечного ветра своим магнитным полем и заряженные частицы и магнитные силовые линии ветра на Землю никак не влияют. На самом деле это совсем не так.

Во-первых, космические заряженные частицы все-таки проникают внутрь магнитосферы. Во внутренней области магнитосферы есть магнитная ловушка из магнитных силовых линий Земли для космических заряженных частиц – радиационные пояса Земли. Но конфигурация силовых линий магнитного поля такова, что в Северном и Южном полушариях имеются своего рода воронки, которые принято называть «каспы» (англ. – мешки). Через них часть солнечной радиации способна проникать в магнитосферу, а затем и в верхнюю атмосферу высоких широт Северного и Южного полушарий Земли. Заряженные частицы вызывают в высоких широ-

тах полярные сияния. Полярное сияние – это не местное явление. Энергия, которую вносят солнечные заряженные частицы в атмосферу в овалах полярных сияний в Северном и Южном полушариях, постепенно рассасывается и распределяется по всему земному шару, вызывая изменения в электромагнитном поле Земли.

Во-вторых, при обтекании магнитосферы потоком солнечной плазмы генерируются различные типы электромагнитных колебаний. Часть этих колебаний в виде радиоволн регистрируется на поверхности Земли.

В-третьих, магнитосфера Земли при переходе из одного сектора ММП в другой испытывает перестройку. Признаки этой перестройки обнаруживаются на поверхности планеты по многим явлениям. Например, при пересечении Землей сектора отрицательной полярности в одном и том же полушарии частота следования полярных сияний выше, чем для сектора положительной полярности. Близ секторных границ электрическое поле атмосферы в периоды ясной погоды на высоких и средних широтах усиливается. При прохождении Землей границы секторов ММП происходит резкое, в течение 10–15 мин, изменение спектра электромагнитных полей во всем диапазоне низких и сверхнизких частот, чаще происходят геомагнитные бури, влияющие на биосферные процессы.

Существует корреляция между полярностью секторов ММП и тропосферной циркуляцией, сказывающейся на погоде: в секторах положительной и отрицательной полярности картина тропосферной циркуляции на обширных пространствах существенно различается. Смена знака ММП сопровождается сменой режима вращения Земли: вращение планеты ускоряется при положительной полярности поля, при отрицательной – замедляется. К дням пересечения границ между секторами тяготеет возрастание глобальной сейсмической активности.

Таким образом, изменения в оболочках Земли при подходе к ней электромагнитного и корпускулярного излучений Солнца приводит к изменению комплекса экологических факторов в биосфере (рис. 24).

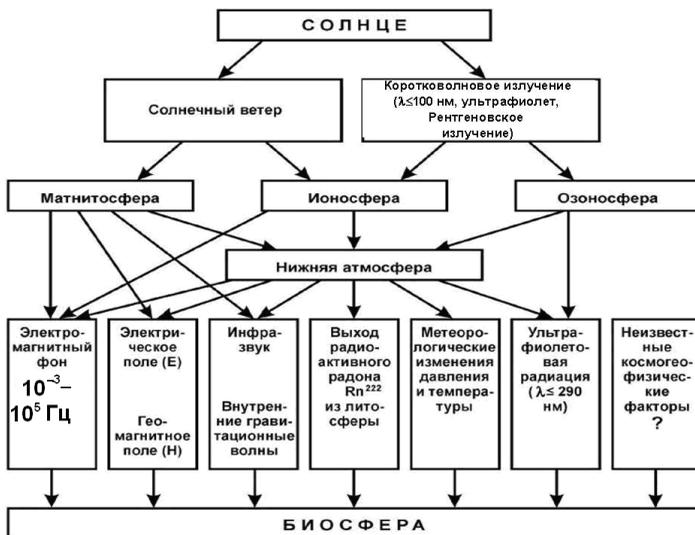


Рис. 24. Общая схема влияния солнечной активности на биосферу. Показаны два основных канала воздействия: через солнечный ветер на магнитосферу ионосферу, через коротковолновое излучение на ионосферу и озоносферу

Важнейшими и наиболее изученными в настоящее время экологическими факторами, опосредующими связи между космосом и биосферой, являются факторы электромагнитной природы и климатические.

3.7. Электромагнитный фон среды обитания и его вариации

Спектр электромагнитных полей (ЭМП) естественного происхождения, регистрируемый на поверхности Земли, очень широк. В настоящее время уже не вызывает сомнений, что все диапазоны электромагнитного спектра принимают участие в процессах жизнедеятельности живых организмов, а в свое время сыграли опре-

деленную роль в эволюции живой природы. Суммарный фон ЭМП в среде обитания создается при одновременном действии нескольких источников (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Основные источники и периоды изменений геомагнитного поля Земли

Геомагнитное поле	Происхождение	Периоды изменений
Главное, или постоянное	Токовые системы на границе ядро – оболочка Земли	$T \geq 1$ год. Локальные изменения ($T =$ десятки лет). Глобальные (инверсии полярности) $T = 10$ тыс. – 50 млн лет
Переменное	Вариации состояния магнитосферы и ионосферы	Резонансы в полости Земля – ионосфера (8, 14, 20, 26, 32 Гц). Часовые, суточные, 27-дневные, полугодовые, многолетние
Геомагнитные микропульсации	~ 8 источников: сейсмические колебания, взаимодействие солнечного ветра с магнитосферой Земли и т.д.	0,2–600 с. 27-дневные, сезонные, 11- и 22-летние вариации

Главное, или постоянное, геомагнитное поле и его изменения с периодами больше года. Известно, что внешняя оболочка ядра Земли находится в жидком состоянии. Это обстоятельство, по мнению большинства ученых, и является ключом к пониманию природы земного магнетизма. Распад радиоактивных элементов внутри ядра приводит к разогреву его вещества, в то время как внешняя оболочка имеет более низкую температуру. Естественно, что при этом возникают конвективные потоки – холодные массы с периферии ядра стремятся опуститься к его центру, а им навстречу из глубины ядра поднимается горячее вещество. Вращение Земли по-разному сказывается на скорости движения масс в ядре. На внешней оболочке ядра вещество перемещается быстрее, чем в глубине ядра, поэтому жидкость, поднимающаяся от центра ядра,

тормозит его периферийные слои, а нисходящие холодные потоки, напротив, сообщают ускорение внутренним слоям. За счет этого внутренняя часть ядра вращается быстрее внешней. В результате формируется подобие динамо-машины, в которой происходит самовозбуждение электрических токов, создающих магнитное поле нашей планеты.

В грубом приближении геомагнитное поле эквивалентно полю диполя с магнитным моментом в центре Земли (центральный диполь). Магнитные полюса Земли не совпадают с ее географическими полюсами. Ось диполя наклонена приблизительно на $11,5^\circ$ к оси вращения Земли. Как принято считать, ось диполя пересекает земную поверхность в точке 81° с.ш. $84,7^\circ$ з.д. в Гренландии (южный геомагнитный полюс) и в точке 75° ю.ш. $120,4^\circ$ в.д. – в Антарктике (северный геомагнитный полюс).

Напряженность геомагнитного поля в любой точке обозначается символами F или B измеряется в гауссах (Гс), теслах ($1 \text{ Т} = 10^4 \text{ Гс}$) или гаммах ($1 \gamma = 10^{-5} \text{ Гс} = 1 \text{ нТ}$). Напряженность геомагнитного поля убывает от $0,7$ до $0,42 \text{ Гс}$ от магнитных полюсов к магнитному экватору.

Главное магнитное поле испытывает глобальные, региональные и локальные изменения. К глобальным изменениям относится инверсия геомагнитного поля – изменение полярности магнитного поля Земли на обратную, которое наблюдается через интервалы времени от 10 тыс. до 50 млн лет. Природа инверсий пока не известна. В эпохи нормальной полярности южный магнитный полюс находится вблизи северного географического, а в эпохи обратной полярности – вблизи южного географического полюса. По наблюдениям учёных, сейчас эпоха нормальной полярности сменяется на противоположную, напряженность магнитного поля Земли постепенно падает. За последние два десятилетия магнитное поле Земли стало слабее в среднем на $1,7\%$. В периоды инверсий прослеживается ряд изменений в биосфере. Систематические детальные исследования инверсий позволили высказать предположение о том, что существует связь между периодической сменой растительного и животного мира на Земле и циклическими изменениями магнит-

ного поля. Многие исследователи считают, что в период смены полярности магнитное поле весьма существенно ослабевает или даже исчезает вовсе, а Земля в это время остается беззащитной перед потоками космического излучения, которое оказывает колоссальное влияние на биосферу планеты. Насколько справедливы эти предположения, говорить пока преждевременно. Несомненно одно – само существование жизни на нашей планете невозможно без магнитного поля, защищающего все живое от губительного воздействия космических излучений.

Примером локальных изменений МП с периодами в десятки лет может быть смещение магнитных аномалий на дне океанов.

Значительный вклад в структуру ЭМП Земли вносят переменное геомагнитное поле и его вариации различных временных масштабов. Если возникновение главного магнитного поля обуславливают токовые системы на границе «ядро – оболочка Земли», то возникновение переменного поля связано с внешними причинами. Обтекание магнитосферы плазмой солнечного ветра, а также прорывы частиц в магнитосферу приводят к изменению токовых систем (токовые системы – слои плазмы, проводящие электрические токи) в магнитосфере и ионосфере. Токовые системы в свою очередь вызывают в околоземном космическом пространстве и на поверхности Земли колебания геомагнитного поля в широком диапазоне частот (от 10^{-5} до 10^2 Гц).

Ионосфера любой планеты определяется как часть ее атмосферы, где свободные электроны и ионы тепловых энергий находятся под воздействием силы тяжести и магнитного поля планеты. Ионизованные слои в атмосфере Земли располагаются на высотах 50–250 км. Ионизация атмосферы вызывается солнечным излучением, падающим на атмосферу, поэтому плотность электронов в ионосфере изменяется в зависимости от зенитного угла Солнца, солнечной активности (например, числа солнечных пятен), солнечного цикла, времени суток и времени года.

Концентрация свободных электронов – важнейший показатель ионосферы. Наличие свободных электронов означает, что на указанных высотах имеется электрически высокопроводящий токо-

вый слой. Поскольку проводящей поверхностью является также и поверхность Земли, то биосфера находится в некоторой сферической полости. В рассматриваемой полости оказывается «запертым» излучение, генерируемое в атмосфере грозowymi разрядами. Их на планете происходит ежесекундно около сотни. Импульсное радиоизлучение молний распространяется в полости «ионосфера – поверхность Земли», как в волноводе, с очень малым затуханием (волновод – искусственный или естественный канал, способный поддерживать распространяющиеся вдоль него волны, поля которых сосредоточены внутри канала или в примыкающей к нему области). Волновод одновременно является и резонатором. Его основной «тон» соответствует частоте 8 колебаний в секунду (8 Гц) – это резонанс Шумана (назван в честь первооткрывателя). Такова частота радиоволны, длина которой укладывается по экватору ровно один раз (40 тыс. км). Точная частота резонанса – 7,83 Гц. Также имеются пики на частотах примерно 14, 20, 26, 32 Гц. Эти частоты близки частотам α - и β -ритмов головного мозга человека. На более высоких частотах резонансы имеют низкую амплитуду и становятся почти незаметными. Частота волн меняется в течение суток.

Для характеристики часовых и более длительных вариаций геомагнитного поля используют различные цифровые индексы активности. Подробное описание индексов, их геофизический смысл, алгоритм их вычисления имеются во многих работах (Дубов, 1992). Индексы магнитной активности разделяют на два класса: локальные (K, A, C), характеризующие изменчивость (а не напряженность) магнитного поля в основном вблизи обсерватории, где проводятся измерения, и планетарные, которые обозначаются так же, но с добавлением буквы p (Kp, Ap, Sp). Планетарные индексы характеризуют возмущенность магнитного поля всей Земли в целом. Определяются они в каждой обсерватории, а затем усредняются по всей планете. Kp и Ap вычисляются для средних широт специальной международной службой каждые три часа, индекс Sp – за сутки. Геомагнитные вариации классифицируют по длине периода, что является одновременно классификацией по источникам возникновения.

Ar, Kr и Sr-индексы отражают, в основном, флуктуации электрического тока в токовых системах средних широт. Для изучения магнитной активности в других регионах вычисляют особые индексы. Таков, например, AE-индекс, который определяется каждые пять минут по данным сети высокоширотных (полярных) магнитометрических станций. AE-индекс тоже представляет собой меру вариаций геомагнитного поля, но для токовой системы полярной шапки. Ритмы Kr-индекса обладают отчетливо выраженными периодами, соответствующими ритмическим вариациям магнитного поля Солнца, в частности 9,0; 6,75 и 5,37 дней. В вариациях всех геомагнитных индексов прослеживаются суточная, 27-дневная периодичность, явно связанная с вращением Солнца вокруг собственной оси, а также полугодовые периоды – с максимумами вблизи 22 марта и 20 сентября. Полугодовые периоды отражают наклон земной оси, а соответственно и магнитного диполя относительно потока плазмы солнечного ветра. В дни равноденствий поток перпендикулярен. В это время значительно возрастает количество магнитных бурь. Если в среднем в месяц происходит 1–2 магнитные бури, то в марте и сентябре их число возрастает в несколько раз, причем осенний пик магнитной активности более мощный – осенью количество магнитных бурь больше, чем весной, и может достигать до 7–8 в месяц. Хорошо выражен также 11-летний цикл, связанный с вариациями солнечной активности.

Наряду с относительно медленными вариациями геомагнитного поля, существуют изменения поля с периодами от долей секунд до нескольких минут, которые называются *геомагнитные микропульсации* – электромагнитные волны очень низкой частоты, наблюдаемые на поверхности Земли. В настоящее время выделяют 8 причин возникновения микропульсаций. Одна из основных – взаимодействие солнечного ветра с магнитосферой Земли. Их делят на непрерывные устойчивые (Pc – pulsations continues) и импульсные иррегулярные (Pi – pulsations irregular). Устойчивые пульсации наблюдаются преимущественно в утренние и дневные часы как в спокойных условиях, так и в периоды геомагнитных возмущений, а иррегулярные – в вечерние и ночные часы. Они тесно связаны с геомагнитными возмущениями.

В зависимости от периодов устойчивые пульсации разделяют на 5 классов: Pс1 (0,2–5 с); Pс2 (5–10 с); Pс3 (10–45 с); Pс4 (45–150 с); Pс5 (150–600 с). Иррегулярные колебания разделяют на 3 класса: P_i1 (1–40 с); P_i2 (40–150 с), P_i3 (150–300 с).

Амплитуда этих колебаний зависит от широты местности, имеет суточный ход. Например, максимумы колебаний класса Pс3 наблюдаются в 12 ч, а P_i – в 22 ч. Отмечены сезонная, 27-дневная и 11-летняя модуляция микропульсаций.

В литературе имеется множество сообщений об изменении параметров полей в определенных частотных диапазонах при смене секторов ММП. Так, ночные микропульсации P_i1 на средних широтах более интенсивны в секторах отрицательной полярности. Микропульсации Pс1 возбуждаются преимущественно перед сменной знака ММП и перед прохождением границы сектора.

3.8. Электрическое поле атмосферы

Электрическое поле атмосферы является еще одним вероятным каналом передачи эффектов солнечной активности в биосферу. Все важнейшие электрические явления в атмосфере протекают в сферическом конденсаторе, образованном высокопроводящими слоями ионосферы и земной поверхности (рис. 25, на вклейке). Внутренняя сфера – поверхность Земли – заряжена отрицательно, внешняя сфера – ионосфера – положительно.

Атмосферное электрическое поле, измеряемое напряженностью близ поверхности Земли в ясную погоду, составляет ~ 130 В/м и очень сильно меняется во время гроз – до 14 000 В/м. Поскольку обкладки конденсатора – электрические экраны, долгое время считалось, что все электрические явления обусловлены внутриатмосферными процессами, прежде всего электрической проводимостью атмосферного воздуха, которая во многом определяется метеорологической обстановкой, т.е. влажностью, облачностью, осадками, ветрами, метелями, ионизацией атмосферы и т.д.

Вместе с тем через атмосферу постоянно протекают ионные и конвективные токи утечки конденсатора, которые достигают мно-

гих тысяч ампер. Но несмотря на это, разность потенциалов между обкладками конденсатора не уменьшается. А это значит, что в природе существует генератор (G), который постоянно восполняет утечку зарядов с обкладок конденсатора. Таким генератором является магнитное поле Земли, которое вращается вместе с нашей планетой в потоке солнечного ветра и чутко реагирует на изменения солнечной активности.

В 20-е гг. прошлого столетия в вариациях электрической активности атмосферы был обнаружен 11-летний цикл, характерный для солнечной активности. Электрическое поле существенно (на 30%) возрастает в эпоху максимума СА. Вариации электрического поля имеют также 27-дневную периодичность, обусловленную существованием на Солнце активных областей и эффектом мощных хромосферных вспышек. Сейчас известно, что на высоких и средних широтах геоэлектрическое поле реагирует на прохождение границ секторов ММП, а значит, проявляется секторная структура ММП, т.е. присутствуют околонедельные и двухнедельные периоды. Заметным событием в геоэлектрических исследованиях было открытие короткопериодических флуктуаций электрического поля в диапазоне периодов 6,5–25 мин. Амплитуда флуктуаций существенно зависит от метеорологической ситуации. Эти флуктуации представляют собой комплекс явлений, в который вносят вклад различные процессы: атмосферно-акустические, сейсмические, ионосферно-магнитосферные. Поскольку многие из этих процессов так или иначе зависят от солнечной активности, вполне правомерно предположение, что и параметры короткопериодических колебаний электрического поля атмосферы также зависят от СА.

3.9. Динамика озоносферы и вариации приземного ультрафиолетового излучения

Следующий посредник между космическими и биосферными процессами – это стратосферный озон. В последние 30 лет слово «озон» стало употребляться в десятки раз чаще, чем за всю его

предыдущую историю. Появились термины «озоновая дыра», «истощение озона», «озоновая опасность». Проблема стратосферного озона состоит из ряда взаимосвязанных проблем: 1) глобальная убыль озона – с конца 1960-х гг. Земля потеряла от 3–4% до 12–14% озона; 2) образование озоновых дыр (в 2000 г. озоновая дыра над Антарктидой достигла рекордных размеров – $283 \times 106 \text{ км}^2$); 3) кратковременные снижения на десятки процентов общего содержания озона. Наиболее часто снижение концентрации озона отмечалось над Исландией, Гавайскими островами и Красным морем, где наблюдается современный вулканизм и выделяются большие объемы газов.

Измерения концентрации озона попали в центр общественного внимания, и за ними стали следить. В 1978 г. NASA (национальное управление США по авиации и исследованию космического пространства) запустила специальный спутник Nimbus 7 и начала измерять содержание стратосферного озона по всей поверхности Земли с помощью специального спектрометра.

Озон – неустойчивый газ, являющийся разновидностью кислорода. У кислорода, которым мы дышим, молекула содержит два атома, у озона – три. Озон образуется при соединении молекулы кислорода и атома кислорода:



Слой трехатомного кислорода, или озона, располагающийся в стратосфере на высотах 21–26 км, обычно называют озоносферой. Озоносфера – защитная оболочка, предохраняющая биосферу от биологически активной ультрафиолетовой (УФ) радиации Солнца с длиной волны менее 310 нм.

Биологически значимое УФ-излучение занимает участок спектра от 230 до 400 нм и подразделяется на три области: коротковолновую (230–290 нм), средневолновую (290–320 нм) и длинноволновую (320–400 нм). При этом экологическим УФ-компонентом солнечного излучения является УФ с длиной волны больше 290 нм, тогда как коротковолновый УФ эффективно поглощается озоном атмосферы и не достигает поверхности Земли.

Если собрать весь распределенный по высоте озон в сферический слой вблизи поверхности Земли при нормальных условиях, то толщина этого слоя составит всего около 3 мм (на высоких широтах до 4 мм, в экваториальной зоне – до 2 мм). В качестве единицы измерения общего содержания озона принята так называемая единица Добсона (ед, или DU). Одна единица Добсона соответствует 0,01 мм толщины этого слоя озона при атмосферном давлении 760 мм рт. ст. и температуре 0°C. 100 единиц Добсона указывают на то, что толщина молекулярного слоя составляет 1 мм (100 DU = 1 мм).

Полагают, что озоносфера возникла около полумиллиарда лет назад, когда в атмосферу начал поступать биогенный (фотосинтетического происхождения) кислород. С появлением озоносферы появилась возможность развития сложных форм жизни на суше.

В нынешней атмосфере концентрация озона в данной точке в данный момент времени определяется воздействием высокоэнергетических галактических космических лучей, интенсивностью солнечного коротковолнового излучения, температурой, процессами переноса и хозяйственной деятельностью человека.

Уровень озона растет от экватора к средним широтам и снова уменьшается в высоких (60° и выше). Вблизи полюсов образуются озоновые дыры. В тропической зоне, на широте $\pm 30^\circ$ относительно экватора, озоносфера относительно тонкая (~ 0,26 см), мало меняется в зависимости от сезона и ото дня ко дню. На более высоких широтах она становится в 1,5–2 раза мощнее, заметно варьирует в течение суток с максимумом в полуденные часы, сильно – по сезонам (максимум толщи для северного полушария – весна) и может изменяться за несколько суток на 20–30%.

Кроме суточных, сезонных, широтных вариаций толщины озонового слоя обнаружена квазидвухлетняя цикличность (периоды $T = 2$ и 2,5 года). Эти вариации связаны, главным образом, с почти периодической сменой направления восточного и западного стратосферного ветра. Ветры восточных и западных направлений имеют разную природу и в экваториальной стратосфере охватывают высоты примерно от 16 до 50 км. Изменения направления ветра между

восточным и западным постепенно распространяются из высоких слоев стратосферы в более низкие. Озон, большая часть которого синтезируется в экваториальной стратосфере, разносится этими ветрами по всей Земле. Несмотря на то что квазидвухлетняя цикличность формируется в экваториальной зоне, она в значительной мере влияет на циркуляцию во внетропической стратосфере.

Многие годы шла дискуссия о том, отражается ли 11-летняя цикличность солнечной активности на толщине слоя озона. Многолетний спор сейчас можно считать законченным: толщина озоносферного слоя подвержена 11-летним вариациям. Приток озона в средние широты возрастает при высоком уровне СА по сравнению с притоком в период минимума. Эффект СА в общем содержании озона (ОСО) и характеристиках его годового хода сильно зависит от региона. Выделены два характерных типа квазидесятилетних вариаций фазы годовой гармоника ОСО: в фазе и в противофазе с вариациями СА. Противофазные с солнечной активностью изменения фазы годовой гармоника ОСО отмечены в высоких широтах Североатлантического региона и в тропическом поясе, а софазные изменения – в средних и субтропических широтах обоих полушарий. В целом из анализа эффекта СА в ОСО следует вывод о его региональной зависимости.

Установлено, что изменения толщины «озонного экрана» на средних широтах на 1% приводит к примерно такому же изменению интенсивности ультрафиолетового излучения в полосе 290–320 нм. Но именно в этой области располагаются полосы поглощения биологических молекул, белков и ДНК. Поэтому увеличение радиации в указанном диапазоне длин волн имеет серьезные экологические последствия. Например, происходит изменение интенсивности фотосинтеза, концентрации в растительных организмах активных биологических веществ (включая витамины), увеличение числа мутаций у бактерий, восстановление активности «спящих» вирусов внутри клетки, возрастание риска заболеваемости раком кожи. Для населения США подсчитано, что однопроцентное уменьшение толщины озоносферы приводит к появлению примерно 1 000 случаев злокачественной меланомы.

3.10. Цикличность климата на Земле

Солнечная радиация, общая циркуляция атмосферы, океанические процессы, географическое положение материков и океанов, крупнейшие формы рельефа, снежно-ледовый покров, вулканическая активность – главные природные факторы, влияющие на формирование климата Земли.

Среди перечисленных факторов климатообразования важнейшим является солнечная радиация. Лучистая энергия Солнца, или солнечная радиация, является основным источником тепла для поверхности Земли и для ее атмосферы. Радиация, поступающая от звезд и Луны, ничтожно мала по сравнению с солнечной радиацией и существенного вклада в тепловые процессы на Земле не вносит. Так же мал поток тепла, направленный к поверхности из глубин планеты. Источником солнечной энергии считается реакция превращения водорода в гелий. Эта энергия распространяется в окружающем пространстве в виде электромагнитной радиации и корпускулярных потоков, состоящих преимущественно из протонов и электронов. Солнце излучает электромагнитные волны очень широкого спектра – от гамма-излучения с длинами волн 10^{-10} см и короче до сверхдлинных радиоволн порядка десятков и сотен километров. Интенсивность излучения Солнца по длинам волн распределяется неравномерно. В зависимости от длины волн энергетический спектр удобно разделить на три части (рис. 26): 1) инфракрасное излучение ($\lambda > 0,7$ мк), составляющее около 48% всей солнечной энергии; 2) видимая часть спектра ($\lambda = (0,4-0,7)$ мк), составляющая 43% солнечной энергии; 3) ультрафиолетовое излучение и рентгеновские лучи ($\lambda < 0,4$ мк), составляющие около 9% общего излучения.

Суммарный поток солнечного излучения, проходящий за единицу времени через единичную площадку, ориентированную перпендикулярно потоку, на расстоянии одной астрономической единицы (149 600 000 км) от Солнца вне земной атмосферы называется солнечной постоянной. По данным внеатмосферных измерений,

солнечная постоянная составляет $1\,367 \text{ Вт/м}^2$, или $1,959 \text{ кал / (см}^2 \cdot \text{мин)}$).

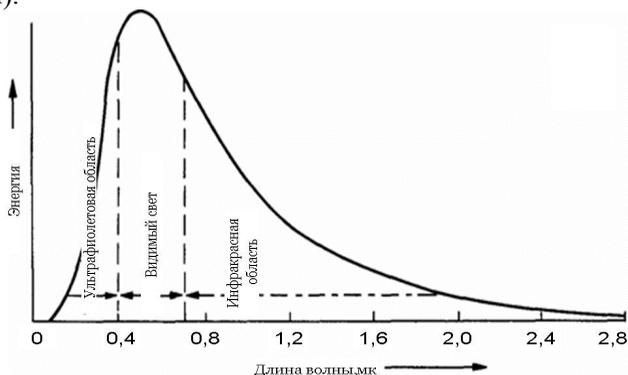


Рис. 26. Распределение интенсивности излучения Солнца по длинам волн

Распределение солнечной радиации на верхней границе атмосферы и ее изменение во времени зависят от следующих причин:

1) от степени активности Солнца. В годы наибольшей активности солнечной деятельности солнечная радиация увеличивается. Солнечная постоянная в эти годы на 2% больше, чем в годы спокойного Солнца. С возрастанием активности солнечной деятельности на Земле увеличивается интенсивность магнитных и ионосферных возмущений;

2) от расстояния между Землей и Солнцем. Так как орбита Земли представляет собой эллипс, в одном из фокусов которого находится Солнце, то расстояние от Земли до Солнца в течение года не остается постоянным. В день зимнего солнцестояния (22 декабря), когда Земля находится в перигелии, напряженность солнечной радиации примерно на 3,3% больше, а в день летнего солнцестояния (22 июня) на 3,3% меньше, чем весной и осенью;

3) от угла падения лучей Солнца на поверхность. Земная ось наклонена под углом $66^{\circ} 33'$ к плоскости орбиты обращения ее вокруг Солнца. В связи с этим количество энергии, получаемое Землей от Солнца, имеет сильную широтную зависимость. Тропиче-

ская область получает за год в два раза больше энергии, чем остальная часть Земли (рис. 27, на вклейке).

Этим обусловлены различия климатических поясов Земли. Наклон оси и постоянство ее направления в пространстве приводят к тому, что в один период года Солнце освещает больше Северное полушарие, в другой – Южное, происходит смена времен года. Интенсивность инсоляции в каждой точке земного шара в любой день года зависит также от времени суток. Это объясняется тем, что за 24 ч Земля совершает оборот вокруг своей оси.

Таким образом, причиной двух отчетливо выраженных циклов притока тепловой радиации на Землю – годового и суточного – является обращение Земли вокруг Солнца и наклон земной оси.

Климат не постоянен в пространстве и времени. Изменения климата в пространстве, наряду с географической широтой, зависят от распределения материков и океанов, систем морских течений и пр. Изменения во времени характеризуются циклическими колебаниями разных масштабов. Амплитуда и период таких колебаний варьируют (в определенных пределах) от одного цикла к другому. Изменению климата во времени способствуют разные факторы: положение Земли на околосолнечной орбите, лунные и солнечные приливы, прямые воздействия других планет, влияние планет на обращение Солнца вокруг центра инерции Солнечной системы, положение Солнца относительно плоскости Галактики, его активность.

Климатические циклы разделяют на четыре группы: короткие (от года до десятков лет), межвековые (от сотен до нескольких тысяч лет), ледниковые (от десятков до сотен тысяч лет) и геологические (от сотен тысяч до миллионов лет). Разные научные школы называют различные причины цикличности. Поэтому существующие климатические модели и прогнозы грядущего климата значительно различаются.

Так, кроме хорошо известного годового (сезонного) цикла, связанного с перераспределением масс воздуха над океанами и континентами, существует квазидвухлетний цикл колебаний атмосферной циркуляции. Он наиболее ярко выражается в виде смены направлений ветров в экваториальной стратосфере, но заметен и в других

метеорологических явлениях. Как отмечено выше, этот цикл наблюдается в изменчивости толщины озонового слоя. Квазипятилетний цикл (от 3 до 7 лет) проявляется в виде повторений явления Эль-Ниньо. Феномен Эль-Ниньо заключается в резком повышении температуры (на 5–12°C) поверхностного слоя воды на востоке Тихого океана (в тропической и центральной частях) на площади порядка 10^7 км². Эль-Ниньо – одно из разрушительных природных явлений, сопровождающееся экологическими катастрофами: засухой, пожарами, ливневыми дождями, вызывающими затопление огромных территорий, что приводит к гибели людей и уничтожению скота и урожая в разных районах Земли. В переводе с испанского Эль-Ниньо означает «младенец мальчик», а названо оно так потому, что нередко приходится на Рождество.

Нагрев океанических вод существенно меняет интенсивность теплообмена между океаном и атмосферой, что тесно связано с метеорологическими процессами, которые называются «Южное колебание» и представляют собой, образно говоря, атмосферные «качели» размером с океан, т.е. фазы нагрева сменяются фазами охлаждения (Ла-Ниньо – девочка) океанических течений. Кроме того, механические и термические колебания атмосферы и океана, вызванные Эль-Ниньо, объединенными усилиями раскачивают нашу планету, что также отражается на интенсивности и периодичности экологических катастроф.

Цикл климатических эпох потепления и похолодания с периодичностью около 60 лет связывают с вариациями положения Солнца относительно «центра масс» в Солнечной системе под влиянием планет (главным образом, Юпитера и Сатурна) и изменением в связи с этим расстояния между Землей и Солнцем. Отклонение Солнца от «центра масс» периодически достигает 1,15 млн км. Такое смещение получило название «диссимметрия Солнца». Так как величина солнечной постоянной зависит от дистанции между Солнцем и Землей, количество поступающей на Землю солнечной энергии будет меняться с 60-летним циклом, вызывая изменения климата.

В настоящее время накоплены данные о роли солнечной активности в формировании 11-летних и 180–230-летних (или примерно

210-летних) – двухвековых вариаций климата на Земле. В конце XX в. Дж. Эдди (1976) на основе анализа данных о пятнообразовательной активности Солнца выявил корреляции между чётко установленными периодами пятнообразовательной активности в течение всего прошлого тысячелетия и соответствующими изменениями климата Земли. Аналогичными исследованиями Е. Борисенков (1988) установил, что в течение последних 7 500 лет в каждом из 18 глубоких минимумов пятнообразовательной активности Солнца с околodвухсотлетним периодом, типа минимума Маундера, наблюдались периоды сильного похолодания климата, а в период высоких максимумов двухвековой пятнообразовательной активности – глобальные потепления.

Климат на Земле всегда периодически менялся, и наша планета в течение хорошо изученных последних тысячелетий уже не раз переживала глобальные потепления, за которыми шли похолодания, носившие циклический двухвековой характер. При этом очень часто изменения климата были столь существенными, что влияли на жизнь народов и отдельных государств, приводя к экономическому и демографическому процветанию, а затем к кризисам. Наблюдавшееся в период длительного высокого максимума солнечной постоянной и пятнообразовательной активности Солнца в XI–XIII вв. глобальное потепление, названное малым климатическим оптимумом, вызвало серьёзные изменения климата. В Средние века в Шотландии возделывали виноградники, а Гренландия полностью оправдывала свое название «зелёная земля» и была заселена норманнами в конце X – начале XI в. В Европе начался экономический подъем, положивший начало эпохе Возрождения. Средняя Азия пережила лучший период в своей истории.

Затем, во время маундеровского минимума пятнообразовательной активности и светимости Солнца в 1645–1715 гг., последовало глубокое понижение температуры, которое наблюдалась не только по всей Европе, в Северной Америке и Гренландии, но и во всех других частях света. В этот период в Голландии замерзали все каналы, а в Гренландии наступали ледники, вынуждая людей остав-

лять свои обжитые в течение нескольких веков поселения. В Лондоне тогда зимой регулярно замерзала Темза, а в Париже – Сена (рис. 28, на вклейке).

Глубокие изменения в климате Земли (глобальное потепление или глубокое похолодание), как предполагает заведующий лабораторией космических исследований Главной астрономической обсерватории РАН, доктор физико-математических наук Х.И. Абдусаматов, могли быть вызваны только соответствующими долговременными и значительными изменениями мощности приходящего интегрального потока солнечной радиации (солнечной постоянной), поскольку тогда никакого индустриального воздействия на природу не было. Это подтверждается тем, что в периоды максимального всплеска уровня двухвековой пятнообразовательной активности Солнца солнечная постоянная всегда была существенно повышенной, а в периоды глубокого минимума она заметно снижалась. Таким образом, двухвековые вариации уровня пятнообразовательной активности и величины солнечной постоянной в целом имели взаимокоррелированный ход изменения как по фазе, так и по амплитуде.

Колебания солнечной постоянной происходят за счет изменения радиуса Солнца. Когда он становится больше, излучающая поверхность увеличивается, светимость растет. Амплитуда колебаний радиуса в 11-летнем цикле достигает 250 км и 700–800 км – в двухвековом. Наличие 11-летнего и двухвекового циклов Солнца, во время которых его пятнообразовательная активность, светимость и радиус идентично и практически синхронно колеблются, – один из надёжно установленных в наши дни фактов в солнечной физике. Такая сопряженная изменчивость, по мнению автора гипотезы, обусловлена колебаниями мощности выделяемой ядром Солнца энергии термоядерного синтеза, а следствием этих колебаний являются вариации радиуса Солнца, поверхности фотосферы, солнечной постоянной и пятнообразовательной деятельности Солнца.

3.11. Инфразвуковые колебания в атмосфере

Инфразвук – не слышимые человеческим ухом акустические волны крайне низкой частоты (менее 16 Гц). Инфразвук генерируется в различных геофизических процессах: гравитационное воздействие Луны и Солнца, падения метеоритов, сейсмическая и солнечная активность, полярные сияния, волнение океанов. Одним из основных генераторов природного инфразвука являются атмосферные процессы, связанные в основном с турбулентным движением воздушных масс и слоев. Инфразвук формируется в штормовых зонах и движется впереди атмосферного фронта. Инфразвуковые колебания частотой 8–13 Гц хорошо распространяются в воде и проявляются за 10–15 ч до шторма. Во время сильных порывов ветра уровень инфразвуковых колебаний с частотой 0,1 Гц достигает 140 децибел, то есть несколько превышает порог болевого ощущения уха в диапазоне слышимых частот. Для человека уровень шума в 20–30 децибелов практически безвреден (это естественный шумовой фон), звук в 130 децибел уже вызывает болевое ощущение, а в 150 – становится для него непереносимым.

Один из важных факторов генерации инфразвука – рельеф местности, поэтому в разных регионах интенсивность инфразвука метеорологической природы будет разной. Она гораздо сильнее в горной и предгорной местности. Инфразвук способен проходить без заметного ослабления через стекла окон и сквозь стены домов. Поскольку инфразвук слабо поглощается, он распространяется на большие расстояния и может служить предвестником изменений погоды, землетрясений, других природных катаклизмов. За 5–10 дней до крупных землетрясений существенно изменяется спектр инфразвуковых колебаний в атмосфере.

В динамике природного инфразвука выявлены полусуточные колебания амплитуды, ярко выражены суточные изменения с увеличением спектральной плотности инфразвука в дневное время и уменьшением в ночное. Обнаружены 27-часовые колебания, связанные, возможно, с приливными процессами в атмосфере Земли.

Наблюдаются сезонные изменения спектральной плотности мощности инфразвуковых колебаний во всех диапазонах частот, которые заключаются в повышении мощности спектров в зимнее время года и понижении в летнее. Получены данные, свидетельствующие об 11-летних вариациях спектральной плотности мощности инфразвуковых колебаний.

3.12. Сейсмическая активность и ее цикличность

Подземные толчки и колебания поверхности Земли, вызванные естественными причинами (главным образом тектоническими процессами) или искусственными процессами (взрывы, заполнение водохранилищ, обрушение подземных полостей горных выработок) вызывают землетрясения. Подъёмы лавы при вулканических извержениях также могут вызывать небольшие толчки.

Главная причина крупных землетрясений – естественные глубинные тектонические процессы в земной коре. Земная кора состоит из многочисленных слоев разновозрастных скальных, осадочных и вулканических горных пород. Эти слои испытывают постоянное большое давление, идущее от раскаленного ядра Земли, поэтому они нередко смяты в складки, разорваны и смещены по разрыву. Ниже земной коры располагается мантия. Ее толщина около трех тысяч километров, а температура от коры к ядру Земли растет от 600 до 1 600°C. В мантии много растворов, газов, расплавов. Она защищает остывшую земную кору от бурных процессов в расплавленном верхнем слое ядра, где температура достигает 4 000–5 000°C. Именно эти очень горячие химические и физические процессы в ядре Земли разогревают движение веществ в мантии, а образующиеся в ней газы, расплавы, тепловые, электрические и магнитные токи изнутри давят на земную кору. Под воздействием этих бурных непрерывных процессов в глубинах мантии и ядра в земной коре постоянно возникает и растет напряжение.

Слои земных пород сжимаются в складки, огромные плиты и блоки давят друг на друга, накапливается большая энергия, сдер-

живаемая земной корой. В какой-то момент породы не выдерживают критических перегрузок и начинают смещаться по вертикали или по горизонтали, рваться и разламываться. Огромные (от нескольких до сотен километров) разрывы и разломы в глубинах земной коры образуются почти мгновенно одним или несколькими толчками. В этот момент высвобождается накопившаяся энергия тектонических процессов, которая достигает поверхности Земли, воздействуя на все, что оказывается на пути. Землетрясения порождают сейсмические волны, которые распространяются во все стороны от очага подобно звуковым волнам. Точка, в которой начинается подвижка пород, называется фокусом, очагом или гипоцентром, а точка на земной поверхности над очагом – эпицентром землетрясения. Ударные волны распространяются во все стороны от очага, по мере удаления от него их интенсивность уменьшается.

Во время землетрясений могут возникать перемещения относительно друг друга огромных плит (платформ) верхней оболочки земной коры по разогретому подстилающему верхнему слою мантии. Основными плитами земной коры являются Американская, Антарктическая, Африканская, Евразийская, Индийская и Тихоокеанская. Всего насчитывается около 20 плит, на которых расположены страны, континенты, моря и океаны. Зоны стыков этих плит известны. Наибольшее количество землетрясений связано с конвергентными и дивергентными границами плит, то есть с такими зонами, где плиты либо сталкиваются друг с другом, либо расходятся. В настоящее время ученые выделяют три пояса (географические зоны) сейсмичности, которые хорошо согласуются со складчатостью современного рельефа Земли и статистикой землетрясений.

Сейсмическая активность, как и все геофизические процессы, является циклической. При этом сейсмические циклы коррелируют с космическими. Обнаружена ярко выраженная суточная периодичность сейсмических событий. Бóльшее количество землетрясений регистрируется ночью. Существуют 11-летние циклы сейсмической активности на Земле, которые имеют высокую отрица-

тельную корреляцию с циклами солнечной активности (с циклами солнечных пятен).

В показаниях сети наземных станций сейсмической активности уверенно проявляется 22-летний цикл, отражающий полярность солнечных пятен, а также ритмы с периодами 18,6 года, 8,85 года, около 5–7 лет, 1–2 года. Выделяются вариации, связанные с солнечно-суточными, лунно-солнечными, полусуточными и месячными земными приливами.

Приведенный краткий обзор показал что колебательные, ритмические явления – фундаментальная особенность мира, в котором мы живем. При этом земные и космические явления неразрывно связаны. Интенсивное развитие астрофизики и сопредельных ей космо- и геофизических дисциплин в последние десятилетия позволили построить вполне ясную картину происхождения космической ритмики и ее появления в среде обитания земных организмов. Важнейший элемент этой картины – представление о Солнечной системе как единой колебательной системе с универсальным спектром периодов. Спектр простирается от циклов большой длительности (тысячелетия) до микроритмов с периодами порядка минут и секунд. В нашей земной среде обитания космическая ритмика появляется потому, что в оболочках Земли: магнитосфере, ионосфере, озоносфере, атмосфере и литосфере – протекает сложный комплекс явлений, тесно связанный с явлениями на Солнце. В этих оболочках происходит переработка ритмических сигналов, приходящих из космоса, в ритмические же вариации многих обычных экологических параметров. В итоге космические ритмы оказываются присутствующими в биосфере.

Классическая хронобиология, долгое время оперировавшая в основном суточной ритмикой и сезонными циклами, постепенно реформирует взгляды на биологические ритмы. Суточная ритмика функционирования организма соответствует только одной линии спектра периодов. Подлинной характеристикой биосистем является спектр периодов.

Контрольные вопросы и задания

1. Отражается ли цикличность движения небесных тел на биосферных процессах?
2. Что такое солнечная активность? Назовите основные визуальные характеристики активности Солнца.
3. Напишите формулу подсчета чисел Вольфа и объясните, почему они так называются.
4. Сколько лет длится полный цикл солнечной активности, измеренный по полярности магнитных полей солнечных пятен (цикл Хейла)?
5. Какие периоды активности Солнца установлены в настоящее время?
6. Расскажите о природе солнечного ветра и межпланетного магнитного поля.
7. Что такое магнитосфера Земли и какую функцию она выполняет?
8. Можно ли считать, что магнитосфера всегда надежно защищает Землю от космических излучений?
9. Из каких основных составляющих складывается спектр электромагнитных полей Земли естественного происхождения?
10. Назовите резонансные частоты волновода Земля – ионосфера. С какими биоритмами совпадают эти частоты?
11. Чем отличаются вариации главного магнитного поля Земли от геомагнитных микропульсаций?
12. Наблюдаются ли в динамике озонового слоя циклические вариации, и если наблюдаются, то какие и чем они обусловлены?
13. Что такое солнечная постоянная и соответствует ли она своему названию?
14. Какие климатические циклы Вы знаете и чем они обусловлены?
15. Перечислите источники возникновения инфразвуковых колебаний в атмосфере.
16. Какие циклы выявлены в динамике атмосферного инфразвука?
17. Обладает ли сейсмическая активность циклическостью?

4. КОСМИЧЕСКИЕ РИТМЫ В БИОСФЕРЕ. СОПОСТАВИМОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМОВ С РИТМАМИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Согласно представлениям, развитым В.И. Вернадским, биосфера представляет собой открытую глобальную суперсистему. К важнейшим системным свойствам биосферы относится ее временная организация. Как было показано в предыдущей главе, спектр ритмов физических факторов на Земле является отражением сложной организации Солнечной системы. Любой организм, эволюционируя в определенной среде или приспособляясь к ней в процессе своей жизни, в результате будет носить ее отпечаток. Это касается и временной организации. В данном разделе приводятся примеры, иллюстрирующие соответствие биологических ритмов ритмам некоторых физических факторов среды. Подобное соответствие обычно проверяется двумя способами: сравниваются спектры колебаний или оценивается сходство временных рядов корреляционными методами.

4.1. Многолетние циклы

Глобальный 11-летний цикл общей смертности людей был обнаружен в 20-х гг. XX в. одним из первых разработчиков теории солнечно-биосферных связей А.Л. Чижевским (1897–1964). Наличие этого цикла в общей смертности подтвердила Н.И. Музалевская (1986) на материалах Всемирной организации здравоохранения.

Спектр ритмики прироста деревьев в горах Тянь-Шаня с основными периодами 2,25; 2,6; 3; 3,3; 3,9; 5,6; 8; 10,5; 22 года получен петербургским биологом Н.В. Ловелиусом (1979). Самый большой пик соответствует хорошо известному фундаментальному циклу солнечной активности – 22 года (рис. 29).

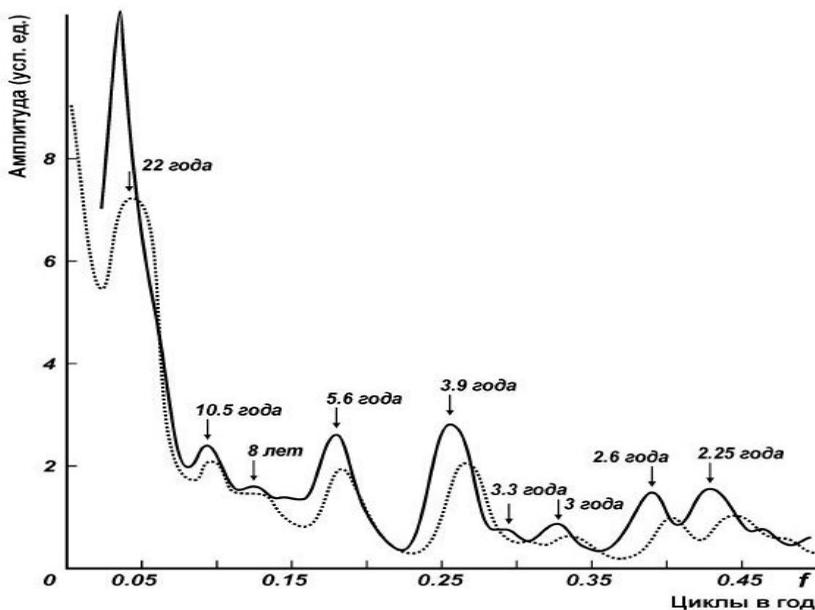


Рис. 29. Спектр вариаций толщины годовых колец деревьев в горах Тянь-Шаня

Оценивая влияние ультрафиолетового излучения ($\lambda = 290\text{--}320$ нм) на растительность, часто упоминают о его влиянии на лигнин. Лигнин является основным строительным материалом в древесине и напрямую связан с таким ее структурным показателем, как плотность.

На рис. 30 показана многолетняя изменчивость свободного лигнина в кольцах деревьев и суммарных за вегетационный период значений общего содержания озона (ОСО). В динамике обоих показателей, изменяющихся синхронно и синфазно ($R = 0,68$, $P < 0,002$), выявлены периоды: для лигнина 2,4 года и 2,9 года; для ОСО — 2,3 года и 3,4 года. Эти периоды соответствуют колебаниям толщины озонового слоя, обусловленным сменой направления стратосферного ветра. Близкие периоды отмечены и в работе Н.В. Ловелиуса.

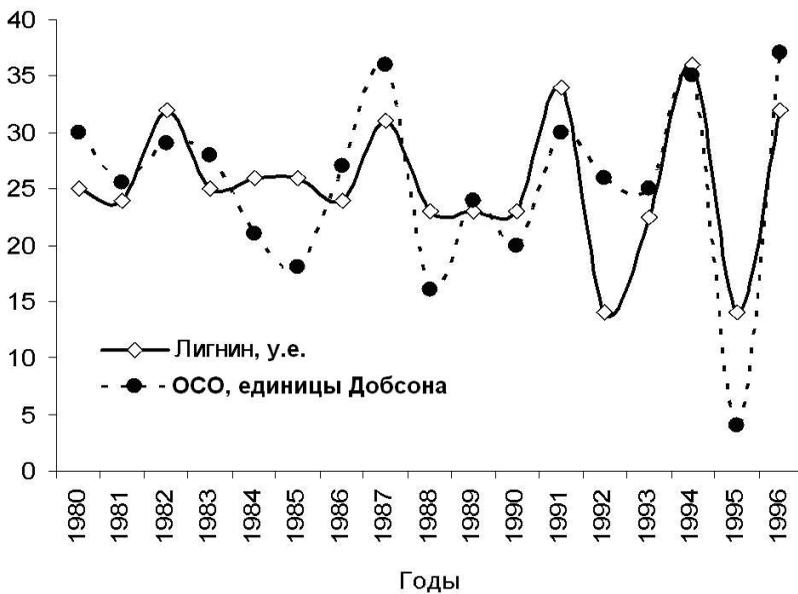


Рис. 30. Многолетняя изменчивость свободного лигнина в годичных кольцах деревьев и суммарных за вегетационных период значений общего содержания озона

Высокая корреляция между двумя показателями и близость периодов могут свидетельствовать о синхронизирующем влиянии ультрафиолетового излучения на содержание лигнина в годичных кольцах деревьев.

Численность баргузинского соболя исследовалась в течение 30 лет (1967–1997 гг.) в низменной, горнолесной и подгольцовой зонах. В динамике численности соболя в различных биотопах были выявлены периоды: 2,5; 2,9; 3,9; 5,3; 5,8; 8,4; 9,8; 11,9; 28,6 года. Экологическими факторами, важными для регуляции численности соболя, могли быть температура, урожайность кедра и численность мелких грызунов, которыми питается соболь. Действительно, в горнолесном поясе численность соболя положительно и статистически значимо ($P < 0,01$) коррелировала с численностью

красных полевок (*Clethrionomys rutilus*), а в низине – с температурой воздуха ($P < 0,05$) в мае и августе – сентябре. В подгольцовой зоне средняя численность была в два раза меньше, чем в горнолесной. Именно здесь в динамике численности был выявлен период 11,9 года, близкий к периоду колебаний солнечной активности. Связь численности соболя с погодными факторами, численностью мелких грызунов и урожайностью кедра в этой зоне отсутствовала, вместе с тем имела место отрицательная связь с числами Вольфа, характеризующими СА (рис. 31). Минимумы численности совпадали с максимумами СА, а максимумы численности – с минимумами СА. Очевидно, что колебания численности соболя синхронизируются в данном случае с каким-то из факторов, тесно связанным с солнечной активностью, который лимитирует численность. Для выяснения природы этого фактора требуются специальные исследования.

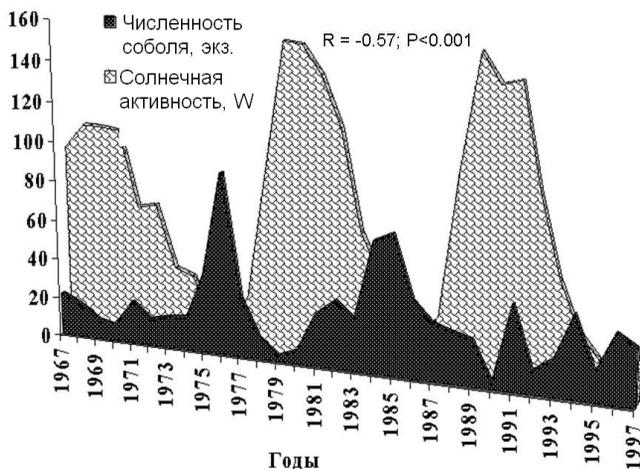


Рис. 31. Динамика солнечной активности и численности баргузинского соболя в подгольцовой зоне Баргузинского заповедника

Этот пример – иллюстрация того, что в естественных условиях организм всегда подвержен влиянию сложного динамического

комплекса факторов. Выделить из комплекса основные и второстепенные факторы, действующие прямо и опосредованно, чаще всего бывает непросто. Кроме того, при комплексном воздействии между отдельными факторами устанавливаются особые отношения, при которых действие одних факторов в какой-то степени изменяет действие других. В настоящее время законы, по которым осуществляется действие комбинации разных факторов, известны мало. Один из таких законов – правило минимума, сформулированное немецким химиком, создателем агрохимии Юстусом Либихом в XIX в. Применительно к функциональному состоянию это правило будет звучать так: тот из комплекса действующих факторов (внешних или внутренних) будет определять функциональное состояние организма (будет лимитирующим), который действует на функцию (орган), имеющую наименьшие адаптационные возможности, притом действует в количестве или в интенсивности, наиболее далёких от оптимума.

Таким образом, в каждый данный момент времени разные факторы из комплекса действующих имеют неодинаковую значимость для организма. Значимость фактора существенно зависит от его принадлежности к лимитирующим. Наряду с вышеприведенным примером, в действии этого правила можно убедиться, просматривая на достаточно длинных интервалах времени корреляцию какого-либо биологического показателя с несколькими факторами среды. В определённые интервалы времени корреляция будет лучше с одним набором факторов, а в последующие – с другим. Лимитирующие факторы выделяются с помощью специальных методов, таких как факторный анализ, а когда факторов очень много, используют его разновидность – метод главных компонент.

Цикличность в экосистемах имеет сложное происхождение. Это, как правило, результирующая взаимодействий многих циклических переменных. Для растительных сообществ из абиотических факторов, помимо погодно-климатических, значение имеют вариации интенсивности ультрафиолетового излучения близ основной полосы поглощения озона (290–320 нм) и электрическое поле атмосферы (рис. 32).



Рис. 32. Схема воздействия гелиогеофизических факторов на прирост древесины

Доказательство значения электрических полей для растительных сообществ было получено еще в XVIII в. в результате классического опыта итальянского натуралиста Ф. Гардини, который натянул в саду над растениями редкую металлическую сетку, являющуюся экраном от электрических полей, и наблюдал подавление развития растений.

Подобные эксперименты повторялись неоднократно. Например, И.Л. Шидловская и З.И. Журбицкий (1966) выращивали под заземленной металлической сеткой кукурузу. Электрическое поле вне сетки было 186 В/м, под сеткой – снижалось до нуля. Сравнение с контролем обнаружило у подопытных растений отставание в росте, а также целый ряд биохимических изменений (снижение содержания азота, фосфора, кальция и др.) и развитие определенных анатомических особенностей. Отставание в развитии у растений было связано, по-видимому, с влиянием экранирования на электрическую активность растительных клеток. В настоящее время показано, что даже при очень слабых воздействиях, например при снижении температуры всего на 3–4°C, у растений возникают распространяющиеся потенциалы действия, которые, дости-

гая определенных органов (листья, корни, завязи и т.д.), вызывают в них функциональный ответ (изменение фотосинтеза, дыхания, поглощения веществ и др.). Этот ответ направлен на адаптацию растения к меняющимся внешним условиям.

Типичным примером сложного происхождения цикличности в экосистемах является обширная область эпидемических явлений. Макроритмы в эпидемических процессах были открыты А.Л. Чижевским еще в 20-х гг. прошлого века. На основе изучения обширных массивов статистических данных ученый нашел близкое соответствие между заболеваемостью и смертностью от целого ряда инфекционных заболеваний и числами Вольфа.

Развитие эпидемического процесса зависит от многих циклических факторов: вирулентность возбудителя, численность переносчика, сопротивляемость организма. Кроме того, осуществляется прямое или косвенное влияние внешних циклических факторов на все или отдельные звенья этой сложной системы.

Детальное исследование ритмической структуры цикличности многих эпидемических заболеваний было проведено В.Н. Ягодинским (табл. 5).

Таблица 5

Периоды, выявленные в течение эпидемических процессов

Инфекционное заболевание	Период, лет			
	3,3	5,6	8,4	11,5
Дифтерия	3,3	5,6	8,4	11,5
Скарлатина	3,2	5,5	8,0	11,3
Корь	3,1	5,4	8,0	11,0
Коклюш	3,2	5,7	8,6	11,2
Оспа	3,5	5,5	7,5	11,3
Цереброспинальный менингит	3,0	5,5	8,0	10,6
Грипп	2–3	5–6	8,0	10,0
Брюшной тиф	2,9	5,4	8,0	10,6
Полиомиелит	2,8	5,5	8,0	11,5
Холера	3,0	6,0	–	10,0
Инфекционный гепатит	4,0	6,0	–	10,0
Сыпной тиф	3,0	6,0	8,0	11,0
Малярия	3,0	6,0	–	11,0
Сибирская язва	3,0	6,0	8	–
Чума	4,0	6,0	–	10,0

Для некоторых заболеваний удалось выявить более длинные периоды. Так, для скарлатины, как выяснилось, заболеваемость и смертность происходят с периодами 22,5 года, 35 лет, около 40 и 60 лет.

Все приведенные циклы весьма близки к спектру ритмов солнечной активности. В таблице приведены обобщенные по многим регионам результаты, хотя для каждого данного заболевания спектры ритмов находятся в большой зависимости от региона. Космические факторы оказывают влияние на территории, охватывающие целые полушария, но в каждой географической области реакция в ответ на воздействие может сильно зависеть от местных условий. Спектры, выявленные в Томске, будут несколько отличаться от спектров, выявленных в Омске, Тюмени, Москве и т.д.

Переносчиками возбудителя при распространении заболевания часто выступают кровососущие насекомые и мелкие грызуны. Поэтому важно знать, испытывает ли их численность циклические вариации, какие именно и чем они обусловлены. У мелких грызунов численность, как правило, колеблется с периодичностью 2–4 года. Нередко такие вариации достигают большой амплитуды – вспышки размножения.

Хорошо известны вспышки численности водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в среднем каждые 8 лет в северной лесостепи и подтаежной зоне Западной Сибири. Численность водяной полевки в годы пика может на три-четыре порядка превышать численность во время депрессии. В эти годы она наносит огромный ущерб сельскохозяйственным культурам и является основным источником туляремийной и некоторых других инфекций, опасных для людей, а также диких и домашних животных.

Существует большое число гипотез, объясняющих причины циклических колебаний численности. В одних работах циклическость объясняется через всевозможные варианты обратной связи между плотностью популяции и интенсивностью размножения: подрыв кормовой базы, хищники, болезни и паразиты, стресс, плотностно-зависимый отбор. В других – поиск причин циклических колебаний численности ведется среди внешних циклических

факторов, таких как солнечная активность или колебания погодноклиматических условий. Однако до сих пор происхождение циклических изменений численности является предметом дискуссий. По-видимому, колебания численности в популяциях обусловлены внутренними регуляторными механизмами, а внешние факторы синхронизируют или, напротив, десинхронизируют процессы, обусловленные этими механизмами.

Периодичность биологических процессов лежит в основе прогноза. Прогноз осуществляется на основе выявления закономерностей влияния основных эндогенных и экзогенных факторов, определяющих динамику данного процесса. Рассмотрим возможность прогноза пандемий и эпидемий гриппа на основе экзогенной составляющей эпидемического процесса – 11-летних вариаций солнечной активности. Вирусные заболевания уносят многие человеческие жизни и вызывают разнообразные осложнения, поэтому очень важно научиться предсказывать такие события.

Вирус гриппа представляет собой РНК-фрагменты, заключённые в липопротеидную оболочку, на поверхности которой имеются «шипы», состоящие из гемагглютинаина (Н) и нейраминидазы (N). Вирус гриппа относится к семейству ортомиксовирусов (лат. *Orthomyxoviridae*) и включает три серовара: А, В, С.

Вирусы сероваров А и В составляют один род, а серотип С образует другой. Каждый серовар имеет свою антигенную характеристику. В свою очередь, серовар А включает подтипы, которые различаются по характеристике своего гемагглютинаина и нейраминидазы. Для вирусов серовара А (реже В) характерно частое изменение антигенной структуры при пребывании в естественных условиях.

Отличительной особенностью каждой пандемии является то, что её вызывает вирус гриппа А, не имеющий непосредственной связи с циркулировавшими до этого возбудителями. У пандемических штаммов (а ими могут быть только вирусы гриппа А) один из двух поверхностных белков (антигенов) вирусной частицы (Н) и (N) или оба этих антигена являются совершенно новыми по сравнению с предшествующими возбудителями, и поэтому никакого

иммунитета к ним у людей нет. Именно в силу принципиальной «новизны» антигенной структуры пандемического вируса для населения всей планеты, происходит глобальное распространение инфекции. В XX в. было 3 крупных гриппозных пандемии: в 1918–1920 гг. (так называемая «испанка»), в 1957 г. – Азиатский, или Сингапурский, грипп и в 1968 г. – Гонконгский грипп.

Во время пандемии «испанки» погибло больше людей, чем в Первой мировой войне – свыше 20 млн человек (только в США – 500 тыс. человек). Во время пандемий Сингапурского и Гонконгского гриппа во всём мире переболели миллиарды людей. Грипп известен с конца XVI в. В табл. 6 отражена изменчивость свойств вируса в XIX–XXI вв. и количество пандемий и эпидемий гриппа за этот период.

Т а б л и ц а 6

Эпидемии и пандемии гриппа (серотип А) в XIX–XXI вв.

Годы	Подтип	Распространение
1889–1890	H2N8	Тяжёлая эпидемия
1900–1903	H3N8	Умеренная эпидемия
1918–1919	H1N1	Тяжёлая пандемия (Испанский грипп)
1933–1935	H1N1	Средняя эпидемия
1946–1947	H1N1	Средняя эпидемия
1957–1958	H2N2	Тяжёлая пандемия (Азиатский грипп)
1968–1969	H3N2	Умеренная пандемия (Гонконгский грипп)
1977–1978	H1N1	Средняя пандемия
1995–1996	H1N1 и H3N2	Тяжёлая пандемия
2009	H1N1	Умеренная пандемия (Свиной грипп)

Характерно, что начало всех перечисленных в таблице эпидемий и пандемий приходится на фазы экстремумов (максимумы и минимумы) в динамике 11-летних циклов солнечной активности (рис. 33).

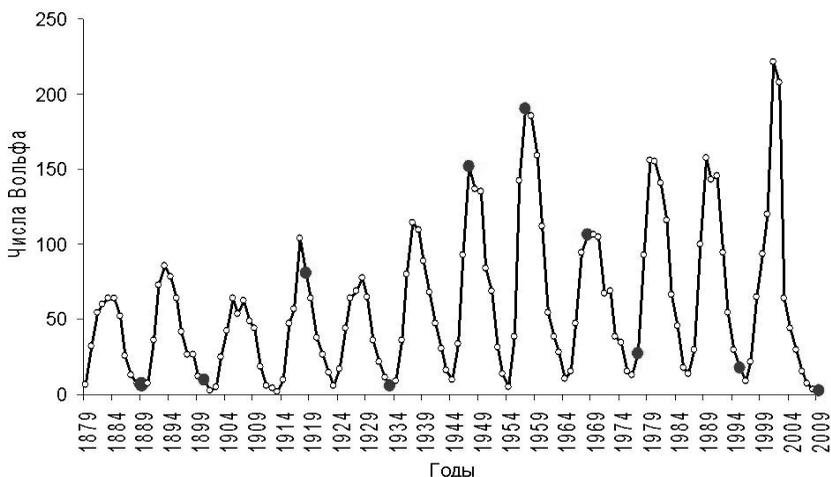


Рис. 33. Динамика солнечной активности (сплошная линия) и начало эпидемий и пандемий гриппа в XIX–XXI вв. (●)

Вероятно, переходные периоды в активности Солнца вызывают крупномасштабные изменения в погодно-климатических и электромагнитных условиях на Земле, которые, в свою очередь, сказываются на состоянии нейроэндокринноиммунной системы человека и животных, а также могут обусловить изменение антигенной структуры вирусов.

Такая приуроченность эпидемий гриппа к переходным фазам активности Солнца дает основание медицинским учреждениям в эти периоды организовывать или усиливать профилактические мероприятия.

4.2. Ритмы от суток до года

Спектр многодневных космофизических периодов и сопоставимые с ним спектры некоторых биологических показателей представлены в табл. 7.

Таблица 7

Близость ритмов гелиогеофизических и биологических процессов

Биологические процессы	Периоды солнечной и геомагнитной активности, сут.													
	3,5	4,0	5,2	5,8	7,0	9,1	12,5	13,5	16,5	22	27	35	44	53
1		4,4	5,2	6,3	7,0	8,9			16,7	22,2	28	37	45	55,6
2		4,0		6,4		9,6		14,5		20,3	28,9			
3					7,0	10,3		14,2			27,9	36,4	48,2	
4				5,7		10,7		13,5		20,4	27			
5								13,6						
6		4,3				9,5				24				
7				5,8					16,0	19,0	29		48	
8					6,8	9,1	12,0							

1. Частота госпитализаций в психиатрическую клинику.
2. Активность амилазы крови человека.
3. Содержание холестерина в сыворотке крови кроликов.
4. Содержание кальция в сыворотке крови кроликов.
5. Прирост веса детей возраста ~ 3 лет.
6. Прирост веса мальчиков.
7. Прирост веса девочек.
8. Выход активных соединений в микробиологической промышленности.

Чаще всего совпадение биологических и космических ритмов отмечается для околонеделных и двухнедельных, ~ 9-дневных, ~ 22- и ~ 27-дневных периодов.

Околонеделный ритм был известен человеку давно. Один из выдающихся римских ученых-энциклопедистов М. Теренций-Варрон (116–27 гг. до н.э.) в своей книге «Седмицы, или Об изображениях» пространно рассуждал том, что во многих природных явлениях присутствуют числа, кратные семи. Например, критические моменты во время болезней проявляются с наибольшей силой в дни, кратные семи.

Начиная с 1947 г. врач Г. Рейман собрал более двух тысяч примеров, касающихся обострения различных хронических заболеваний. Анализируя этот материал, он выяснил, что обострения бо-

лезней, как правило, происходят с периодами, равными примерно одной и двум неделям, одному месяцу. Существенное внимание к ритмам этого диапазона привлекли работы А.В. Ковальчука. Он на протяжении 13 лет (1962–1975 гг.) собирал ежедневные данные по целому набору физиологических показателей человека: артериальное давление, частота сердечных сокращений, концентрация эритроцитов и лейкоцитов, уровень гемоглобина, мышечная сила. Для перечисленных показателей были обнаружены периоды от 4,5 до 8 суток, 9–16 суток и 22–42 суток. Установлено, что эти вариации связаны с изменениями планетарного геомагнитного индекса A_p и происходят синхронно на большой территории.

Эти работы послужили импульсом для проведения множества подобных исследований. Нами выявлена околонедельная и кратная неделе периодичность более чем для 15 физиологических показателей, характеризующих состояние кровеносной, центральной и вегетативной нервной систем человека (рис. 34). Спектры физиологических ритмов очень похожи между собой и со спектром ритмов восьми космических и геофизических индексов, характеризующих солнечную, геомагнитную активность, вариации приливных сил тяжести в дни проведения исследований.

Во всех случаях преобладают околонедельные ритмы, а также ритмы с периодами в два раза меньше и в полтора раза больше недели. Вполне вероятно, что сходство спектров обусловлено синхронизацией физических и биологических ритмов.

Неоднократно высказывалась мысль, что околонедельный ритм не является настоящим, т.е. эндогенным, биологическим ритмом, а навязан социальной неделей. Однако известный американский хронобиолог профессор Миннесотского университета Франц Халберг приводит следующие примеры надежно выделенной околонедельной ритмики из совершенно различных областей биологии: рост водоросли *Acetabularia*, кладка яиц ногохвостки *Folsomia candida* (в темноте и при постоянной температуре), чувствительность мышей к заражению малярийным плазмодием, активность эпифиза крыс. Маловероятно, что эти ритмы навязаны социальной неделей.

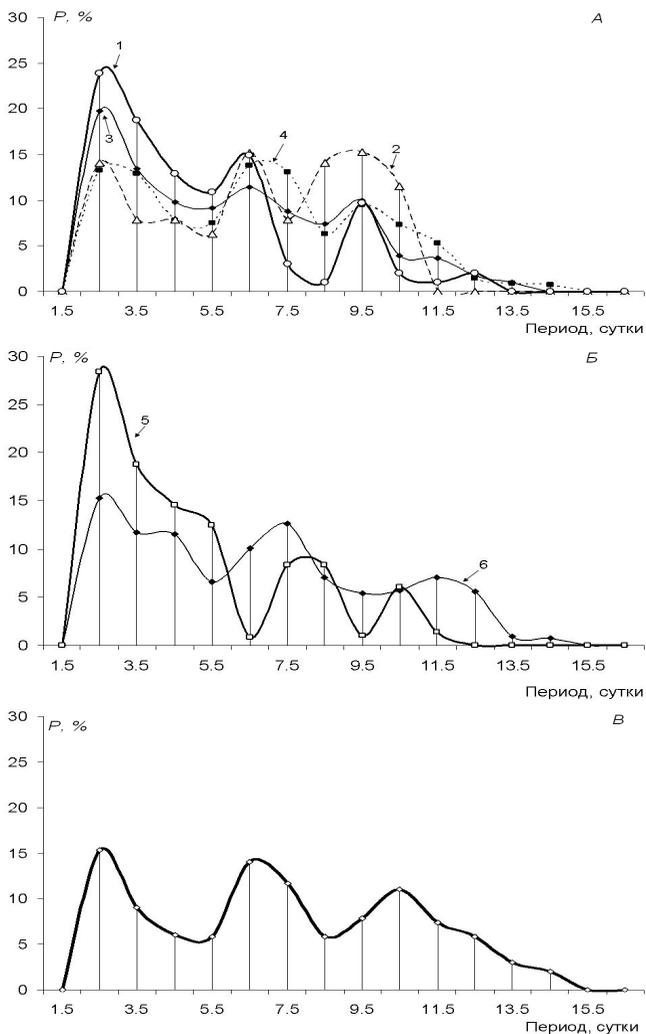


Рис. 34. Спектры (периодограммы) периодов многодневных ритмов: А – температура тела (1), показатели биоэлектрической активности мозга (2), центральной (3) и мозговой (4) гемодинамики; Б – индивидуальная минута (5) и вегетативный тонус сердечно-сосудистой системы (6); В – космические и геофизические индексы. По оси ординат указана вероятность (P, %)

При изучении околонедельной ритмики постепенно выяснилось, что она столь же широко распространена и универсальна, как и суточная вариация. Факторами-синхронизаторами эндогенных околонедельных ритмов может быть социальная неделя, а также многие физические факторы среды, например, полярность межпланетного магнитного поля, которая в некоторые эпохи изменяется еженедельно, от нее зависит геомагнитная обстановка. Пример синхронизации социальной недели мозгового кровообращения и вегетативной нервной системы у человека приведен на рис. 35.

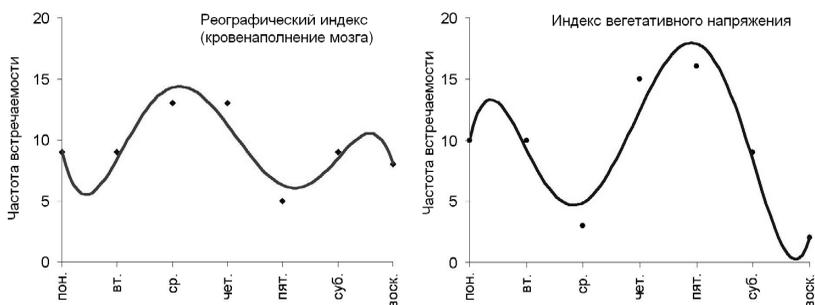


Рис. 35. Частота встречаемости в течение недели максимальных значений гемодинамического и вегетативного показателей

Максимум кровенаполнения мозга чаще отмечался в середине недели (среда, четверг), минимум – в конце недели (пятница). В среду вегетативная нервная система испытывает минимальное напряжение, а в пятницу – максимальное. В обыденной жизни особенности динамики физиологических показателей в течение недели, наверное, каждый человек испытал на себе: к середине недели работоспособность, как правило, бывает максимальной, люди не чувствуют усталости, а к концу недели усталость нарастает, работоспособность падает.

Сходство календарной недели с одним из распространенных космогеофизических периодов (фазы луны, секторная структура межпланетного магнитного поля) не оставляет сомнений в ее происхождении. Целостное восприятие природы древним человеком

позволило ему обнаружить ритмику в самых разных процессах (поведение и размножение животных, прирост животных и растений, ритмы некоторых физиологических показателей человека) на очень раннем этапе его культурной эволюции. Следование этой ритмике, возможность ее прогнозирования, по-видимому, было фактором выживания первобытных общин и положили начало выбору семерки в качестве «священного числа». Поэтому семь дней оказались «вмонтированными» в календарные системы.

В древних календарных системах, таких как календарь животных и календарь майя, фигурируют циклы, хорошо известные современной хронобиологии. Древние календари имеют выраженный экологический смысл. Эта их особенность позволяла регламентировать социально-производственную деятельность общины в гармонии с важными ритмами биосферы, например околонедельными и околόμεсячными.

Околόμεсячный биологический ритм также имеет аналоги среди индексов солнечной и геомагнитной активности (см. гл. 3). В статистических исследованиях, проведенных в США, обнаружен период около 35 суток в частоте телефонных обращений за психиатрической помощью, в частоте следования попыток самоубийств. Ритм поступления больных в крупнейшую в Крыму психиатрическую клинику за 30 лет, по данным В.П. Самохвалова (1988), составляет $28,3 \pm 0,3$ суток.

4.3. Ритмы с периодами короче суток

Многие биологические ритмы с периодами короче суток имеют эндогенную природу. Особенно это касается высокочастотного диапазона: частота взмахов крыльев насекомых равна 1 кГц, движение ресничек одноклеточных (*cilia*) – до 40 Гц, тремор мышц млекопитающих – 8–39 Гц, частота сердечных сокращений – 1 Гц (человек), ~ 11 Гц (мелкие млекопитающие) и т.п. Параметры высокочастотных колебаний (частота, амплитуда, фаза) очень изменчивы во времени у одного и того же объекта. Они отличаются при

синхронной регистрации у разных объектов одного вида (индивидуальные различия). На таких высоких частотах синхронизатором могло бы выступать только внешнее электромагнитное поле, существующее всегда и всюду. Но в спектре естественных электромагнитных полей Земли на частотах выше 100 Гц пока неизвестны диапазоны с устойчивыми когерентными колебаниями. С другой стороны, не ясно, насколько необходима таким колебаниям внешняя синхронизация.

Для биологических колебаний с частотами ≤ 1 Гц известен экологический фактор, который может быть синхронизатором биоритмов. Это вариации электромагнитного поля Земли в диапазоне микропульсаций (см. гл. 3). Примеров биоритмов с частотами, соответствующими частоте микропульсаций, можно привести много. Так, в спектре вариаций частоты сердечных сокращений выделяют три спектральные области: высокочастотную (2–6,7 с), среднечастотную (6,7–20 с) и низкочастотную (20–200 с). Осцилляции, генерируемые сердцем, создают в организме своего рода сейсмический и электромагнитный фон, который может быть зарегистрирован в различных органах и тканях. По-видимому, эти медленные осцилляции модулируют многие процессы в организме, в частности биоэлектрическую активность мозга. Частота относительно высокочастотных колебаний электрической активности мозга, регистрируемой с помощью электроэнцефалографии, лежит в диапазоне от 1 до 100 Гц. В то же время эти колебания модулируются более медленными с периодами 3–10 с, 15–60 с, 2–9 мин (10–20 мин) и часовыми – от 30 до 100 мин. Видно, что некоторые из частот мозга и сердца перекрываются. Эти медленные осцилляции в принципе могут быть синхронизированы микропульсациями электромагнитного поля Земли (табл. 8).

Очень близкие периоды имеет психофизиологическая ритмика переходов «осознаваемое» – «неосознаваемое». Например, при слушании лекции человек незаметно отвлекается, затем спохватывается и начинает вновь слушать. Выделяемые при этом периоды – 2, 5, 7, 12, 15, 20 минут. Близкая ритмика есть и в показателях сна. Околочасовые ритмы найдены в секреции желчи, выделении мочи.

Многочисленные микроритмы обнаруживаются на уровне клетки. Известно свыше 2 десятков различных явлений в клетках, где обнаружены колебания с периодами от 20 до 150 мин, начиная от собственного синтеза белка (включая аминокислоты) до периодического изменения размеров клеток или их органелл. Эти колебания имеют эндогенную природу, обусловленную автоколебательными явлениями внутри клетки. В то же время не исключено, что они синхронизируются внешними факторами.

Т а б л и ц а 8

**Близость микропульсаций электромагнитного поля Земли
и некоторых биологических ритмов**

Микропульсации ЭМП Земли	Pc1 0,2–5 с	Pc2 5–10 с	Pc3 10–45 с	Pc4 45–150 с	Pc5 150–600 с	Pc6 0,5–5 ч
Колебания биоэлектрической активности мозга	–	3–10 с	10–60 с	60–120 с	120–600 с	0,5–2 ч
Вариации кардиоинтервалов	2–6,7 с	6,7–2 с	От 20	до	200 с	–

В опытах А.Е. Кузнецова (1992) с дрожжевыми культурами систематически измерялась скорость роста культуры дрожжей. Для этого из лабораторного ферментера через определенные промежутки времени отбирались стандартные пробы дрожжевой суспензии. Обнаружено, что скорость роста дрожжей содержит целый спектр устойчивых колебаний, кратных суткам: 1/10 (144 мин), 1/9 (160 мин) и 1/8 (180 мин) (рис. 36).

Опыты проводились параллельно в двух разных лабораториях в ферментерах, засеянных со сдвигом во времени. В то же время колебания с периодом 160 мин происходили синфазно. Это может свидетельствовать о внешней синхронизации колебаний.

Околочасовые колебания активности довольно обстоятельно изучены для мелких млекопитающих. Так, для пашенной полевки (*Microtus agrestis*) околочасовой период оказался наиболее четко выраженным ритмом: в пределах суточного интервала как в неволе, так и в полевых условиях подвижность животного представля-

ла собой регулярно повторяющиеся «всплески», разделенные «спокойными» промежутками без намека на суточный эффект. Эта ритмика подвижности была обнаружена также в полевых условиях на популяционном уровне.

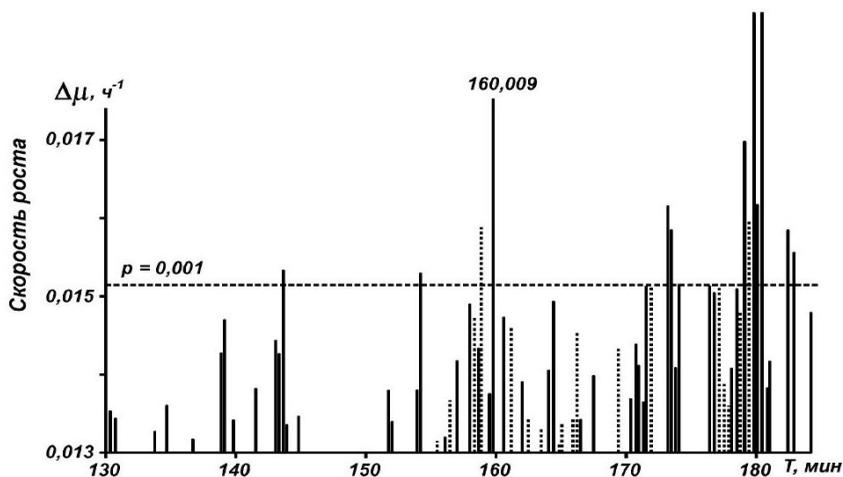


Рис. 36. Периодограмма вариаций в скорости роста дрожжевой культуры в длительном лабораторном эксперименте. Выделенные периоды достоверны, когда пересекают линию $p = 0,001$

Обыкновенные полевки (*Microtus arvalis*) отлавливались с помощью ловушек, отмечавших время поимки. Оказалось, что на некоторой территории ловушки срабатывают синхронно (аналогичная синхронность наблюдалась в их поведении в клетках). Период составляет около 120 мин. В данном случае можно предполагать, что есть внешний фактор, синхронизирующий колебания активности. Но это не обязательно. Возможно, что исследователи имели дело с хорошо синхронизированной группой животных.

Таким образом, сопоставление биологических ритмов с космическими показывает, что биологические ритмы по своим периодам, действительно, близки ритмам среды.

Контрольные вопросы и задания

1. Приведите примеры соответствия многолетних биологических ритмов ритмам среды обитания.
2. Обоснуйте тезис: «цикличность в экосистемах имеет сложное происхождение».
3. Почему периодическая повторяемость какого-либо явления обеспечивает возможность его прогноза? Что необходимо учитывать для составления хорошего прогноза?
4. Околонедельный ритм является экзогенным или эндогенным?
5. Какие факторы среды могут являться синхронизаторами околонедельного ритма?
6. Имеют ли ритмы с периодами короче суток экологические факторы – синхронизаторы?

5. АДАПТИВНАЯ РОЛЬ СУТОЧНЫХ РИТМОВ (НА ПРИМЕРЕ ЖИВОТНЫХ)

Одним из важнейших ритмов живой природы является суточный ритм, обусловленный вращением Земли вокруг своей оси. Для большинства животных и растений окружающая среда представляет собой комплекс факторов, изменяющихся с четко выраженной суточной периодичностью. Смена дня и ночи является своеобразной функциональной пробой, предъявляемой организму ежедневно естественным путем.

Среди физических факторов с относительно четким суточным профилем в первую очередь следует назвать свет, температуру, атмосферное давление, влажность. Существуют и биотические суточные вариации, обусловленные взаимодействием между организмами: конкуренцией, партнерством по размножению, хищничеством и паразитизмом.

Вращение Земли, с которым связаны такие суточные изменения, оказало огромное влияние на экологию сообществ живых организмов. Только в немногих местах, таких как глубокие пещеры и океанские впадины, условия среды остаются относительно постоянными на протяжении суток. В почве и под снеговым покровом, отчасти под пологом леса суточные вариации многих факторов значительно сглажены. В высоких широтах в период летнего и зимнего солнцестояния под сплошным покровом снега и льда среда также становится временно постоянной по отношению к ряду факторов.

Необходимость ежедневного приспособления к меняющимся в течение суток условиям среды способствовала появлению у живых существ суточного стереотипа поведения. Такие стереотипы представляют собой врожденную программу, созданную естественным отбором, которая затем шлифуется и дополняется индивидуальным опытом живого организма. В суточном стереотипе можно выделить три составляющие.

Во-первых, врожденную и жесткую составляющую, общую для всего вида и независимую от индивидуального опыта. Такой основной программой можно считать цикл сна и бодрствования, который передается у некоторых видов из поколения в поколение при постоянных лабораторных условиях.

Во-вторых, приобретенную, зависящую от индивидуального опыта, личного ознакомления с периодическими вариациями среды.

В-третьих, в суточный профиль поведения входят также непосредственные реакции на случайно изменяющиеся внешние стимулы.

Например, широко распространенной защитной реакцией при нападении хищника или агрессивного представителя своего вида является «притворная смерть» – тоническая обездвиженность. Ее возникновение связывают с тем, что большинство хищников предпочитают живую добычу. Гусеницы и жуки, обитающие на деревьях, кустарниках, на цветках растений способны замирать при приближении хищника на срок от нескольких секунд до часа, в зависимости от величины опасности. Это типичная реакция на случайный фактор, но ее параметры, например продолжительность при одной и той же величине стимула, меняются в зависимости от времени суток. Суточные колебания параметров реакции на хищника могут быть адаптивно связаны с суточной вероятностью нападения, имевшей место в эволюционной истории вида. Другая возможная причина колебаний – суточная динамика тонуса скелетных мышц, обеспечивающих тоническую обездвиженность.

Поведение животных в каждый момент суток складывается из всех трех составляющих: врожденной, приобретенной и реакции на случайные воздействия.

Приспособительный суточный стереотип всегда связан с предсказуемостью факторов среды. Точно предсказуемые циклы, повторяющиеся на протяжении всей жизни организма, такие как чередование света и темноты, делают возможной адаптацию с помощью жестких циркадианных программ поведения. Если какие-то вариации среды непредсказуемы, приспособление к ним возможно только за счет непосредственной реакции. Реальные усло-

вия жизни находятся между этими крайностями – в области более или менее ограниченной предсказуемости.

5.1. Ночной и дневной образ жизни

Наиболее общая особенность суточного цикла поведения – это чередование периодов активности и покоя. Животные редко бывают все время деятельны. Поскольку различие между днем и ночью очень велико, активность обычно приходится на одну из двух половин суточного цикла. Многим животным свойствен либо дневной, либо ночной тип активности. Кроме того, выделяют сумеречные и аритмичные виды. Сумеречные активны в один или оба переходных периода – около рассвета или заката. Активность аритмичных видов равномерно распределена на всем протяжении суток.

Внутри сообществ разные виды поделили между собой сутки наподобие того, как они поделили пространство, пищу и другие ресурсы.

Временная экологическая ниша. Первые экологи, разрабатывавшие теорию экологических ниш, прежде всего Дж. Гриннелл (Grinnell, 1927) и Ч. Элтон (Elton, 1927), рассматривали нишу как удобное место, совокупность всех свойств среды, которые поддерживают существование вида именно в этих условиях. Позднее Дж. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) ввел понятия фундаментальной и реализованной ниши. В основу концепции Хатчинсона положена конкуренция видов за ресурсы. Фундаментальная ниша (предконкурентная, или потенциальная), по Хатчинсону, – это вся совокупность условий, при которых данная организменная единица может существовать и воспроизводить себя, не сталкиваясь при этом с конкурентами и хищниками. Фактический диапазон условий существования организма называется реализованной нишей (постконкурентная, или фактическая). В настоящее время и ранние представления, и поздние дополнения к пониманию экологической ниши стали классическими (рис. 37).

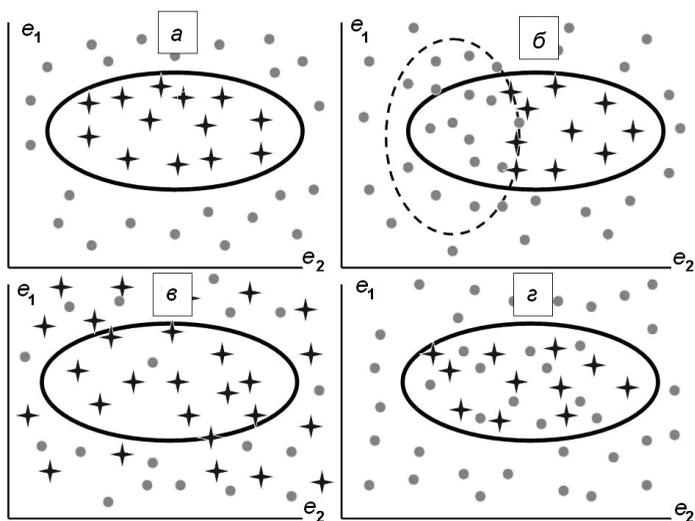


Рис. 37. Различные варианты распределения видов в пространстве относительно двух действующих на них факторов среды (e_1 и e_2). Звездочками обозначены местообитания с определенными значениями факторов e_1 и e_2 , в которых вид присутствует, а кружочками – те значения, при которых он отсутствует

Вид присутствует везде, где условия для него оказываются подходящими, и отсутствует в тех частях, где он вытесняется доминирующими над ним конкурентами.

Очень часто виды совместно (рис. 37, б, г) используют нишевое пространство (симпатрические виды). Это возможно благодаря тому, что разные виды, использующие сходные пищевые ресурсы, могут разойтись по каким-нибудь параметрам, например размерным классам добываемой пищи или способам ее добывания, морфологическим и поведенческим адаптациям животных.

Примером, в котором разграничение ниш достигается различиями в поведении, служит взаимодействие в группе видов птиц, питающихся на дубах гористого побережья в Центральной Калифорнии. Пять видов птиц – *Parus inornatus*, *Polioptila caerulea*, *Vermivora celata*, *Vireo gilvus*, *Vireo hytoni* – питаются насекомыми,

собирая их на листьях. Каждый вид ловит насекомых, отличающихся по размерам и таксономическому положению, хотя по обоим параметрам пищевые спектры всех исследованных видов перекрываются. Птицы в данном сообществе используют три типа пищедобывательного поведения: собирают насекомых с поверхности листьев, когда птица передвигается по твердому субстрату; насекомых с поверхности листьев собирает парящая птица; птица ловит летающих насекомых. Различия в пищедобывательных стратегиях позволяет этим видам успешно сосуществовать.

В тех случаях, когда совместная утилизация ресурсов связана с конфликтными ситуациями, наблюдаются различные пути их разрешения – от грубых радикальных способов устранения конкурентов (убийство) до использования сразу нескольких путей регуляции отношений. Одним из таких путей является разграничение активности разных видов во времени. Разграничение времени активности является одним из наиболее распространенных способов избегания конкуренции в сообществах животных. Самые яркие примеры этого – сосуществование на одной территории дневных и ночных животных, например, ястребов и сов, ласточек и летучих мышей, кузнечиков и сверчков. На коралловых рифах одни виды рыб активны днем, другие – с наступлением сумерек, а третьи – только ночью. При этом все они потребляют почти одинаковую пищу и используют сходные места для убежищ. В африканском национальном парке Крюгера львы активны ночью, дикие собаки – рано утром, а гепарды – в середине дня. Временной тип изоляции, т.е. разграничение времени активности, широко распространен в многовидовых сообществах грызунов.

Если на одной и той же территории обитает много конкурирующих за ресурсы видов, возможности четкого разделения во времени активности сильно уменьшаются. Временное обособление в большей мере, чем пищевое или пространственное, приводит к сокращению времени активности, а значит, и потребления источников энергии. Периоды активности у разных членов сообщества обычно сильно перекрываются.

На рис. 38 приведены результаты исследования суточной пищевой активности красной и рыжей полевок в условиях, приближенных к естественным. Видно, что время кормления перекрывается, однако в целом красные полевки проводят вблизи кормушки больше времени, чем рыжие.

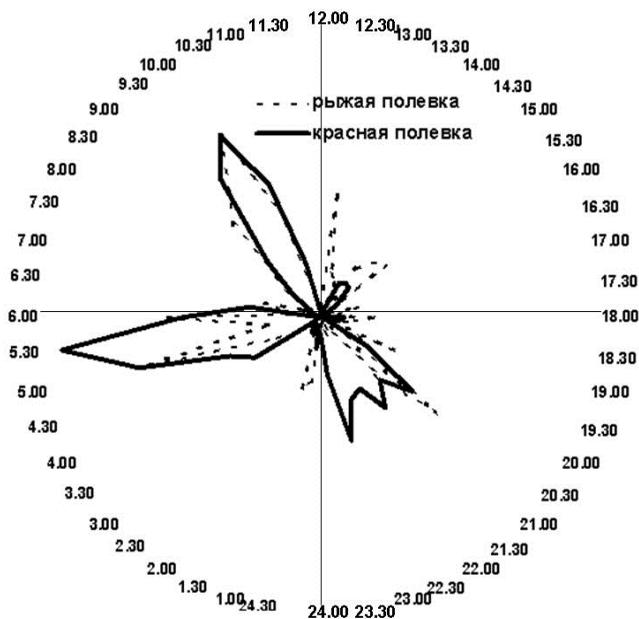


Рис. 38. Суточная пищевая активность красной и рыжей полевок в условиях, приближенных к естественным

Можно рассчитать временную нишу, так же как рассчитывают пространственную. Ширина временной экологической ниши рассчитывается на основании индекса доминирования Д. Симпсона:

$$D = 1/\Sigma p^2,$$

где p – доля временного ресурса, используемого видом из общего временного ресурса.

Величина перекрытия временных экологических ниш рассчитывается на основании индекса Пианки, характеризующего вероятность межвидовых встреч:

$$C_{ij} = \frac{\sum (p_{ih} \times p_{jh})}{\sqrt{\sum p_{ih}^2 \times \sum p_{jh}^2}},$$

где p_{ih} и p_{jh} – вероятности использования временного ресурса h видами i и j соответственно.

Весной самцы певчих птиц исполняют за день до нескольких тысяч песен, создавая тем самым мощное акустическое поле. Частотные диапазоны песен у разных видов птиц, как правило, широко перекрываются, иначе говоря, они используют для распространения информации один и тот же канал связи. Между тем, как известно, совместное использование многочисленными субъектами одного канала связи способно породить конфликт между ними за время пользования эфиром. Размышляя об этом, британский орнитолог Мартин Коуди высказал гипотезу о возможности конкуренции за время в эфире у животных с высоким уровнем акустической коммуникации, к числу которых принадлежат и певчие птицы. Суть этой гипотезы в том, что живущие по соседству птицы по возможности избегают петь одновременно, чтобы не мешать друг другу. По мнению автора, подобные взаимоотношения особенно оправданы среди птиц разных видов, ведь певцов одного вида разделяют территориальные рубежи, и они поют поодаль друг от друга, при этом, как правило, отчетливо слышат соседей за несколько десятков и даже сотен метров. А территории самцов разных видов могут перекрываться, и им ничто не мешает петь хоть на одном дереве. Если певчие птицы на самом деле конкурируют за время в эфире, можно ожидать, что разные виды будут использовать для наиболее интенсивного пения разное время суток или всего сезона гнездования. Действительно, суточные ритмы пения у обитателей одного и того же луга отличаются (рис. 39).

По мнению В.В. Иваницкого в различии суточных профилей можно видеть эффективное средство уменьшения акустической

конкуренции, хотя как строгое доказательство ее наличия, эти данные рассматривать нельзя, так как различия в суточном расписании пения могли сложиться вследствие их независимой эволюционной дивергенции.

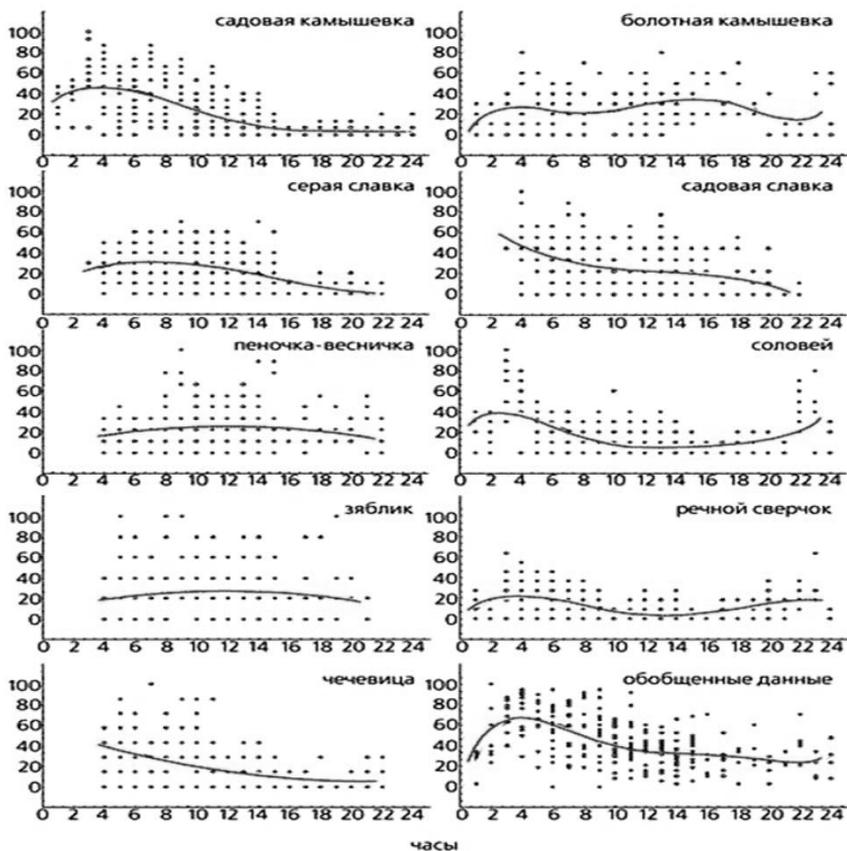


Рис. 39. Суточные ритмы пения птиц. По оси ординат отложено процентное отношение числа поющих самцов, зарегистрированных во время одного наблюдения, к общему количеству особей, обитающих на исследуемой территории

Роль дня и ночи в эволюционной дивергенции. Ночное бодрствование имеет в своей основе эволюционный фактор. Возникновение жизни на Земле связывают с водной средой. Затем живые организмы освоили сушу. Для обитателей наземной и водной среды экологические проблемы различны. Если не считать циклов освещения, в воде условия более стабильны и меньше связаны с вращением планеты, чем на суше. Для водных животных факторы отбора, действующие с суточной периодичностью, чаще бывают биотическими. К ним относятся суточные колебания доступности пищи. На суше ключевыми факторами, колеблющимися на протяжении суток, являются температура и относительная влажность.

Некоторым животным для выживания было целесообразно приспособиться к ночной активности. Животные, которые первыми в истории Земли покинули водную стихию и заселили наземную среду, должны были столкнуться с опасностью высыхания, особенно в дневное время. Эти первые сухопутные формы, вероятно, вели ночной образ жизни, за исключением тех, которые обитали в очень влажных местах. Наиболее примитивные современные представители крылатых насекомых и позвоночных ведут ночной и сумеречный образ жизни: таковы поденки и веснянки, а также большинство наземных амфибий. Они имеют тонкий наружный покров и поэтому легко подвержены обезвоживанию.

По-видимому, в процессе эволюции животным неоднократно приходилось менять временную нишу. Развитие у пресмыкающихся толстого кожного покрова, предохраняющего от высыхания, а также поведенческой терморегуляции привели к преобладанию у многих из них дневного образа жизни. Примерно в это же время, в начале юрского периода (~ 199 млн лет назад), и насекомые приобрели защиту от высыхания в виде восковой эпикутикулы и перешли в дневную временную нишу. Вероятно, они служили пищей для хищников и создали условия для расцвета дневных пресмыкающихся, давших начало птицам и млекопитающим. В дальнейшем, быть может под давлением хищников, многие группы насекомых вновь вернулись к ночному образу жизни, а след за ними – и часть пресмыкающихся.

Следствием смены видами в процессе эволюции временных ниш может быть то, что ночной или дневной тип активности у современных животных во многих случаях не слишком жестко фиксирован. Дневное животное на каком-то этапе своей жизни может быть ночным, например, в определенный сезон или под давлением окружающих условий, или же в ночные часы осуществляются лишь определенные виды активности.

Несомненна связь суточной активности с физиологическим состоянием животного. В разгар гона ночные и дневные формы часто становятся аритмичными. У копытных наблюдаются нарушения ритма суточной активности при массовом появлении кровососущих насекомых (гноса). Изменение активности может вызвать недостаток пищи. Так, дальневосточный рыбный филин, или филин Блакистона, летом охотится только в сумерках и ночью. Зимой может охотиться в дневное время. При недостатке пищи сумеречные летучие мыши растягивают время питания на ночные часы, а зверьки с ночной активностью – на утренние и дневные.

Отмечалась также сезонная инверсия суточных ритмов активности. Обычно инверсия выражается в переходе от ночного и сумеречного образа жизни летом к дневному зимой, как например, у некоторых видов серых полевок (*Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*) и у летучей мыши *Myotis mystacinus* в Финляндии (рис. 40). В последнем случае дневную активность ночных животных можно объяснить преобладанием дневной активности насекомых ранней весной и осенью, возможно, в связи с дневным вылетом комаров из холодной воды. Это пример того, как ритм активности хищника приспособливается к ритму жертвы.

При усиленном преследовании охотниками дневные промысловые звери иногда переходят на ночной образ жизни. Например, дневные по своей природе дикие кролики во многих местах, где на них интенсивно охотятся, превратились в ночных животных. У лисицы, енотовидной собаки, соболя, в зависимости от обилия корма и интенсивности преследования охотниками, преобладает то ночной, то дневной тип активности. Известно, что синантропические формы (домовая мышь, серая крыса) нередко «подгоняют»

свою суточную ритмику к ритмам, существующим в поселениях человека.

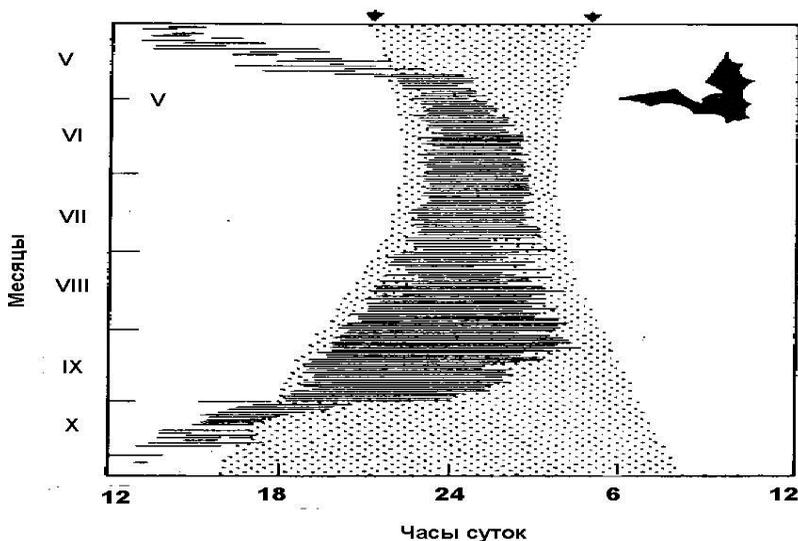


Рис. 40. Сезонная инверсия суточного ритма охоты в колонии летучих мышей (*Myotis mystacinus*) в Финляндии

Но, несмотря на подобную гибкость, все же большинство животных можно отнести к дневным или ночным. Основанием для такого деления является специализация органов чувств у ночных и дневных животных.

Специализация органов чувств. Биологам важно знать, с какими выгодами связано закрепление той или иной стратегии у того или иного вида, какие морфологические, физиологические и поведенческие признаки коррелируют с определенным образом жизни.

Для дневных животных важное значение имеет **зрение**. Подлинно острое зрение встречается главным образом у дневных птиц. Пустельга, парящая на высоте 30 м, видит внизу в траве жуков и других насекомых. Для чисто ночных животных оно имеет

гораздо меньшее значение. Устройство глаз ночных и дневных животных отличается многими деталями. Диапазон интенсивности света, воспринимаемого глазами позвоночных, огромен. Они чувствительны к значениям освещенности, различающимся в миллиард раз. Это достигается разными механизмами, особыми для каждого вида. Животные видят за счет того, что свет проходит в глаз и раздражает нервные окончания светочувствительного слоя, то есть сетчатку. Затем эти раздражения передаются по нервным волокнам глазного нерва в мозг и там предстают в виде «картины».

У позвоночных фоторецепторы делятся на два типа – палочки и колбочки. Палочки очень чувствительны к слабому освещению благодаря тому, что с одним нервным волокном связано большое количество рецепторов. Но эта же особенность делает палочковое зрение нечетким, вследствие конвергенции очень большого количества сигналов в одном нервном волокне. Палочковое зрение бесцветное, так как они обладают только одним типом фотопигмента – родопсином, следовательно, различия в длине волны воспринимаются как различия в интенсивности. Палочки преобладают у ночных видов, для которых важнее чувствительность, чем острота и цвет. Соотношение палочек и колбочек в глазу домашней кошки (приблизительно 25:1) значительно выше, чем в глазу человека (приблизительно 4:1). У животных, приспособившихся к ночной активности (филин, карликовые галаго, крысы), глаза содержат лишь палочки.

Для колбочкового восприятия света необходимо более сильное освещение, так как колбочковые рецепторы менее чувствительны к свету, чем палочковые. Кроме того, к одному нервному волокну их сходится гораздо меньше, чем палочек. Но за счет уменьшения конвергенции сигналов обеспечивается острое зрение.

У животных с дневной активностью в глазах преобладают колбочки. Так, у голубей, активных в дневное время, в сетчатке имеются лишь колбочки. Они могут быть разных типов, обладают специализированными фотопигментами, поглощающими свет в различных частях спектра, и служат основой цветового зрения. У многих амфибий, птиц и рептилий, кроме фотопигментов, кол-

бочки часто содержат окрашенные капельки масла, которые действуют как фильтры и в сочетании с фотопигментом определяют спектральную чувствительность рецептора. Кроме того в их сетчатках различают как «обычные» колбочки, так и так называемые «двойные». У дневных животных цветное зрение обычно развито лучше, чем у ночных. Колбочки приблизительно в 100 раз менее чувствительны к свету, чем палочки, но гораздо лучше воспринимают быстрые движения.

У всех позвоночных количество света, попадающего на сетчатку, регулируется расширением или сокращением зрачка. Зрачок расширяется в сумеречном свете и сжимается при ярком. Таким образом, количество света, попадающего в глаз, сохраняется приблизительно на постоянном уровне – том, при котором глаз функционирует лучше всего. Зрачковый рефлекс хорошо развит у угрей и камбал, акул, ночных рептилий, птиц и млекопитающих. У животных с ночным и сумеречным образом жизни часто бывают крупные глаза. Крупный глаз предполагает наличие большой площади светочувствительного слоя – сетчатки. Процессу концентрации света при слабом освещении способствует выпуклая форма склеры и широкий зрачок.

Важной структурой глаза, улучшающей ночное зрение животных, является тапетум (зеркальце). Тапетум представляет собой блестящий слой позади сетчатки глаза, в пигментном слое или в сосудистой оболочке. Свет, который прошел через сетчатку и не поглотился фоторецепторами, отражается от зеркальной поверхности тапетума и вновь возвращается к рецепторам, поддерживая тем самым сетчатку в состоянии возбуждения и повышая чувствительность при слабой освещенности. Тапетум из пигментного эпителия присущ некоторым моллюскам, кольчатым червям и членистоногим. Тапетум из кристаллов гуанина развит у многих рыб и у некоторых пресмыкающихся (крокодилы). У многих млекопитающих, особенно хищных, тапетум состоит из эластичных волокон или эндотелиальных клеток. Он обуславливает свечение глаз почти в полной темноте, например, у кошек. Глаз колючих акул в темноте может отражать от тапетума 88% падающего света, а при условиях высокой освещенности – 2,5% света.

Комбинированный эффект нескольких факторов (преобладание палочек над колбочками, развитый зрачковый рефлекс, наличие тапетума, крупный глаз и выпуклая форма склеры) приводит к тому, что при очень скудном сумеречном и ночном освещении многие животные могут ориентироваться с помощью зрения. Например, домашняя кошка может различать предметы и других животных при освещении менее 20% от количества света, необходимого для этого человеческому глазу.

В тропических лесах Центральной и Южной Америки сумеречные летучие мыши *Glossophaga soricina*, питающиеся нектаром, в поисках пищи ориентируются на характерный запах цветов и отраженный цветами ультрафиолетовый свет. Чувствительность мышей к ультрафиолету – одна из сторон возникшего в ходе эволюции симбиотического отношения между летучими мышами и цветами. Цветы дают пищу в виде нектара, а мыши опыляют их, помогая размножаться. По утверждениям группы германских и гватемалских ученых, у сумеречных летучих мышей колбочки в глазах практически не встречаются. У них есть палочки для распознавания светового излучения в диапазоне от 310 до 600 нм. Поскольку диапазон ультрафиолетового излучения находится в пределах 100–400 нм, а диапазон видимого света – от 380 до 770 нм, то рецепторы *Glossophaga soricina* позволяет видеть как в ультрафиолетовом, так и в видимом свете. Полагают, что эта уникальная система зрения возникла в ходе эволюции для того, чтобы помочь мышам находить отражающие ультрафиолетовый свет цветы.

Оригинальная система зрительной коммуникации возникла в процессе эволюции у ночных насекомых светляков. Коммуникации с использованием зрения обычно строятся на принципах анализа пространственной информации, такой как цвет, форма или особенности движения носителя коммуникативного сигнала. Для мелких животных и, в частности, насекомых, зрение далеко не всегда эффективно, так как они обитают в густой растительности, что сильно ограничивает поле зрения. В то же время использование звуковых сигналов существенно демаскирует партнеров по коммуникативному процессу. Это особенно важно для самок в пе-

риод размножения. В связи с этим в процессе эволюции у животных появилась коммуникативная система, использующая зрительный сенсорный канал, но основанная на анализе временных или частотных параметров коммуникативного сигнала, как это происходит в слуховом анализаторе, что существенно повышает эффективность работы зрительного анализатора. Эта группа животных приобрела способность испускать и анализировать световые сигналы. Способность живых организмов испускать свет – биолюминесценция – в процессе эволюции впервые возникает у облигатных анаэробных бактерий как механизм связывания кислорода, токсичного для этих организмов. У членистоногих люминесцирующие виды встречаются у *Pycnogonida*, *Eucrustacea*, *Diplopoda*, *Chilopoda* и *Insecta*. Имеются виды, обладающие собственной биолюминесценцией и образующие симбиоз с люминесцентными бактериями. У светляков имеются внутренние генераторы светового ритма, поэтому их коммуникативные сигналы характеризуются, как правило, ясным строго видоспецифичным ритмическим рисунком.

Функция эмиссии света у светляков связана, как правило, с половым поведением. У разных видов семейства светляков выделяют несколько базовых коммуникативных систем световой коммуникации, которые часто используются совместно.

Система первого типа, или «маяковая». В системе этого типа особь одного пола испускает видоспецифичные коммуникативные сигналы, которые привлекают особей противоположного пола, выполняя функцию маяка. Например, в мангровых зарослях Малайзии и Таиланда самцы светляков осуществляют поиск полового партнера, сосредоточившись в большом количестве на одном дереве. Дерево превращается в аналог маяка для особей своего вида, отпугивающий особей других видов, для которых характеристики светового сигнала не являются видоспецифичными. Синхронные видоспецифичные сигналы большого количества особей способствуют привлечению партнеров для спаривания. При получении такого сигнала у летающей особи меняется характер поведения. Однако наличие собственных световых сигналов у летающих особей необязательно.

Система второго типа, или «система с ответчиком». Летающие особи одного пола (обычно самцы) испускают видоспецифичные световые сигналы, на которые особи другого пола генерируют видо- и полоспецифичные ответы. Такой тип коммуникативной системы свойствен многим видам светляков, в основном подсемейств Lampyridae (род *Photinus*) и Photurinae, обитающих в Северной и Южной Америке. Однако хотя после получения ответа поведение летающей особи изменяется, характер световых сигналов у нее остается неизменным.

Система третьего типа, или «система с истинным диалогом», когда в диалоге меняется не только поведение, но и характер световых сигналов обоих полов.

У млекопитающих, занявших ночную нишу, хорошо развит **слух**. Человек слышит звуки частотой от 16 до 20 кГц. Звуки частотой до 16 Гц называют инфразвуками, а больше 20 кГц – ультразвуками.

Диапазон воспринимаемых звуков и границы оптимальной звуковой чувствительности определяются у млекопитающих экологическими факторами и акустическими свойствами среды обитания конкретного вида. Ночные млекопитающие, как наземные, так и древесные, способны воспринимать звуки в широком диапазоне частот, вплоть до 90 кГц. Они обладают обостренной чувствительностью к сигналам, лежащим на границе звука и ультразвука, большой чувствительностью к тихим звукам и высокой разрешающей способностью слуха (рис. 41).

Разрешающая способность слуховой системы – интервал времени, за который она подготавливается к восприятию каждого следующего звукового сигнала. Так, слуховая система сонь и тушканчиков подготавливается к восприятию каждого следующего звука всего за 10–15 мс.

Дневные обитатели открытых пространств и леса воспринимают более узкую, чем ночные виды, область частот, приходящуюся в основном на звуковую диапазон. Зона повышенной чувствительности слуха у дневных животных ограничена только звуковыми частотами, а разрешающая способность их слуховой системы

меньше, чем у ночных. Например, слуховая система у белки подготавливается к восприятию каждого следующего звука за 40 мс, у сусликов – за 75 мс.

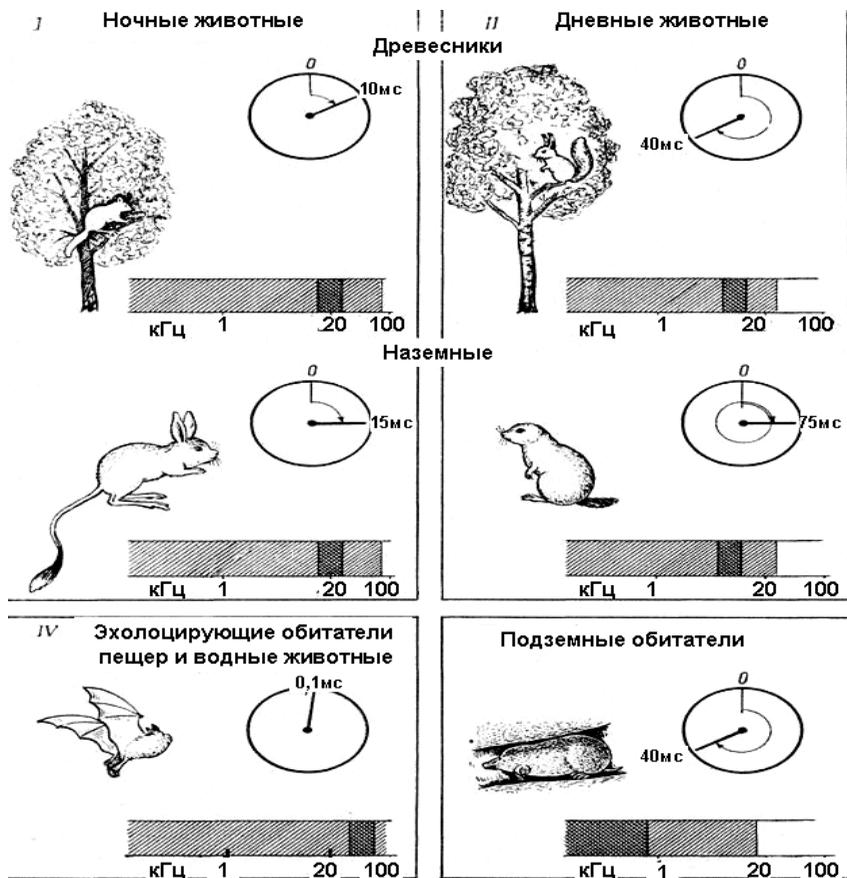


Рис. 41. Схема, отражающая связь между образом жизни животных и особенностями их слуха. Диапазон частот, воспринимаемых представителями каждой группы животных, отмечен на шкале частоты штриховкой, причем область максимальной чувствительности заштрихована гуще. На циферблатах указаны временные интервалы, необходимые для подготовки слуховой системы к восприятию каждого следующего звука

Высокочастотный слух у ночных животных является одним из эволюционно выработанных приспособлений, направленных на компенсацию ограничений зрительного восприятия в сумерках и ночью. В условиях слабой освещенности основными носителями информации о поведении и состоянии животных – партнеров являются запах и звуковые коммуникационные сигналы.

Успешное восприятие звукового сигнала наземными или древолазающими ночными животными возможно в том случае, когда частота сигнала отличается от звуковой помехи. В лесу и в открытых биотопах это условие соблюдается в диапазоне частот выше 10 кГц. Смещение зоны повышенной чувствительности слуха на границу звука с ультразвуком у ночных животных, по сравнению с дневными, объясняется необходимостью надежно обнаруживать звуковые коммуникационные сигналы на фоне шума.

Особую группу животных, ведущих сумеречный и ночной образ жизни, составляют эхолоцирующие животные. Они воспринимают как звуковые, так и ультразвуковые частоты и выделяются среди других млекопитающих тем, что их слуховая система воспринимает самые высокочастотные сигналы и обладает самой лучшей разрешающей способностью. Временной интервал, необходимый для подготовки слуха к восприятию каждого следующего звука, у эхолоцирующих животных составляет в среднем 0,1 мс.

Эхолоцирующие животные относятся к летающим и плавающим животным, они обнаруживают, преследуют и захватывают мелкую быстро передвигающуюся добычу. До сих пор не обнаружено среди них животных, обитающих на земле или в кроне деревьев, возможно, потому, что эти условия неблагоприятны для локации, так как звук многократно отражается и переотражается от рельефа и растительности и искажает информацию.

Типичной для абсолютного большинства наземных млекопитающих акустической сенсорной системой обладает домашняя кошка. При дистанционном мониторинге окружающей среды кошка полагается на зрение и слух. Причем в условиях плохой видимости звуковая афферентация приобретает первостепенное значение. Объекты охоты кошек – мелкие грызуны – ведут скрытный образ

жизни и активны преимущественно в сумерках. Частотный диапазон воспринимаемых кошкой звуков довольно широк: 25 Гц – 65 кГц. Грызуны издают звуки выше 30 кГц. Наружное ухо кошки (ушная раковина и слуховой проход) идеально приспособлены для улавливания самых слабых звуков и определения расположения их источника. Ушную раковину (воронкообразная кожная складка с хрящевой основой) обслуживают 20 мышц, поэтому она очень подвижна. Угол поворота уха составляет 180° . Кроме того, ушная раковина дополнительно может наклоняться в сторону источника звука. Причем левое ухо совершает движения, независимые от правого. Независимый характер движений ушных раковин обеспечивает стереофонический эффект восприятия звука.

В сложных условиях звукового восприятия одно ухо животного ориентировано в сторону предполагаемого источника звука, а другое повернуто в сторону или даже назад. При такой ориентации ушных раковин центральный аппарат звукового анализатора (средний мозг и височные доли коры больших полушарий головного мозга) получает качественно разный афферентный сигнал от правого и левого уха с некоторым временным разрывом. В результате животное имеет очень точное представление об источнике звука (о его расположении, расстоянии до источника, силе и частоте сигнала). Экспериментально установлено, что кошка дифференцирует источники звука, расположенные друг от друга на расстоянии 8 см и удаленные от животного на 1 м. Реакция кошки на грызуна в норе отмечается с расстояния 20 м. Диапазон звукового восприятия кошки покрывает 10 октав и не менее 10 обертонов в пределах одной октавы. С точки зрения человека, слух у кошки чрезвычайно музыкален.

У животных, занявших ночную нишу, хорошо развиты **обоняние и тактильная чувствительность**. Ночные нелетающие киви (*Apteryx australis*) относятся к немногим птицам с очень хорошо развитым обонянием, что, видимо, позволило занять им ночную нишу, не занятую в Новой Зеландии млекопитающими. Ноздри у киви не в основании клюва, а на конце. Сунув длинный и гибкий «нос» в землю, киви «вынюхивает» червей и насекомых. В основании клюва – «усы», осязательные вибриссы, похожие на крыси-

ные. Вибриссы, как правило, хорошо развиты у животных, ведущих преимущественно ночной (хищные, лемуры), частично или полностью подземный (кроты, слепыши) образ жизни. У водных животных, таких как тюлень или выдра, вибриссы также хорошо развиты и, возможно, помогают им находить добычу или обнаруживать препятствия в мутной воде.

У песчанок, обитателей пустынь Азии и Северной Африки, ведущих ночной образ жизни, длина тела от кончика носа до основания хвоста составляет около 10 см, а вибриссы торчат в стороны примерно на 5 см и вперед на 3 см. Иннервируются они богаче обычных волос. У усатых китов в корень вибрисса может проникать до 10 000 нервных волокон. Животные пользуются вибриссами для обнаружения объектов, находящихся в непосредственной близости от них, а также для дистанционного распознавания.

Температурная рецепция. Многие змеи могут находить добычу в темноте. Для ямкоголовых змей (Crotalidae) это возможно благодаря тому, что у них хорошо развита температурная рецепция. Теплочувствительные ямки расположены у них на лицевой стороне головы, у некоторых удавов – на губах (рис. 42, на вклейке). На дне ямки есть перепонка, содержащая множество нервных окончаний. Она отделена от дна ямки воздушной полостью, уменьшающей потери тепла. Теплочувствительные ямки очень чувствительны к инфракрасному излучению с длиной волны 0,5–15 мкм, но не реагируют на более коротковолновое инфракрасное излучение и на видимый свет. Змея способна определять в каком направлении находится источник тепла. Перепонка ямки реагирует на изменение температуры на 0,003°C.

Существуют адаптации, направленные на терморегуляцию у животных, ведущих сумеречный и ночной образ жизни. Многие ночные бабочки, например бражники, обладают теплоизолирующими волосками и относятся к эндотермным, активно продуцирующим тепло животным. Полету у них предшествует дрожь летательных мышц, которая приводит к повышению температуры грудного отдела до 32°C и больше при минимальной внешней температуре 17°C.

У многих рептилий (Сrhemodon), ведущих ночной образ жизни, очень сильно отличаются скорости остывания и согревания. Например, варан утром повышает температуру своего тела со скоростью 0,14 °С/мин, а ночью остывает со скоростью в семь раз меньшей – 0,02 °С/мин.

Для некоторых мелких млекопитающих и птиц умеренного пояса характерно ночное оцепенение. Стимулом является сочетание нехватки пищи с холодом, во время которого для поддержания температуры тела требуется усиленное питание. Ночное оцепенение характерно для мелких летучих мышей умеренного пояса, мелких птиц (например, колибри) и некоторых мелких наземных млекопитающих.

Поскольку ночные и дневные животные имеют специфику восприятия зрительных, слуховых и, по-видимому, других сенсорных сигналов, соответственно, различаются и их коммуникационные сигналы. Если в сообществах дневных животных для обмена информацией используются самые разнообразные сигналы, то в общении ночных животных преобладают звуки и запахи. Некоторые насекомые используют ночью свечение.

5.2. Приуроченность поведения к определенному времени суток влияет на важные моменты жизни организма

Циркадианные ритмы суточной активности важны для выживания. В возрасте трех недель, еще не умея летать, птенцы кайры вслед за своими родителями планируют со скал, где расположены их гнезда, в море. В море неумеющих летать птенцов жестоко истребляют хищники, в основном, большие полярные чайки.

В Арктике летом светло круглые сутки, но время первого вылета птенцов обычно ограничено вечерними часами. Наибольшая активность кайр приходится на интервал 20–24 ч. Нападение чаек на кайр происходит несколько реже в середине и в конце пика ве-

черней активности кайр (22–24 ч), так как вечером хищники бьют уже достаточно сыты. Отбор направлен против тех птиц, которые совершают свой первый вылет до 22 или после 24 ч, за счет этого остальным членам колонии удастся уцелеть. Суточная синхронность поведения колонии кайр снижает риск для популяции в целом. Хищные чайки, вероятно, поддерживают генетическую основу суточного ритма активности кайр.

Приуроченность поведения к определенному времени суток связана с шансами принять участие в размножении. Одна из самых очевидных функций циркадианных ритмов – синхронизация полов. Такая синхронность значительно повышает вероятность спаривания. Самки комара *Anopheles Gambia* могут спариваться только в течение часа после наступления сумерек, когда они наиболее активны, а самцы в это время, вследствие распрямления у них звукочувствительных волосков на антеннах, наиболее чувствительны к звуку полета самки.

У насекомых с очень коротким временем жизни имаго, таких как поденки и комары-долгоножки, конечная стадия развития служит только для размножения. Синхронная активность обоих полов обеспечивается синхронностью метаморфоза. У более долгоживущих видов выработались специальные механизмы циркадианной синхронизации. Самки ночных бабочек привлекают самцов, выделяя половые феромоны. Синхронность призывного поведения самок и реактивности самцов создает наилучшие шансы для спаривания. Так происходит, например, у бабочек сибирского шелкопряда.

Близкородственные группы насекомых часто используют одни и те же половые феромоны. В таких случаях приуроченность половой активности к разному времени суток может служить изолирующим механизмом. У морских комаров *Clunio marinus* и *Clunio balticus* репродуктивная изоляция обусловлена различным временем выведения имаго.

Самец плодовой мушки *Dacus tryony* в природных условиях проявляет реактивность в отношении самок в сумерках примерно в течение 30 мин, когда освещенность держится около 10 лк. Точ-

ность таких «временных ворот» для спаривания также служит механизмом межвидовой изоляции.

К определенному времени суток очень часто приурочены роды у млекопитающих и вылупление птенцов из яиц. У ворона (*Corvus corax*) птенцы вылупляются днем, что позволяет дневному хищнику, видящему на свету, очищать их сразу от скорлупы. Для большинства дневных обезьян типичны ночные роды, так что мать может держаться со всем стадом во время дневных переходов. Для уязвимых этапов онтогенеза очень полезна синхронизация событий. Например, у многих выводковых птиц вылупление всех птенцов происходит одновременно, благодаря чему весь выводок дружно покидает гнездо, а значит, появляется больше шансов уцелеть.

Территориальное поведение также часто бывает привязано к определенному времени суток. Ярким примером служат птички концерты на рассвете. Самцы певчих птиц в сезон размножения заявляют обычно о своих правах на территорию в период около восхода солнца, с дополнительным небольшим пиком на закате. В течение холодной весенней ночи маленькие птички в большинстве своем теряют до 10% массы тела и поэтому, проснувшись, они должны испытывать сильный голод. Почему же они по утрам прежде всего начинают петь, а не добывать пищу? Для этого существуют две основные причины. Во-первых, защита территории особенно важна сразу после рассвета, поскольку именно в это время не имеющие территории птицы проверяют, не освободился ли какой-нибудь участок в результате деятельности хищников. Во-вторых, пищедобывательная деятельность в условиях малой освещенности оказывается малоэффективной. В лабораторных экспериментах показано, что большие синицы (*Parus major*) не могут эффективно добывать пищу при освещенности ниже определенного уровня, а этот уровень достигается примерно через 40–80 мин после рассвета, в зависимости от погоды.

Распределение активности на протяжении суток при добычании и потреблении пищи. Для благополучия организма большое значение имеет суточный ритм питания. Питание будет оптимальным тогда, когда на добычу пищи определенного качества в

определенном количестве тратится минимум сил и времени. Если пищевое поведение будет наиболее активным в часы наибольшей доступности пищи, то останется больше времени для другой жизненно важной деятельности.

Регуляция потребления пищи теоретически основана на равновесии между энергетическими нуждами организма и доступностью пищи. Чтобы понять ход суточной кривой пищевой мотивации у данного вида, нужно иметь представление об обоих факторах.

У животных можно различать отдельные периоды более или менее непрерывного потребления пищи, разделенные промежутками. Количество пищи, съедаемой за один такой период, может быть ограничено, например, объемом кишечника. Энергия съеденной за один прием пищи (s , Дж) используется в обмене веществ со скоростью v , Дж/ч. В таком случае для поддержания энергетического баланса (без учета роста) необходимо есть в среднем каждые (s/v) часа. Отклонения от этого среднего уровня не могут быть слишком большими. В каких случаях величина s/v мала? При высоком метаболизме (v) или при низкой калорийности пищи (s).

Высокая интенсивность метаболизма бывает у мелких птиц и млекопитающих, вес тела которых меньше 10 г. Они решают свои энергетические нужды, либо потребляя пищу равномерно днем и ночью (например, землеройки), либо ежедневно впадая в оцепенение, как это делают колибри, летучие мыши и мелкие грызуны, сберегая тем самым энергию в то время суток, когда добывание пищи было бы опасным или малоуспешным. Другие виды могут приспосабливать режим питания к уровню калорийности пищи и энергетическим потребностям. Например, полевки рода *Microtus*, обычно ведущие сумеречный и ночной образ жизни, растягивают время кормления на дневные часы в случае малой питательности корма или в период лактации, когда требуется дополнительная энергия. Такое дополнение ночного питания дневным или, наоборот, дневного – ночным доступно тем животным, у которых зрение не играет главной роли при поисках пищи. Так, например, кулик-сорока (*Haemotopus ostralegus*) днем может искать моллюсков в иле с помощью зрения, а ночью – вслепую, прокалывая ил клю-

вом. Окончание клюва у кулика снабжено большим количеством рецепторов, которые помогают ему ночью находить пищу с помощью осязания.

У дневных видов очень часто встречается двухвершинная форма кривой потребления пищи. Хорошо выражена эта закономерность у джейрана, летом пасущегося два раза в сутки, а зимой – на протяжении целого дня с небольшими перерывами на отдых. Кривая суточной активности сурков, сусликов, большой песчанки летом двухвершинная, весной и осенью – одновершинная (рис. 43).

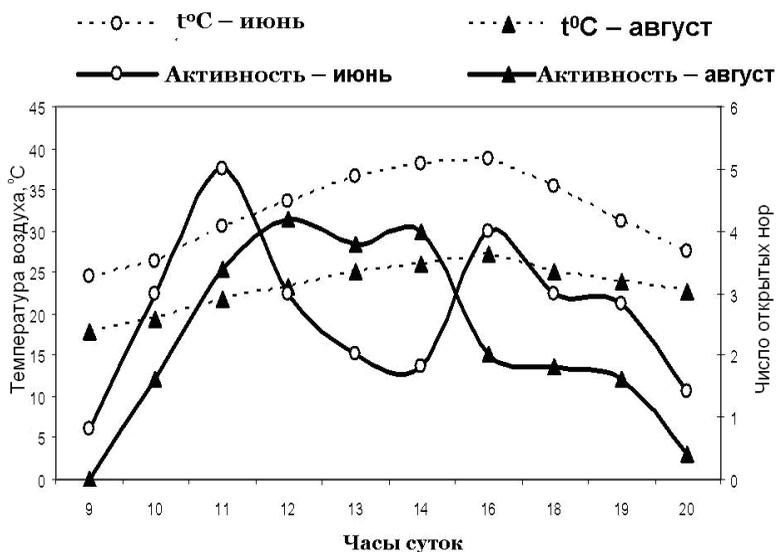


Рис. 43. Динамика активности краснощекого суслика в светлое время суток в начале и конце лета в Томском районе

Эти пики привязаны либо к наибольшей метаболической потребности, либо к доступности пищи. Утренний и вечерний максимумы в пищевом поведении часто объясняют адаптациями поведения, направленными на создание запасов энергии перед ночным голоданием (вечерний максимум) и обострением голода после

ночи (утренний максимум). Летом, в часы наиболее высокой температуры воздуха, наблюдается резкое снижение деятельности большинства животных. Они укрываются в норах и убежищах, что предохраняет их от перегрева. На рис. 43 это соответствует минимуму активности в июне.

Итак, процесс питания в течение суток определяется метаболическими потребностями организма, количеством пищи и ее доступностью. В основе процесса питания лежит принцип оптимизации.

Принцип оптимизации времени питания лучше всего иллюстрируют те виды, у которых есть особые формы поведения, позволяющие отделить добывание пищи от ее потребления. Большинство животных сразу съедает добытую пищу, хотя пищеварение не всегда следует тотчас за проглатыванием. Некоторые виды создают запасы пищи, которые прячут во временных хранилищах. Так, некоторые грызуны, например хомяки, собирают пищу только ночью, часть ее запасают и съедают в дневное время.

Запасы корма обеспечивают оптимальный график питания и добывания пищи. Кобчик – дневной хищник, добычу которого составляют насекомые и грызуны, прячет излишки в случайно выбранных местах своей территории. Как показали полевые наблюдения, и американский кобчик, и обыкновенная пустельга делают это на протяжении всего дня (рис. 44). При этом у двух близких видов, живущих в разных странах, пищевое поведение в течение суток приурочено к одним и тем же отрезкам времени. Спрятанная добыча извлекается незадолго до наступления сумерек. Благодаря тому что есть запасы, птица может ими воспользоваться в наиболее удобное для нее время. Съедание большого количества пищи утром сделало бы птицу тяжелой и снизило эффективность охоты. Напротив, поедание излишков пищи перед сном способствует, вероятно, восстановлению энергии, затраченной на дневную охоту. Таким образом, птица получает возможность охотиться, когда жертвы наиболее доступны.

Такое поведение иллюстрирует два главных принципа, определяющих пищевое поведение: оптимизацию по отношению к энергетическим нуждам животного и колебаниям доступности пищи.

Питание не сводится к одному лишь получению калорий. Животные отлично умеют выбирать пищу с учетом особых нужд организма. При этом избирательное питание может быть приурочено к определенному времени суток. В качестве примера можно привести повышенное стремление кур потреблять кальций в часы, предшествующие овуляции, и способность кроликов (*Oryctolagus cuniculus*) и других зайцеобразных (заяц-беляк, заяц-русак) выделять и тут же поедать фекалии в виде мягких шариков. Этот тип питания связан с послерассветными часами. Фекальные шарики, богатые симбиотическими микроорганизмами, запасаются в специальном отделе желудка, и отсюда происходит засев симбионтами новой пищи, съеденной за ночь. Периодическая суточная программа поедания фекалий повышает эффективность переваривания клетчатки с помощью кишечной флоры.

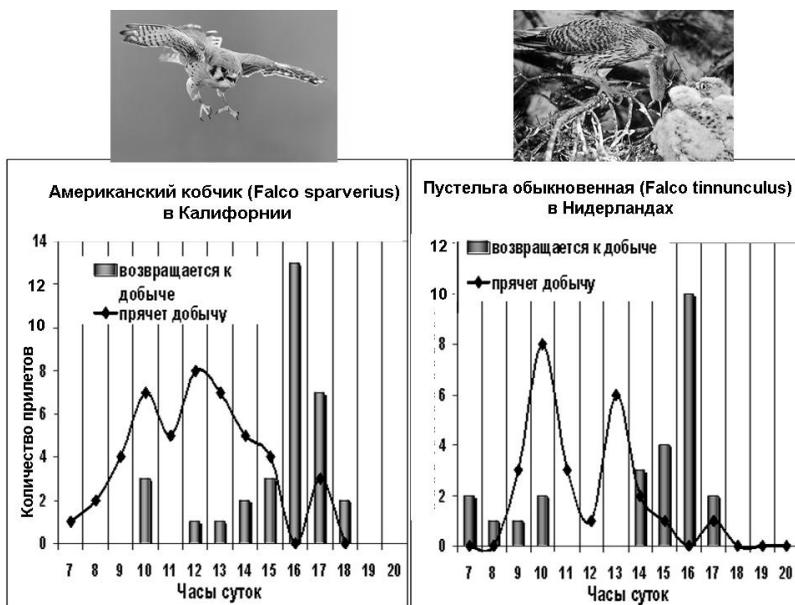


Рис. 44. Внутрисуточная динамика добывания и потребления пищи двумя близкими видами кобчиков

Ежедневные перемещения и миграции. Если место активного добывания пищи зависит от ее распределения в пространстве, то место для отдыха выбирается по принципу уменьшения риска для жизни и расхода энергии. Несовпадение этих двух мест приводит к необходимости регулярного передвижения, по крайней мере, два раза в сутки. Примером могут служить ежедневные вертикальные перемещения целых птичьих сообществ в тропических лесах.

Ежедневно происходят вертикальные перемещения зоопланктона то вверх, то вниз в океанах и озерах по всей планете. В этой вертикальной миграции участвует множество видов из разных таксономических групп. В основном это перемещения вверх, в поверхностные слои воды, вечером и вниз ночью на весь день. Растительноядный зоопланктон находит пищу в поверхностных слоях воды. Поэтому его уход в глубину на весь день приводит к временному прекращению питания. Очевидно, это потеря должна компенсироваться каким-то важным преимуществом. На этот счет существуют две гипотезы: согласно первой уход зоопланктона в глубину уменьшает риск быть съеденным хищниками, которые пользуются зрением в освещенной области воды. Приверженцы второй гипотезы считают, что зоопланктон экономит днем в отсутствие пищи энергию в глубине в более холодной воде. В настоящее время накапливаются факты, свидетельствующие о правоте обеих гипотез: оба преимущества – избегание дневных хищников и экономия энергии – могут иметь значение на разных жизненных стадиях.

5.3. Роль индивидуального опыта в суточном поведении

Как отмечалось выше, поведение животных в каждый момент суток складывается из трех составляющих: врожденной, приобретенной и реакций на случайные воздействия. Врожденная программа работает одинаково у всех представителей данного вида. Например, готовность к различным формам поведения – это врож-

денная программа (строительство гнезд, репродуктивное, пищедобывательное поведение, сон – бодрствование) и т.д.

Однако в пределах общей программы возможны приспособительные вариации на основе индивидуального опыта. Такие вариации свидетельствуют о пластичности циркадианной системы. Иллюстрацией индивидуальной настройки ежедневного поведения является память на время у медоносной пчелы (*Apis mellifica*).

У многих цветков обнаружен суточный ритм выделения нектара и наличия пыльцы. Замечено, что в этот период они особенно активно посещаются и опыляются пчелами. Почему это происходит? Пчелам выгодно сосредоточить работу на цветках в период наибольшего содержания в них нектара и пыльцы. Например, на гречишном поле пчелы трудятся особенно интенсивно с 9 до 11 ч утра, когда выделяется больше всего нектара. Точные измерения секреции нектара и содержания в нем сахара показали, что пик посещения пчелами цветков каждого вида совпадает с пиком изобилия и сладости корма. Однако такое совпадение еще не означает, что пчелы используют память на время. Чтобы прилетать к определенным цветкам в самые подходящие часы можно получать информацию от пчел-разведчиц, которые обследуют местность и быстро сообщают в улей о богатом источнике пищи.

Получение информации, по-видимому, происходит, но и память на время существует тоже. Это показали специально проведенные опыты. При фиксированном режиме кормления рабочие пчелы возвращаются к своей кормушке примерно в то же время дня, когда там накануне был сахарный сироп (рис. 45). Такие вылеты из улья за пищей продолжаются некоторое время и при отсутствии подкрепления. Кроме того, медоносные пчелы легко приучаются прилетать к кормушке в те часы, когда концентрация сахара в сиропе максимальна. Пчелы, приученные к работе в определенное время суток, остальное время, как выяснилось, проводили в глубине улья, вдалеке от танцевальной площадки, где они могли бы при желании узнать о новых источниках пищи от других пчел.

Эти наблюдения позволяют думать, что пчелы в природе действительно используют память на время, которая вместе с индиви-

дуальной приверженностью рабочей пчелы к определенному виду растений (цветочное постоянство) позволяет свести к минимуму расход энергии при поисках корма.

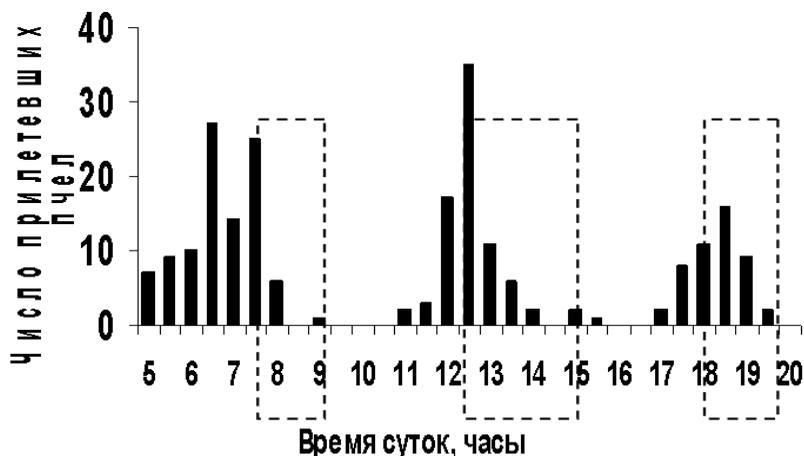


Рис. 45. Распределение количества прилетевших на кормушки меченых рабочих пчел. В трех различных местах в различные промежутки времени (обозначены пунктирными рамками) для пчел выставляли сахарный сироп. Чтобы запомнить время предъявления пищи, пчелам требовалось от 6 до 8 дней

Использование пчелами в природе памяти на время, вместе с индивидуальной приверженностью к определенному виду растений (цветочное постоянство), позволяет экономить расход энергии при поиске корма.

Память на время долго считали особенностью, присущей только пчелам или, в лучшем случае, лишь тем животным, которые имеют дело с периодическими источниками пищи. Разумеется, совместная эволюция растений и их опылителей, в результате которой растение выигрывает от синхронности функционирования цветков, а опылитель – от более эффективного использования источников нектара при сосредоточенности его сбора во времени, особенно благоприятствовала выработке высокой точности изме-

рения времени. Сейчас, однако, накоплены данные, позволяющие предполагать, что это обычное явление. Черные дрозды и скворцы могут посещать заболоченные места в то время, когда там отмечается суточный пик вылета насекомых (стрекоз и комаров-долгоножек). Вполне возможно, что птицы используют память на время.

В некоторых случаях память на время, вероятно, используется для взаимной синхронизации отдельных особей. Так, например, зайчиха навещает своих детенышей только раз в сутки и остается с ними всего 5–10 минут. Для того чтобы покормить сосунков, она каждый день возвращается к тому месту, где они были рождены. Первое время зайчата остаются в этом месте круглые сутки, но, подрастая, разбредаются все дальше. Тем не менее, каждую ночь, вскоре после заката, выводок собирается на несколько минут вместе, чтобы успеть поесть молоко. Точное время кормления у каждой семьи может быть свое, но оно остается довольно постоянным изо дня в день. Такое поведение позволяет думать, что хотя у всех зайчат пищевая мотивация к вечеру повышается, именно индивидуальная тонкая настройка обеспечивает одновременный сбор всего семейства в определенном месте: точное сочетание поведения, времени и места гарантирует детенышам наибольшую безопасность.

Таким образом, вращение планеты создает много причин для циркадианной организации поведения. Суточная синхронизация функций, связанных с размножением или уязвимыми стадиями жизненного цикла, является фактором, направляющим эволюцию.

Контрольные вопросы и задания

1. Перечислите физические и биологические факторы с относительно четким суточным профилем.
2. Из каких составляющих складывается суточный стереотип поведения?

3. Обоснуйте теоретически и проиллюстрируйте примерами тезис: «Разграничение времени активности является одним из наиболее распространенных способов избегания конкуренции в сообществах животных».

4. Как рассчитывается временная экологическая ниша и величина ее перекрытия?

5. Почему ночной или дневной тип активности у современных животных во многих случаях не слишком жестко фиксирован?

6. Что служит главным критерием для разделения животных на дневных или ночных?

7. Чем отличаются зрение ночных и дневных животных?

8. Какие особенности работы слухового анализатора отмечены у ночных животных?

9. Кроме специфики зрительного и слухового анализатора, какие еще специализации органов чувств отличают дневных животных от ночных?

10. Приведите примеры того, что приуроченность поведения к определенному времени суток повышает шансы животного на выживание, успешность в добывании пищи и размножении.

11. Какова роль индивидуального опыта в суточном поведении?

12. Существует ли у животных память на время?

6. СЕЗОННЫЕ РИТМЫ

Сезонными (или годовыми) ритмами называются любые закономерно повторяющиеся изменения в природе, протекающие с периодом в один год. Сезоны – отдельные фазы годового ритма.

Смена времен года имеет астрономическую природу. Земная ось отклоняется под углом $23^{\circ}27'$ от перпендикуляра к плоскости эклиптики, и, поскольку ее направление в пространстве практически постоянно, каждый из географических полюсов Земли часть года наклонен в сторону Солнца, а другую часть года – в противоположную от него сторону.

Наклон земной оси к плоскости вращения Земли вокруг Солнца приводит к появлению сезонной периодичности практически всех факторов среды. Эти периодические изменения многих факторов на полярных, умеренных и субтропических широтах по амплитуде существенно превышают суточные. Только в тропической зоне сезонные изменения среды почти не выражены, хотя и там они проявляются в виде смены сухого и влажного сезонов. Большая амплитуда и длительность сезонных изменений среды приводят к очень глубоким перестройкам физиологии и поведения большинства животных и растений. Подобно суточным, сезонные изменения факторов резко уменьшают амплитуду по мере углубления под поверхность почвы и воды, хотя сезонные колебания проникают значительно глубже, чем суточные.

6.1. Сезонная периодичность различных факторов среды

Сезонные изменения света. Суточная амплитуда освещенности и спектральный состав света меняются в зависимости от высоты Солнца над горизонтом и уровня насыщенности атмосферы водяными парами и пылью. Для сезонных изменений характерен но-

вый параметр – длина светового дня, отличающийся астрономической точностью и являющийся исключительно надежным сигналом наступления того или иного времени года.

Сезонные изменения температуры очень четко выражены во всех зонах, кроме тропической, но как сигнал времени года они существенно уступают по надежности изменениям света.

Сезонный ход влажности, как правило, обратен ходу температуры, колебания имеют небольшую амплитуду. В средних широтах летом менее влажно, чем зимой. В муссонных районах (обильные осадки летом и сухая зима) эта закономерность нарушается.

В большинстве случаев незначительны также годовые изменения атмосферного давления и ветра, которые различаются в зависимости от географического района. В пустынях и полупустынях пыльные и песчаные бури приурочены к определенным сезонам года.

Периодические изменения геомагнитного поля очень малы по амплитуде. От сезона зависит величина его суточных вариаций, зимой она в среднем в 4 раза меньше, чем летом. Геомагнитные бури возможны в любое время года, но вероятность их существенно возрастает в марте-апреле и августе-сентябре. Вместе с геомагнитным полем заметная полугодовая периодичность отмечена во всем сложном комплексе факторов, связанном с солнечной активностью.

Общий фон атмосферных электромагнитных колебаний резко снижается в зимнее время. В зависимости от сезона также существенно изменяются градиент электрического потенциала атмосферы, уровень электропроводимости воздуха, ионизация воздуха и содержание в нем озона.

Таким образом, наиболее надежным сигналом сезона в настоящее время считается длина светового дня.

6.2. Адаптивная роль сезонных биологических ритмов

На основе сезонных ритмов у живых организмов в процессе эволюции сформировалась целая система специальных программ, обес-

печивающих приспособление к годичной динамике экологической обстановки. Благодаря формированию у организмов этой системы сезонных приспособлений у отдельных особей и популяций появилась относительная гарантия выживания в условиях непостоянной среды обитания.

Именно сезонная периодичность жизнедеятельности позволила растениям и животным широко расселиться по всей планете и проникнуть во все климатические зоны. Сезонные ритмы четко выражены у человека. Они проявляются в изменении амплитуды колебаний самых разнообразных физиологических процессов.

Можно указать три возможные причины, приведшие в процессе эволюции к возникновению таких ритмов у растений и животных.

Во-первых, сезонные ритмы необходимы для синхронизации биологических явлений с годовым циклом внешних условий. Эта функция сезонных ритмов имеет особое значение в умеренных и северных широтах, где годовая изменчивость климата проявляется особенно резко.

Во-вторых, приуроченность индивидуальных процессов или явлений к одному и тому же периоду года облегчает взаимодействие между особями одной популяции при половом размножении животных и растений, стайном поведении и миграциях животных. Эта функция сезонных ритмов сохраняет свое значение даже в условиях тропического климата, мало подверженного годовым изменениям. Известно, что у некоторых видов кофе и орхидей, встречающихся в тропических странах с постоянным климатом, после длительного периода, в течение которого не было ни одного открытого цветка, наблюдается одновременное массовое цветение растений, распределенных по большой площади.

В-третьих, сезонные ритмы создают разобщенность во времени несовместимых биологических процессов и, наоборот, согласуют совместимые процессы, протекающие внутри одного организма. Например, у позвоночных животных к числу несовместимых по времени процессов можно отнести размножение и линьку или наращивание биомассы и зимовку. Эта функция сохраняется и в тропическом климате.

Сезонные биологические состояния и формирующие их элементарные циклы. Обычно на протяжении года сменяется несколько сезонных биологических состояний, адаптированных к разным сезонам года. Каждое биологическое состояние характеризуется комплексом физиологических, биохимических, а нередко и морфологических признаков.

Например, для перелетных птиц типична такая последовательность состояний, образующих годовой цикл: весеннее миграционное, размножение, линька, осеннее миграционное, зимнее состояние (рис. 46).

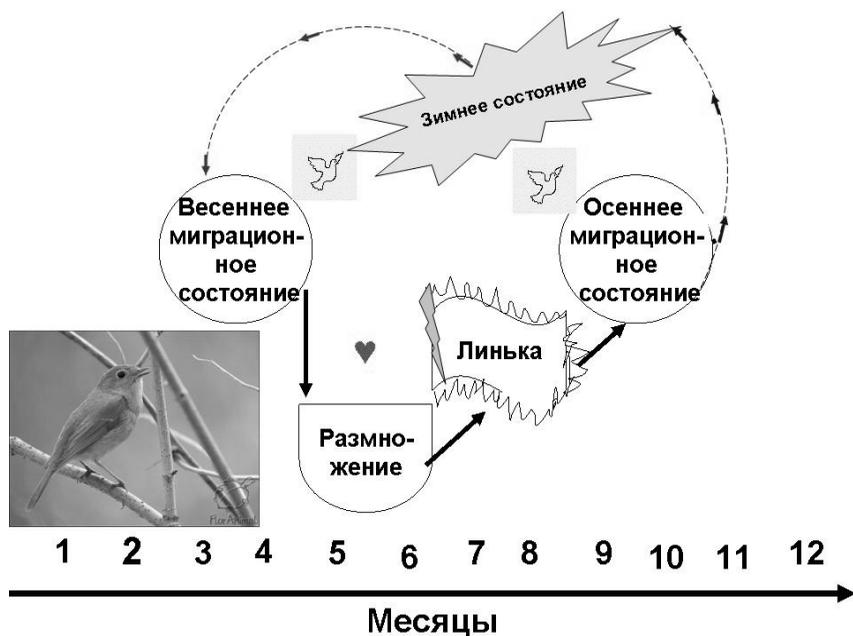


Рис. 46. Годовой цикл сезонных биологических состояний у перелетных птиц

Каждая из этих программ-состояний состоит из целого набора подпрограмм. Так, программа размножения включает следующие подпрограммы: поиск территории с ресурсами, постройку или об-

новление гнезда, поиск партнера, откладку яиц, инкубацию и насиживание, вылупление птенцов, их выкармливание и обучение.

Сезонные биологические состояния формируются из совокупности физиологических процессов. Каждый физиологический процесс обладает собственной автономной годовой периодичностью, поэтому определенное биологическое состояние формируется в результате специфической комбинации фаз элементарных годовых циклов.

Состояние зимнего покоя, например, обычно сопровождается увеличением веса тела за счет создания жировых резервов, повышенной устойчивостью к неблагоприятным условиям, снижением локомоторной активности и т.д.

Миграционное состояние тоже связано с увеличением веса тела и отложением жира, но одновременно с этим оно характеризуется увеличением подвижности. Весеннее и осеннее миграционные состояния отличаются у многих животных тем, что весной оно включает подготовку репродуктивной системы к включению следующего за ним состояния размножения.

В естественных условиях эколого-физиологические механизмы, регулирующие сезонные ритмы, обеспечивают надежное взаимное согласование этих циклов. Однако в экспериментальных условиях можно искусственно разобщить элементарные циклы и получить такие состояния, которые не встречаются в природе, например, зимнюю спячку млекопитающих без типичного для нее снижения температуры и повышения веса тела.

Одно из наиболее интересных сезонных состояний – сезонное выключение активного метаболизма. Способность животных в неблагоприятное время года впадать в спячку или иного рода неактивное состояние позволяет им выживать, так как в это время расходы энергии у них минимальны. Некоторые животные экономят во время спячки до 90% энергии, которая в обычных условиях была бы потрачена на метаболизм.

Различают несколько типов неактивного состояния: ангидриобиоз, криптобиоз, диапауза насекомых, летняя и зимняя спячка позвоночных.

Ангидробиоз. В мелких водоемах с каменистым дном в Нигерии и Уганде обитают личинки комара *Polypedium vanderplanki* (Chironomidae). В начале сезона дождей такие водоемы могут по нескольку раз образовываться и снова пересыхать. Иногда они возникают на короткое время в засушливый сезон. Когда водоем исчезает, живущие в нем личинки высыхают и остаются в таком состоянии до следующего дождя. Степень обезвоживания личинок зависит от влажности воздуха. При относительной влажности 60% содержание воды в личинках составляет 8%, а при относительной влажности менее 1% падает ниже 3%. В таких обезвоженных биологических системах интенсивность обмена может падать до нуля, что полностью устраняет потребность в питании. Чтобы вернуться в обычное состояние, личинке нужно пробыть в воде около часа, за это время восстанавливается нормальное содержание жидкости в организме (80–90%), и она снова может потреблять пищу. Таким образом, личинки приспособились к условиям, в которых обводнение чередуется с периодами жестокой засухи. Аналогичная способность известна у коловраток, тихоходок и нематод и, вероятно, довольно широко распространена среди низших беспозвоночных. Пустынные улитки способны несколько лет переживать засуху, закупорив раковину.

Криптобиоз наблюдается у организмов на ранних стадиях развития семян растений, спор бактерий и грибов, яиц и эмбрионов некоторых ракообразных, личинок некоторых насекомых. У рачка Артемия, например, эмбрион без воды образует вокруг себя капсулу, а при попадании в воду начинает развиваться.

Дианауза может наступать на любой стадии жизненного цикла насекомого – на стадии яйца, личинки, куколки и даже взрослой особи, но обычно все же характерна для ранних стадий развития. Во время диапаузы интенсивность метаболических процессов сильно понижена, что позволяет пережить неблагоприятный период за счет внутренних резервов.

Спячка – это форма адаптации к дефициту энергии путем сильного подавления метаболизма. Характерна для позвоночных животных. Терморегуляция в жаркое сухое время требует расхода

большого количества воды на испарение, а воды для питья не хватает. У мелких млекопитающих высокая интенсивность метаболизма не позволяет им просто голодать в ожидании лучших времен. С помощью спячки, при которой метаболические потребности организма резко снижены, все эти проблемы решаются одновременно. Нулевой случай метаболизма – это редкий случай. У большинства организмов, в течение годового цикла впадающих в спячку, обмен веществ уменьшается на один – два порядка по сравнению с нормальным уровнем покоя. Например, у суслика обмен веществ во время спячки составляет 1/52 от состояния бодрствования, по некоторым данным, даже 1/100. Температура тела в это время снижается до 4–5°. Иногда спячка сопровождается перестройкой ферментативных процессов.

Зимняя спячка может быть нескольких типов. У мелких млекопитающих (весом до 10 кг) спячка представляет собой глубокий продолжительный сон, сопровождающийся резким изменением температуры тела, замедлением дыхания, ритма сердца и обмена веществ. У некоторых видов температура тела остается низкой около недели, после чего примерно на день поднимается до нормы. Животное при этом пробуждается, однако во время таких пробуждений оно не потребляет пищи. Характерным примером животного, впадающего в такую периодическую спячку, может служить американский лесной сурок (*Marmota monax*), не запасающий обычно корм на зиму. К осени сурки сильно отъедаются, накапливая жир. Спячка лесных сурков не такая глубокая, как у других видов сурков, – 4–10 дней спячки прерываются 1–5 днями бодрствования, хотя периоды сна к зиме постепенно удлиняются. Во время спячки у сурков подавляются метаболические процессы: число сердцебиений падает со 100 до 10–15 ударов в минуту, температура тела уменьшается до 8°C, частота дыхания также заметно снижается.

Многие другие мелкие млекопитающие впадают в зимнюю спячку другого типа: перед спячкой они делают большие запасы корма, спят по 5–10 дней, после чего просыпаются примерно на день. В период пробуждения они очень прожорливы.

Альпийские сурки (*Marmota marmota*), залегающие в спячку большими семейными группами, состоящими из пары взрослых особей и разновозрастного еще не расселившегося потомства, кроме экономии собственной энергии за счет зимней спячки дают возможность выжить молодым суркам, которые не имеют больших запасов жира. Температура тела взрослых сурков поднимается при периодическом просыпании от 5–6 до 35°C. Они просыпаются раньше молодых и согревают их. В результате тем не надо тратить много энергии для включения собственных механизмов термогенеза. Таким образом, взрослые сурки «отапливают» норы.

Еще один вариант спячки встречается у крупных млекопитающих, у которых спячка может длиться до семи месяцев, но животные в период спячки не едят, не испражняются и не мочатся. Температура тела во время спячки у них близка к нормальной 31–35°C, хотя метаболизм снижен. Продуктов белкового обмена в крови у них не обнаруживается. Такой тип спячки, которую называют иногда «зимний сон», известен у трех видов медведей: бурого, белогрудого и черного. У белого медведя в зимний сон впадают только беременные самки. В разных местах обитания медведи спят зимой от 2,5 до 6 месяцев. В тёплых краях при обильном урожае орехов медведи на всю зиму в берлогу не залегают, а лишь время от времени при неблагоприятных условиях на несколько дней погружаются в сон. Медведи спят поодиночке, и только самки, у которых есть детёныши-сеголетки, укладываются вместе со своими медвежатами. Во время сна, если зверя потревожить, он легко пробуждается. Нередко медведь сам покидает берлогу при длительных оттепелях, возвращаясь в неё при малейшем похолодании.

Среди птиц в зимнюю спячку, сходную с наблюдаемой у млекопитающих, впадает американский белогорлый козодой (*Phalaenoptilus nuttallii*). В периоды оцепенения температура его тела составляет около 5°C, но каждые несколько суток на короткое время повышается. Для всех типов спячки и анабиоза характерна общая черта: организм прекращает потребление внешних пищевых ресурсов и при этом в различной степени снижает интенсивность метаболизма (рис. 47, на вклейке).

6.3. Эндогенная природа сезонных ритмов

Сезонные ритмы имеют эндогенную (внутреннюю) природу. На эндогенные ритмы воздействуют внешние ритмические и случайные факторы. Изменяя амплитуду, фазу, период эндогенных ритмов, организм подстраивается к конкретным условиям среды.

Эндогенность сезонных ритмов проявляется в аperiodической среде, в более или менее постоянных условиях, при отсутствии хорошо выраженных годовых изменений экологических факторов. Например, в экваториальных областях нет таких заметных изменений продолжительности дня, как в умеренных широтах. Тем не менее, у большинства тропических растений наблюдается 12-месячный цикл. У растений умеренного климата, перевезенных в тропики (дуб, бук, груша, яблоня), сохраняется годичный ритм цветения, плодоношения, опадания листьев и покоя.

В областях, расположенных вблизи экватора, обитает красноклювый ткачик (*Quelea quelea*). Многомиллионные стаи этой птицы находят обильную пищу в африканской саванне, простирающейся к югу от Сахары (рис. 48, на вклейке).

Наблюдения на протяжении двух с половиной лет над размерами левого семенника птиц, содержащихся в условиях с ритмом свет – темнота (12:12), показали, что размеры половых желез ткачика колеблются с периодом около 12 месяцев. Регуляция этих колебаний осуществлялась внутренними часами, так как фотопериодическая информация отсутствовала.

Тонкоклювый буревестник (*Puffinus tenuirostris*) гнездится на небольших островах Бассова пролива между Австралией и Тасманией (рис. 49).

На местах гнездования тонкоклювый буревестник появляется в сентябре, сразу большими стаями. Сроки его прилета, так же как и сроки гнездования, отличаются большим постоянством. Прилет совпадает с массовым появлением в поверхностных слоях воды основного корма тонкоклювого буревестника – рачков-эвфаузиид.

После прилета тонкоклювые буревестники подновляют гнездовые норы. Делают они это ночью, а день проводят на море. Покон-

чив с ремонтными работами, птицы покидают сушу, переселяясь на море. Островки пустеют. По прошествии двадцати дней жизни на море тонкоклювые буревестники возвращаются к гнездам и 19–21 ноября приступают к откладыванию яиц. Подавляющее большинство самок буревестника (85%) откладывает с 24 по 26 ноября по одному яйцу, хотя у всей колонии в целом процесс откладывания яиц продолжается 12 дней. Как показали четырехлетние наблюдения за группой окольцованных птиц, они из года в год откладывали по одному яйцу 24 ноября. У содержащихся в неволе при искусственных ритмах освещения птиц половозрелость наступала одновременно с их собратьями на воле. Это также свидетельствует о существовании очень точного эндогенного годовичного ритма.



Рис. 49. Буревестник тонкоклювый (*Puffinus tenuirostris*)

Проявлением эндогенных сезонных ритмов можно считать разную реакцию растений и животных в разные периоды года на действие факторов одной и той же интенсивности. Вариации порога чувствительности (*порог – минимальная интенсивность раздражителя, вызывающая специфическую реакцию возбудимой струк-*

туры) обеспечивают независимость биологических процессов от резких колебаний внешних условий (рис. 50).

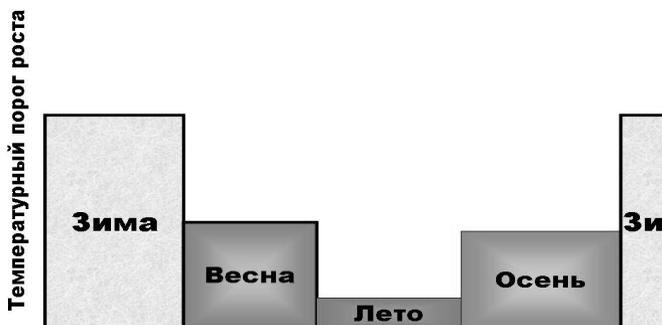


Рис. 50. Сезонные вариации порогов роста растений умеренного климата

Так, при экспериментальном анализе сезонных ритмов некоторых травянистых растений лесостепных дубрав было обнаружено, что зимой температурные пороги роста у них высокие, а к концу зимы – началу весны быстро снижаются. В результате при необычно ранних веснах вегетация начинается с некоторым запозданием, а при затяжных, напротив, «вспыхивает» даже при небольших потеплениях.

Участие эндогенных ритмов в регуляции сезонных явлений подтверждается и отмечаемой у многих растений более или менее одинаковой продолжительностью фенофаз независимо от внешних условий. Так, на обширных территориях лесной зоны и Субарктики длительность созревания плодов весьма постоянна: у черники 46–49 дней, у малины – 38–40, у брусники – 57–60, у иван-чая – 36–40.

Некоторые эндогенные ритмы являются отражением прежних условий формирования и развития вида и не соответствуют современной климатической ритмике. Многие таежные и тундровые, а также болотные кустарнички – потомки вечнозеленой флоры

практически бессезонного третичного периода – сохраняют на зиму ассимилирующую поверхность – «вечнозеленость».

6.4. Регуляция сезонных ритмов – фотопериодизм

Каким образом происходит регуляция процессов с годичным ритмом? Долгое время считали, что из внешних факторов, регулирующих, например, начало цветения растений, решающее значение имеет температура. Однако многие растения, в частности ирис, растут все зиму в теплой оранжерее, но расцветают только в мае. Много гипотез было выдвинуто и опровергнуто, прежде чем удалось доказать, что решающим фактором в наступлении той или иной стадии в репродуктивном цикле у растений и животных служит относительная продолжительность дня и ночи. Это заключение весьма логично, поскольку относительная продолжительность дня и ночи – такой внешний фактор, который всегда изменяется в зависимости от времени года. Вместе с тем он устойчивее температуры, которая может быть подвержена сильным колебаниям даже в последовательно взятые годы.

В начале прошлого века (1918 г.) американские исследователи В. Гарнер и Х. Аллард проводили опыты с мутантом табака *Nicotiana tabacum* (Мэрилендский мамонт), который достигал почти трехметровой высоты и давал очень много листьев, иногда до сотни. С экономической точки зрения такая культура обладала несомненным преимуществом, но у этого мутанта был один недостаток – в поле он не успевал давать семена до первых морозов. Но если до первых заморозков его пересаживали в теплицу, в декабре он давал семена.

Предположили, что цветение табака начинается только при наступлении коротких дней поздней осени. Для проверки этого предположения несколько горшков с растениями в июле стали ежедневно помещать в полную темноту на 14 часов – с 18 ч вечера до 8 ч утра, а на остальные 10 часов – выставлять на солнечный свет. Вскоре подопытные растения табака зацвели.

После того, как Гарнер и Аллард открыли у растений табака способность реагировать на продолжительность дня, аналогичные эксперименты были проведены на многих других растениях. Продолжительность дня регулировали, используя либо искусственное освещение, либо накрывая растение светонепроницаемым пологом. Если искусственно созданное освещение (соотношение светлого и темного времени) соответствовало тому, при котором у растения в естественных условиях начинается цветение, оно зацветало.

В результате этих опытов стало ясно, что решающим фактором для перехода растений в стадию цветения и плодоношения является продолжительность дня. Растения были подразделены на растения длинного дня и растения короткого дня, а сам ответ организма на относительную продолжительность дня и ночи назвали *фотопериодизмом*.

Сущность фотопериодической реакции заключается в том, что циклическое чередование света и темноты переводит растение из вегетативного в репродуктивное состояние. Изучением фотопериодической реакции растений занимались многие исследователи.

Большой вклад в разработку этого вопроса внесли отечественные ученые: В.Н. Любименко, М.Х. Чайлахян, В.И. Разумов, Б.С. Мошков и др. Фотопериодизм, так же как и яровизация, представляет собой приспособительную реакцию, позволяющую растениям зацвести в наиболее благоприятное время года.

Первые опыты на животных, которые должны были дать ответ на вопрос, какой же фактор является решающим для запуска их репродуктивной функции, проводились также в начале прошлого века. Еще в 20-х гг. канадский зоолог Роуэн провел наблюдения над зябликами, пойманными осенью в то время, когда они готовились к отлету на юг. Птицы содержались в клетках. С помощью электрического освещения продолжительность дня была доведена до такой, какой она бывает весной. Как показало вскрытие птиц, производившееся с ноября по март, их яичники по уровню развития соответствовали периоду размножения, обычно наступающему весной. Зяблики, которых Роуэн выпустил из клетки, без колеба-

ний полетели на север: по своему физиологическому состоянию птицы ощущали весну, когда наступает время возвращения в родные места.

Под контролем фотопериода находятся самые разнообразные процессы. Человек также подвержен фотопериодическому воздействию, которое часто не осознается, а действует на уровне инстинктов. Фотопериодом регулируются сезонные эмоциональные состояния, сезонные изменения пищевых предпочтений и связанные с ними летне-зимние колебания веса и т.д.

6.5. Организмы короткого и длинного дня

Итак, изменение относительной продолжительности дня и ночи точно извещает организм (причем заранее) о предстоящей смене времен года, о наступлении холодов или тепла. В целях приспособления к условиям окружающей среды растения по своему образу жизни делятся на организмы короткого дня, длинного дня, организмы смешанного типа и нейтральные, которые зацветают при любой длине дня. Самое важное для растения – чтобы хватило времени до полного созревания семян.

Длиннодневные растения – это растения северных широт. Для них важно перейти к цветению сразу после весенних заморозков. Отбор шел по наиболее стабильному признаку – длине дня, и они приспособились зацветать только в период наступления длинных дней, обеспечивающих нормальное цветение и плодоношение. Короткодневные растения – растения южных широт с неблагоприятными условиями цветения в летний период, связанными с засухой или обильными дождями. Для них важно избежать этот период, зацвести и дать плоды до или после наступления длинных летних дней, т.е. в период коротких дней.

К растениям длинного дня относятся яровые злаки умеренной зоны, арабидопсис, шпинат, свекла, табак *Nicotiana sylvestris*, белена, клевер, лен. Растения короткого дня: сахарный тростник, кукуруза, рис, просо, конопля, соя, табак *Nicotiana tabacum*.

Для многих растений изменение длины дня даже на 15–20 мин вызывает фотопериодическую реакцию. Растения сильно различаются по числу фотопериодических циклов (числу суток с определенной длиной дня), которые вызывают затем переход к цветению. Одним растениям достаточно воздействия определенной длины дня в течение одних суток. Другим растениям необходимо находиться при определенной длине дня в течение 25 суток (25 циклов). Таким образом, фотопериодическое воздействие необходимо растительному организму лишь на протяжении определенного периода, после чего растение зацветает уже при любом соотношении дня и ночи. Это явление называют фотопериодической индукцией. Исследования, проведенные на растениях короткого дня, показали, что для их перехода к образованию репродуктивных органов (цветению) важна длительность не дня, а ночи. Иначе говоря, для короткодневных растений необходим темновой период определенной длины. Если в середине темнового периода дать хотя бы вспышку света, то растение короткого дня к цветению еще не переходит. Так, если темновой период прерывается освещением на 3–5 мин, то короткодневные растения не зацветают. Для длиннодневных растений нужен короткий темновой период.

Фотопериодическое воздействие вызывается светом малой интенсивности. Так, достаточно прервать темновой период суток вспышкой света интенсивностью в 3–5 лк, чтобы короткодневные растения не зацвели. Даже лунный свет препятствует переходу к цветению короткодневных растений. Фотосинтез при таких интенсивностях освещения еще не идет. Эти данные показывают относительную независимость явления фотопериодизма от фотосинтеза.

Время появления на свет потомства у животных определяется теми же факторами, что и у растений. У большинства птиц и млекопитающих половые железы достигают полного развития только к весне, когда они начинают вырабатывать половые клетки и гормоны. В остальное время года размеры семенников и яичников и их деятельность значительно сокращены. У птиц, например, вес семенников уменьшается в 500 раз. Связанные с сезонными состояниями физиологические процессы регулируются с помощью ги-

пофизарных гормонов, продукция которых, в свою очередь, находится под контролем гипоталамической нейросекреторной системы. А в переднем гипоталамусе сконцентрированы группы клеток (супрахиазматические ядра), функционирование которых контролируется фотопериодом. Гормоны, выработка которых подчиняется фотопериодическому контролю, стимулируют возникновение брачного поведения. По прошествии времени, характерного для каждого вида, из оплодотворенной яйцеклетки развивается новый организм, и на свет появляется потомство. До наступления холодов оно должно настолько окрепнуть, чтобы могло перезимовать.

Для появления потомства благоприятно то время, когда имеется достаточное количество пищи. Так, яичники и семенники голубя-вахиря начинают созревать, когда продолжительность дня превышает 11 часов. Способности размножаться он достигает к маю. Сизому голубю для созревания половых желез требуется 9-часовой день, поэтому он готов к спариванию 2–3 раза в год. Различия в сроках объясняются тем, что вахирь питается зерном поздно созревающих злаков, а сизый голубь – имеющимися повсюду в изобилии семенами сорняков. Городской голубь, питающийся отбросами, не имеет предпочтительного времени размножения, хотя весной спаривается несколько чаще, чем в другое время года. У большинства домашних животных, не испытывающих недостатка корма, ситуация аналогичная.

У подавляющего числа млекопитающих регуляция размножения преимущественно длиннопериодическая. Встречаются животные и с короткодневным типом. Увеличение половых желез и созревание половых клеток у оленей и косуль начинается с наступлением коротких дней. Спаривание у косуль происходит в июле – августе, но оплодотворенная яйцеклетка не внедряется в слизистую оболочку матки и не развивается. То и другое совершается лишь во второй половине декабря, и потомство появляется на свет в мае, когда вокруг в изобилии свежие зеленые растения.

Часть косуль, которые в разгар брачного периода остались без партнера, спариваются в декабре, и оплодотворенные яйцеклетки развиваются сразу же после оплодотворения: период беременно-

сти у таких животных сокращается до 3 месяцев. Помимо косули замедленное внедрение оплодотворенной яйцеклетки (латентная стадия) наблюдается у тюленей, дельфина, медведей и некоторых сумчатых.

Изменяющаяся в зависимости от времени года продолжительность дня регулирует не только процессы размножения. Значительная часть обитающих в средней полосе птиц, спасаясь от зимних холодов, отправляется на юг. Затраты энергии при перелете очень велики, времени на подкормку в пути остается мало, поэтому возникает необходимость в запасании энергии впрок – отложении толстого слоя подкожного жира. Этот процесс, так же как и время отправления в путь, контролируется фотопериодом.

Растения и животные способны «измерять» продолжительность светлого времени суток с довольно большой точностью. Так, для белены при 22,5°C критическая длина дня, обеспечивающая цветение, составляет 10 ч 20 мин, но при 10-часовом фотопериоде при этой же температуре растения не зацветают. У сорняка дурнишника пенсильванского необходимая длина дня лежит между 15 ч и 15 ч 30 мин. Важно подчеркнуть, что на фотопериодическую реакцию заметное влияние оказывает сочетание освещенности и температуры. Например, при 28,5°C для зацветания белены требуется продолжительность светового дня не менее 11,5 ч, в то время как при 15,5°C – лишь 8,5 ч.

Если гусеницы бабочки-стрельчатки (*Apatele rumicis*) находятся в условиях короткого дня со светлым временем, не превышающим 15 часов, все развивающиеся из них куколки переходят в стадию покоя. Но если удлинить светлое время до 16 часов, то есть до условий длинного дня, их куколки не вступают в стадию диапаузы.

6.6. Механизм фотопериодической чувствительности

Механизм, который позволяет растениям и животным определять длительность темного и светлого времени, активно изучается.

Уже сейчас ясно, что этот механизм имеет черты сходства у растений и животных. Сходство заключается в том, что это всегда петля с обратной связью, состоящая из отдельных стадий с переключением выработки или превращения тех или иных биохимических веществ в зависимости от интенсивности и спектрального состава света. Рассмотрим схематично фотопериодический механизм чувствительности у растений и животных. Красный, синий и ультрафиолетовый свет играет важную роль в регуляции роста и формирования растений. В течение суток условия освещения меняются из-за того, что солнце находится под разным углом к горизонту. Если солнце находится в зените, спектр падающих лучей искажается незначительно. Однако при малых углах (утром и вечером) атмосфера работает как призма, причем угол преломления зависит от длины волны. Чем длиннее длина волны, тем сильнее преломление. Утром и на протяжении большей части дня соотношение энергии красных и дальних красных лучей составляет 3:1, в вечерние и ночные часы преобладает дальний красный свет.

Рост и развитие растений зависят от фотосинтеза. Оптимальными для фотосинтеза являются длины волн в красной области (600–700 нм), так как они используются с наименьшими потерями. Для оценки качества и количества красного света у растений есть пигмент – фитохромобилин. Комплекс фитохромобилина с белком называется *фитохром* (*phyton* – растение, *chroma* – цвет, окраска). Преобладание в утренние и дневные часы красных лучей благоприятствует превращению фитохрома красного ($\Phi_{кр}$, $\lambda = 660$ нм) в дальнюю красную форму ($\Phi_{дкр}$, $\lambda = 730$ нм). Переход $\Phi_{кр}$ в $\Phi_{дкр}$ под действием света с длиной волны 660 нм сигнализирует растению о том, что свет пригоден для фотосинтеза. Вместе с тем в вечерние и ночные часы преобладает дальний красный свет, в связи с чем равновесие фитохромной системы сдвигается в сторону преобладания $\Phi_{кр}$ (неактивная форма). $\Phi_{дкр}$ поглощает сумеречный красный свет и постепенно переходит в $\Phi_{кр}$. Дальняя красная форма фитохрома может переходить в красную как при воздействии света с длиной волны 730 нм, так и самопроизвольно в темноте (самопроизвольный переход медленнее). Переход $\Phi_{дкр}$ в $\Phi_{кр}$ – это

сигнал о том, что условий для фотосинтеза нет (либо кванты света несут недостаточно энергии, либо света нет совсем). Фитохромная система улавливает изменения в соотношении красный / дальний красный свет. Это имеет огромное приспособительное значение, так как синхронизирует рост растений, цветение, клубнеобразование, переход почек в состояние покоя и многие другие процессы в жизни растений с суточными и сезонными изменениями спектра солнечного света.

Кроме фитохромов, у растений есть еще и другие светочувствительные пигменты, например, синий цвет воспринимают криптохромы и фототропин. Однако в работе этих светочувствительных систем пока не выявлено переключающихся состояний.

У животных родопсин – зрительный пигмент палочек – состоит из гликопротеина (опсина) и хромофорной группы 11-цис-ретинала. Ретиналь является альдегидом витамина А1 (ретинола). Опсин представляет собой фоторецептор, связанный с G-белком.

При воздействии света происходит реакция фотоизомеризации ретинала и 11-цис-ретиналь переходит в транс-ретиналь, причем изменяется и связь между ретиналем и опсином. В темноте транс-ретиналь в ходе обратной реакции снова принимает цис-конформацию. Конформационное изменение молекулы зрительного пигмента генерирует электрический потенциал, который в итоге попадает в головной мозг и передает информацию о времени суток и длине светлого и темного времени.

Контрольные вопросы и задания

1. Перечислите факторы среды с четко выраженной сезонной периодичностью.
2. Назовите черты сходства и отличия факторов с сезонной и суточной периодичностью.
3. Расскажите о причинах, приведших в процессе эволюции к возникновению сезонных ритмов у растений и животных.

4. Что такое сезонные биологические состояния и из чего они формируются?

5. Какие типы неактивных сезонных состояний выделяют у животных?

6. Приведите примеры сезонного выключения метаболизма и обоснуйте его адаптивную значимость.

7. Какими опытами и наблюдениями была доказана эндогенная природа сезонных ритмов?

8. Что такое фотопериодизм? Кто и в каких исследованиях его открыл?

9. Как проявляется фотопериодизм у растений и животных?

10. Опишите принцип работы фитохромной системы у растений.

11. Назовите черты сходства механизмов, которые позволяют растениям и животным определять длительность темного и светлого времени суток.

7. РИТМ «СОН – БОДРСТВОВАНИЕ»

Ритм «сон – бодрствование» является основным суточным циклом, базой и фоном для протекания всех других ритмов. У человека и многих животных период сна и бодрствования приурочен к суточной смене дня и ночи. Такой сон называется монофазным. Если же смена сна и бодрствования происходит несколько раз в сутки, сон называется полифазным. Периодический ежесуточный сон взрослого человека, как правило, является монофазным, иногда дифазным (дважды в сутки), у маленького ребенка наблюдается полифазный тип сна. У ряда животных наблюдается также сезонный сон (спячка), обусловленный неблагоприятными для организма условиями окружающей среды: холод, засуха т.д. В настоящее время сон лучше всего изучен у человека.

Что такое сон, для чего он нужен организму? Долгое время считали, что функциональным назначением столь обыденного состояния является отдых. Для этого было немало убедительных доказательств. Например, в дневное время большинство физиологических функций человека активизируется, а в ночное – уменьшается. Кровь снабжает клетки и ткани нашего организма питательными веществами и кислородом, необходимыми для поддержания его жизнедеятельности. Количество протекающей крови пропорционально усвоению в тканях этих веществ и выведению ненужных отработанных продуктов (обмен веществ). Уменьшение поступающей в ткани крови во время сна сопровождается снижением интенсивности обмена веществ на 8–10%. Метаболизм мозга спящего человека на 10–15% ниже, чем во время неглубокой дремы. Снижение обмена веществ в организме во время сна находится в полном соответствии с ослабленным расходом энергии, достигаемым в основном за счет наибольшего расслабления мышц. Температура различных участков тела понижается в среднем на 0,5–1°C.

Эти примеры, казалось бы, неопровержимо доказывают, что во время сна организм отдыхает. Однако в последние десятилетия

накопились факты, которые не укладываются в представления о сне как пассивном отдыхе. Так, не выявлено сокращения сна при изучении его у больных с полной атрофией мышечной системы, хотя эти больные вовсе не нуждались в соматическом (телесном) отдыхе. Наконец, возникает вопрос, который ставит в тупик: почему естественный отбор ради 10–15% снижения метаболизма рискует целой особью? Во время сна человек и животное не способны надлежащим образом сориентироваться и быстро отреагировать на опасность, не могут выполнять такие важные для выживания действия, как питание, уход за детёнышами, охрана и охота. Однако естественный отбор почему-то пренебрег всем этим. Возможно, что сон – не просто отдых, а особое жизненно необходимое состояние организма.

7.1. Биоэлектрические характеристики сна

Объективные различия между сном и бодрствованием удалось обнаружить благодаря появлению электрофизиологических методов и возможности графически регистрировать биоэлектрические процессы мозга, скелетных мышц, движения глазных яблок. Резкие различия между биотоками мозга во время сна и бодрствования обнаружил в 1929–1930 гг. немецкий физиолог и психиатр, один из отцов метода электроэнцефалографии (ЭЭГ) Ганс Бергер (1873–1941). Запись биотоков мозга осуществляют с помощью электроэнцефалографа – прибора, способного отводить и усиливать потенциалы, создаваемые нервными клетками. Это делается с помощью электродов, прикрепляемых к коже головы испытуемого. Слабые потенциалы усиливаются и отображаются графически в виде волн, записываемых на движущейся полосе бумаги или экране монитора. Выяснилось, что потенциалы мозга во время сна неоднородны и подвержены закономерной трансформации. В 1937–1938 гг. группа английских ученых (А. Лумис, Е. Хорвей, Г. Хабарт) сделала первую попытку систематизировать накопленные к этому времени данные по биоэлектрической активности

мозга во время сна. Классификация оказалась удачной, и в дальнейшем она только дополнялась и уточнялась.

Согласно современным представлениям, сон включает в себя два основных состояния – две фазы: фазу медленного и фазу быстрого сна. Названы они так из-за различий в биоэлектрической активности мозга.

В фазе медленного сна тонус скелетных мышц понижен, движения глаз отсутствуют или носят маятникообразный характер, замедляется работа сердца, урежается частота дыхания. Секреторная и моторная функции пищеварительного тракта по мере углубления медленного сна уменьшаются. Температура тела перед засыпанием снижается и по мере углубления медленного сна это снижение прогрессирует. В медленную фазу сна происходит увеличение секреции гормона роста, альдостерона, тестостерона, пролактина и инсулина, уровня гликогена в мозге и уменьшение секреции кортизола и тиреотропина. Долгое время считали, что медленный сон лишен сновидений. Однако пробуждение спящих во время медленного сна первого цикла (в такой постановке опыта исключалась возможность вспоминания сна из прошлой фазы быстрого сна) показали, что короткие и малоэмоциональные сновидения присутствуют и в медленной фазе. У человека в фазе медленного сна выделяют от 4 до 7 стадий в биоэлектрической активности мозга (табл. 9).

Фаза быстрого сна наступает после медленного. Быстрый сон в настоящее время также разделяют на две стадии. На фоне быстрых низкоамплитудных ритмов (13–35 Гц), длящихся от 5 до 20 с и сопровождающихся быстрыми движениями глаз (60–70 Гц), начинается бурное развитие тета-ритма, генерируемого гиппокампом. Это эмоциональная стадия быстрого сна. Затем тета-ритм ослабевает, а тем временем в новой коре, особенно в ее сенсомоторной области, усиливается альфа-ритм. Затем ослабевает альфа-ритм, и в гиппокампе вновь нарастает тета-ритм. Обе стадии чередуются во время быстрой фазы сна несколько раз, причем первая всегда длиннее второй. Усилению тета-ритма в быстром сне сопутствуют те же вегетативные явления, которыми сопровождается насыщенное сильными эмоциями напряженное бодрствование.

Во время быстрого сна, в отличие от медленного, активность различных систем организма повышается: дыхание становится нерегулярным, колеблются пульс и артериальное давление, сосудистый тонус, повышается температура мозга и скорость метаболизма. Защитные терморегуляторные реакции во время быстрой фазы выключаются и поэтому быстрый сон сравнивают с состоянием короткой «пойкилотермии». Для фазы быстрого сна характерно резкое снижение тонуса мышц, регистрируемого на электромиограмме. Человек при пробуждении после быстрого сна часто сообщает о сновидениях.

Т а б л и ц а 9

Стадии медленного сна у человека

Стадии медленного сна	Биоэлектрическая активность мозга
Состояние пассивного бодрствования	Регулируется α -ритм (8–14 Гц)
Дремота	По мере засыпания α -ритм становится неравномерным, амплитуда его снижается, периодически он исчезает
Поверхностный сон	Исчезновение α -ритма и появление нерегулярных медленных волн в θ -диапазоне (θ – 3–7 Гц)
Сон средней глубины, или стадия «сонных» веретен	Характеризуется появлением ЭЭГ так называемых сонных веретен (12–18 Гц) и вертекс-потенциалов – двухфазовых волн с амплитудой около 200 мкВ, а также К-комплексов (вертекс-потенциал с последующим «сонным» веретеном)
Глубокий, или δ -сон	Характеризуется наличием К-комплексов и появлением медленных δ -волн (0,5–2 Гц) с амплитудой выше 75 мкВ

Примечание. Стадию глубокого сна по наличию высокоамплитудных δ -волн иногда разделяют на две: стадию глубокого сна (представительство δ -волн от 20 до 50% от длительности стадии) и очень глубокого сна (представительство δ -волн более 50%).

Открытие быстрого сна, или, как его называли сами открыватели «сна с быстрыми движениями глаз», было совершено Натаниэлем

Клейтманом (американский психолог и физиолог, крупнейший специалист в области изучения сна первой половины XX в., эмигрант из России) и его аспирантами Евгением Азеринским и Вильямом Дементом в середине 50-х гг. XX в. в Чикагском университете. Они провели электрофизиологическое исследование сна детей и обнаружили, что во время сна происходят быстрые движения глазных яблок, которые сопровождались на энцефалограмме быстрыми низковольтными ритмами, при этом на 10% повышалась частота сердечных сокращений и на 20% – частота дыхательных движений. В дальнейшем ими были изучены быстрые движения глаз в цикле ночного сна у взрослых.

Во время сна одна фаза следует за другой и местами они не меняются. За время ночного сна происходит несколько (около 4–5) подъемов и спадов частоты колебаний в ЭЭГ, отражающих изменение состояния мозга во сне. Длительность первого периода, сопровождающегося быстрыми движениями глаз, обычно короткая – 6–10 мин, к утру она может достигать 30–60 мин.

Последовательные фазы медленного и быстрого сна образуют цикл сна, отражающий фундаментальный биоритм «покой – активность», период которого обычно пропорционален весу мозга и продолжительности жизни. У человека он равен 90–100 мин. Идею о существовании основного цикла «покой – активность» сформулировал в 1936 г. Н. Клейтман. Эта идея получила полное подтверждение в экспериментах на человеке и животных, проведенных в последние десятилетия. Доказано, что всю нашу жизнь пронизывает полуторачасовой ритм, определяющий днем чередование сонливости и бодрости, возникновение голода и жажды, а ночью – смену медленного и быстрого сна.

Таким образом, с помощью ЭЭГ выявлено 2 вида сна: спокойный (медленный) и активный (быстрый). Оба вида сна имеют множество других названий. Так, медленный сон имеет 14 названий, а быстрый – до 22. Наиболее распространенные названия медленного сна – ортодоксальный, медленноволновый, синхронизированный (S-сон), сон без сновидений, не REM-сон (nonrapid eye movement – без быстрых движений глаз). Быстрый сон назы-

вают активированным, парадоксальным, десинхронизированным (D-сон), сном со сновидениями, REM-сном (rapid eye movement).

Сомнологом В.М. Ковальзоном (1999) предлагается следующее современное определение сна: *сон – это особое генетически детерминированное состояние организма человека и теплокровных животных, характеризующееся закономерной последовательной сменой определенных полиграфических картин в виде циклов, фаз и стадий.*

Под полиграфией в данном случае подразумевается одновременная параллельная регистрация нескольких (минимум трех) электрофизиологических показателей: активности головного мозга (электроэнцефалограмма – ЭЭГ), глазных яблок (электроокулограмма – ЭОГ) и мышц затылка (электромиограмма – ЭМГ). Определенные этапы сна характеризуются специфическими сочетаниями биоэлектрической активности ЭЭГ, ЭОГ и ЭМГ – полиграфическими картинами (рис. 51).

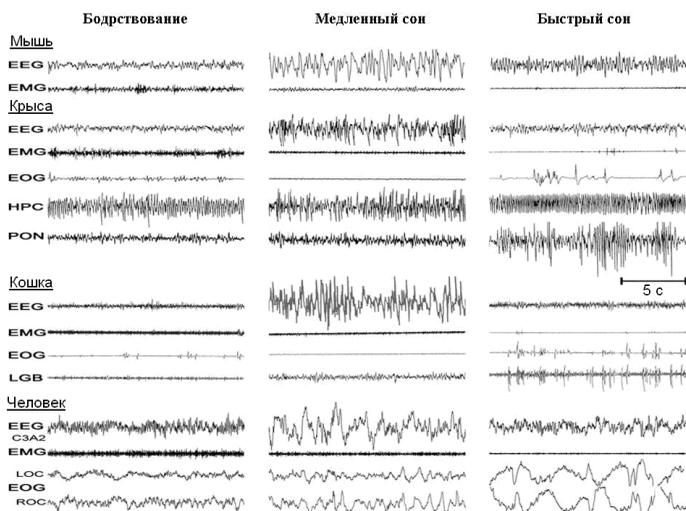


Рис. 51. Полисомнограммы мыши, крысы, кошки и человека:
 EEG – электроэнцефалограмма, EMG – электромиограмма,
 EOG – электроокулограмма

Что же лежит за этим циклическим чередованием? Каково назначение каждой из двух фаз сна? В физиологии для понимания функций отдельного органа применяют классический метод разрушения: если повредить или удалить данный орган, то, зная последствия и адекватно истолковывая их, можно выяснить его роль. Подобный подход используют и в отношении сна: не давать испытуемому или подопытному животному спать в течение некоторого времени (депривация сна) и посмотреть, что при этом меняется в организме и поведении.

7.2. Депривация сна

Считается, что первым экспериментатором с депривацией сна стал французский суд, приговоривший к смерти некоего китайца за убийство жены. Приговор гласил: лишить убийцу сна. К китайцу приставили троих стражников, по очереди сменявших друг друга. Они должны были будить наказанного убийцу. Через десять дней убийца взмолился о пощаде. Об этом случае сообщалось в медицинском журнале за 1859 г.

Массовые эксперименты по изучению влияния депривации сна на человека начались в 1960-е гг. в связи с освоением космического пространства и необходимостью разработать оптимальный режим сна – бодрствования для космонавтов. Выяснилось, что на пятые сутки у всех добровольцев, участвовавших в эксперименте, ухудшились зрение и слух, начались галлюцинации, нарушилась координация движений, внимание стало рассеянным, снизилась способность к целенаправленной деятельности. За время эксперимента основная масса людей, несмотря на обильное питание, потеряла в весе. На восьмой день большинство испытуемых отказалось продолжать эксперимент. Восстановление нормального сна после этого опыта у всех прошло за следующие сутки – двое.

На животных подобные опыты еще в конце XIX в. провела русский ученый, врач Мария Коркунова-Манасейна (1843–1903), ставшая основоположником науки о сне – сомнологии (рис. 52).



Рис. 52. Основоположник сомнологии
Мария Михайловна Коркунова-Манасейна (1843–1903)

М.М. Манасейна – ученица физиолога И.Р. Тарханова. В 1870-х гг. она изучала значение сна для организма на щенках. Эксперименты были выполнены на 10 щенках в возрасте двух-четырёх месяцев, которых поддерживали в состоянии постоянного бодрствования, лаская их и заставляя непрерывно двигаться. Все животные при этом неизменно погибали в течение 5 суток, причем, чем моложе был щенок, тем быстрее наступала смерть. В ходе депривации температура тела собак постепенно падала по сравнению с нормой – примерно на 4–6°C. Двигательная активность щенков замедлялась и ослабевала, индекс эритроцитов падал, отмечалось небольшое (на 5–13%) снижение веса. Визуальное обследование органов (без микроскопа) выявило многочисленные кровоизлияния в мозговой ткани, разрушения мозговых сосудов, а также дегенерацию жировой ткани в некоторых мозговых ганглиях. Анализируя ре-

зультаты, М.М. Манасейна пришла к выводу, что основные эффекты продолжительной депривации сна возникают в мозгу и отличаются от тех, которые возникают у собак, погибших от голода в течение 20–25 суток. Работы М.М. Манасейной оказали значительное влияние на исследования сна. В 1898 г. три итальянских исследователя, Л. Дадди и Дж. Тароцци из Пизы, а также К. Агостини из Перуджи, вдохновленные работами Манасейной, провели более тщательное изучение депривации сна у собак. Результаты их исследований подтвердили влияние длительной непрерывной бессонницы на гистологию мозга. Подобные эксперименты были повторены и на других животных с теми же результатами.

После открытия фазовой картины сна были поставлены более тонкие опыты на животных. Эти опыты должны были показать, какая фаза сна какую функцию выполняет. Осуществляя их, группа американских специалистов (А. Речшаффен и сотрудники) в 80-е гг. XX в. получила принципиально важные результаты. Как показали эксперименты, если при первых признаках сна на ЭЭГ (появление дельта-волн) животных будить, то через некоторое время, по достижении определенного уровня подавления сна, животное будет спать, демонстрируя на ЭЭГ сонные веретена без дельта-волн. Наоборот, если будить при появлении сонных веретен, то животное будет показывать сон с медленными волнами, но без веретен. Если депривировать и те, и другие, то можно увидеть бесконечное разнообразие способов «ускользания» медленного сна от депривации: временное «дробление» сна на очень короткие периоды, пространственную «локализацию», когда сон протекает в отдельных участках мозга. Последний феномен был описан в опытах на обезьянах И.Н. Пигаревым. Полученные результаты привели к выводу: полностью исключить медленный сон в принципе невозможно.

Совершенно противоположные результаты были получены в отношении парадоксального сна. Подопытную крысу сажали на площадку размером с донышко цветочного горшка, а саму площадку помещали в центр мелкого бассейна с водой, находящегося на крутящемся столике. Когда животное засыпало, столик начинали медленно вращать. Пока длились стадии медленного сна, мыш-

цы оставались в тонусе, и животное удерживалось на площадке. Когда же наступала фаза быстрого сна, то мышцы полностью расслаблялись, и центростремительные силы сбрасывали крысу в воду. Животное немедленно просыпалось и начинало цикл сна с самого начала. Через 40 дней жизни без быстрого сна животное умирало. Эксперименты А. Речшаффена и его коллег показали, что депривация сна ведет к патологическим сдвигам в висцеральной сфере: к появлению язв желудка, выпадению волос, изъязвлениям на коже, а в конечном итоге – к смерти животных. В контрольных опытах животные выживали: их также сбрасывали в воду, но будили не избирательно по отношению к фазе сна.

Таким образом, опыты с длительным лишением сна лабораторных животных еще раз продемонстрировали, что сон включает два принципиально различных состояния организма – медленноволновую и парадоксальную (быструю) фазы. По мнению французского сомнолога Мишеля Жюве, парадоксальный сон (термин принадлежит ему) – это не классический сон и не бодрствование, а особое, третье, состояние организма, характеризующееся парадоксальным сочетанием активности мозга и расслаблением мышц – активное бодрствование, но направленное внутрь. Первооткрыватели парадоксального сна Н. Клейтман, Ю. Азеринский и В. Демент считали это состояние переходным между сном и бодрствованием (стадия засыпания).

7.3. Центры бодрствования и медленного сна

Центры бодрствования. Один из главных вопросов, волновавших физиологов еще со времен И.П. Павлова, – это существование в мозге «центра сна». Во второй половине XX столетия прямое изучение нейронов, вовлеченных в регуляцию сна – бодрствования, показало, что нормальная работа таламокортикальной системы мозга, обеспечивающая сознательную деятельность человека при бодрствовании, возможна только при участии определенных подкорковых, так называемых активирующих структур. В состоя-

нии бодрствования, благодаря их активности, мембрана большинства кортикальных нейронов деполяризована на 10–15 мВ по сравнению с потенциалом покоя – 65–70 мВ. Только в состоянии этой тонической деполяризации нейроны способны обрабатывать информацию и отвечать на сигналы, приходящие к ним от других нервных клеток (рецепторных и внутримозговых). Таких систем тонической деполяризации (условно – центры бодрствования) около десяти. Располагаются они на всех уровнях мозговой оси: в ретикулярной формации ствола, в области голубого пятна и дорзальных ядер шва, в заднем гипоталамусе и базальных ядрах переднего мозга. Нейроны этих структур мозга в качестве молекул-передатчиков выделяют медиаторы: глутаминовую и аспарагиновую кислоты, ацетилхолин, норадреналин, серотонин и гистамин, активность которых регулируют многочисленные пептиды, находящиеся с ними в одних и тех же везикулах (рис. 53, на вклейке).

Центр медленного сна. Если в мозге есть центры бодрствования, то должен быть и центр сна. Такой центр после долгих поисков обнаружили у основания мозга, в вентро-латеральном преоптическом ядре гипоталамуса (рис. 54, на вклейке). Там находится небольшая группа нейронов, которые слабо разряжаются или вообще «молчат» при бодрствовании и быстром сне, но чрезвычайно активны при медленном.

Система медленного сна устроена гораздо проще, чем система бодрствования. Все ее нейроны выделяют один и тот же химический посредник – гамма-аминомасляную кислоту (ГАМК), главное тормозное вещество мозга. Тормозные ГАМК-ергические нейроны разбросаны и по другим отделам мозга – в I и II слоях коры, а также в ядрах солитарного тракта. Ядра солитарного тракта продолговатого мозга являются основным переключающим звеном афферентной сигнализации, поступающей по блуждающим нервам с периферии в центральную нервную систему. Как только активизирующие нейроны по каким-то причинам ослабляют свою активность, включаются тормозные нейроны и снижают ее еще больше, начинается медленный сон. Постепенно сон углубляется, пока не срабатывает расположенный в гипоталамусе механизм переключо-

чения (триггер), и вся система перебрасывается в другое состояние – либо бодрствования, либо парадоксального сна.

7.4. Назначение медленной фазы сна

Любой человек на основании собственного опыта связывает состояние сна с отдыхом: эффективный сон способствует улучшению физической и умственной работоспособности. Напротив, все отмечали повышенную сонливость в период заболеваний. Клиническая практика свидетельствует, что многие болезни связаны с нарушением сна. Аномалии сна были выявлены не только по результатам опроса пациентов, но и в ходе полисомнографических обследований. У людей и животных с коротким временем сна отмечены различные нарушения желудочно-кишечного тракта, баланса гормонов, регулирующих аппетит. Последнее приводит к увеличению потребления, предпочтению высококалорийной жирной пищи и ожирению.

Депривация сна пагубно сказывается на сердечно-сосудистой системе, повышая вероятность возникновения различного рода нарушений в ее работе. Давно замечены взаимовлияния состояния сна и работы эндокринной и иммунной систем. Во время сна высвобождается гормон роста, а тотальная депривация сна снижает его секрецию. Увеличивается вероятность бактериальных заражений в результате длительной депривации сна. Появляется все больше указаний на прямую связь между нарушениями сна и процессами синтеза инсулина, приводящими к возникновению диабета. Работа в ночную смену вызывает серьезные нарушения в функционировании репродуктивной системы.

Все эти факты свидетельствуют о том, что подход к пониманию функционального назначения сна целесообразно искать в висцеральной сфере организма. Однако открытие Г. Бергером ярких изменений картины электроэнцефалограммы при переходе от бодрствования ко сну на долгие годы связало исследования сна исключительно с мозгом. Это, в свою очередь, привело к тому, что

большая часть гипотез о функциональном назначении сна отражает его предполагаемую необходимость для реализации тех или иных функций психической деятельности. Картина начала меняться в последние десятилетия, когда развитые общества столкнулись с пугающей картиной массового недосыпания населения. Согласно эпидемиологическим данным за 25 лет, продолжительность и качество сна постепенно снижаются. Сокращение средней продолжительности ночного сна населения происходит параллельно росту количества заболеваний, в первую очередь связанных с работой желудочно-кишечного тракта и сердечно-сосудистой системы. Хотя корреляция не является доказательством причинной связи, такие наблюдения заставили обратить внимание на возможную связь сокращения длительности сна или ухудшения его качества с нормальным функционированием различных висцеральных систем. Висцеральные системы привлекли внимание еще и потому, что обнаружилось противоречие между крайне ограниченным представительством висцеральной сферы в коре мозга и огромным потоком информации, идущей от интерорецепторов (хемо-, механо-, терморецепторы) и сигнализирующей о параметрах деятельности внутренних органов. Встал вопрос, какими же нейронными структурами осуществляется обработка этого огромного потока интероцептивной информации?

Пытаясь найти ответ на эти вопросы, доктор Пигарев из Института проблем передачи информации РАН в 1990-е гг. сформулировал висцеральную гипотезу назначения медленного сна. Он предположил, что в живых организмах те структуры мозга, которые в состоянии бодрствования анализируют сигналы из внешнего мира, во время сна переключаются на обработку информации о состоянии внутренних органов. Другими словами, сон существует для того, чтобы дать возможность мозгу, и прежде всего его коре, на основании импульсации, поступающей от распределенных по организму рецепторов, всесторонне оценить физическое состояние тела и разработать программы действий для поддержания его гомеостаза.

Первые эксперименты были проведены с нейронами первичной зрительной коры мозга кошек. Перед опытами в область тонкого

кишечника или желудка вводили стимулирующие электроды. В состоянии бодрствования нейроны зрительной коры активировались лишь в ответ на зрительную стимуляцию. Когда кошка глубоко засыпала, начинали стимулировать кишечник и желудок, уделяя особое внимание тому, чтобы применяемый ток не будил спящее животное. Эксперименты сразу показали, что в период сна нейроны зрительной коры действительно реагируют на стимуляцию органов пищеварения. Тотчас после пробуждения животного ответы на висцеральную стимуляцию прекращались и нейроны снова начинали отвечать на зрительные стимулы. Такими же свойствами обладала не только зрительная, но и соматосенсорная кора. Опыты с вживленными в гладкомышечные стенки желудка и двенадцатиперстной кишки электродами подтвердили полученные результаты. Они показали, что активность более трети исследованных корковых нейронов, связанных в бодрствовании с обработкой зрительной информации, в определенные периоды медленноволнового сна коррелировала с фазами перистальтических циклов двенадцатиперстной кишки и столько же нейронов – с миоэлектрической активностью желудка (рис. 55).

Представлялось важным установить, является ли переключение потоков висцеральной информации в периоды сна в центральные мозговые центры общим свойством всех спящих животных, и, прежде всего, можно ли его распространить на приматов и человека.

В экспериментах на обезьянах электрическая стимуляция органов брюшной полости, нанесенная в периоды медленноволнового сна, также приводила к четким вызванным ответам в коре (рис. 56).

Аналогичные вызванные ответы были получены и на магнитную стимуляцию живота обезьяны во сне. Однако те же стимулы не отражались на картине усредненной корковой электроэнцефалограммы в бодрствовании.

По мнению автора исследований, прерывание потоков информации от внешней среды в кору во время сна осуществляется для того, чтобы освободить корковые нейроны полностью для обработки информации о текущем физическом состоянии тела. Именно

это является основной, а может быть, и единственной функцией сна. В настоящее время проводится углубленная экспериментальная разработка этой гипотезы.

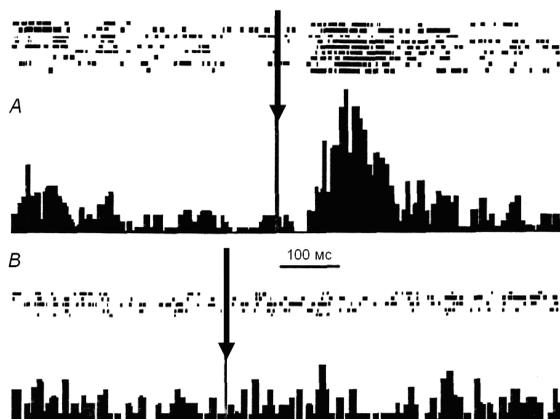


Рис. 55. Ответы нейрона зрительной коры мозга кошки на электрическую стимуляцию кишечника в состоянии медленноволнового сна (А) и бодрствования (В). Стрелкой отмечено начало электрической стимуляции

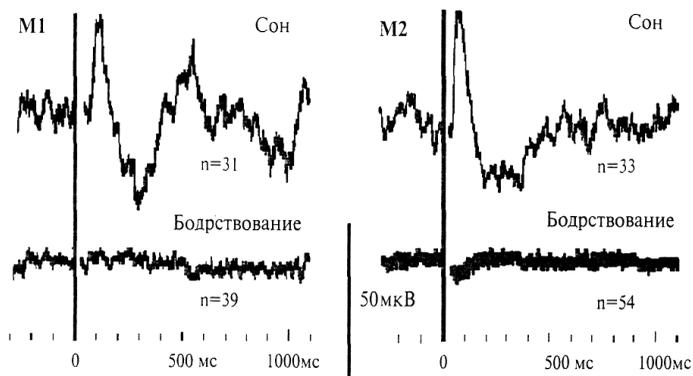


Рис. 56. Вызванные потенциалы в ответ на электрическую стимуляцию зоны кишечника (вертикальная линия), зарегистрированные в лобной доле коры двух обезьян (M1 и M2)

«Висцеральная гипотеза» функционального назначения сна не противоречит результатам, демонстрирующим роль сна для консолидации памяти и для нормальной психической деятельности человека. Напротив, она предсказывает ухудшение внимания и памяти, расстройства психики при нарушениях нормального сна. Дело заключается в «двойственном» положении мозга. С одной стороны, мозг – это главный управляющий центр организма, обеспечивающий его поведение во внешней среде в состоянии бодрствования и оптимизирующий функционирование висцеральных систем в состоянии сна. С другой – мозг сам является висцеральным органом и, таким образом, должен следить и за собственной работоспособностью.

Предполагается, что гомеостаз мозга восстанавливается в обеих фазах сна. Схема восстановления в медленной фазе следующая. Прямая регистрация импульсной активности нейронов коры мозга в экспериментах на лабораторных животных показала, что в бодрствовании, в состоянии тонической деполяризации, характер разрядов клеток высоко индивидуализирован. Но по мере углубления сна он коренным образом меняется – близлежащие нейроны объединяются и начинают разряжаться «хором»; при этом условия для переработки информации извне, с сенсорных органов, в мозге резко ухудшаются. Если бодрствование по нейронной активности можно описать как состояние тонической деполяризации, то сон есть состояние тонической гиперполяризации. При этом направление основных ионных потоков (катионы натрия, калия, кальция, анионы хлора), а также важнейших макромолекул, формирующих потенциал мембраны нейрона и участвующих в проведении нервного импульса из клетки во внеклеточную жидкость и обратно, меняется на противоположное. Таким образом, за счет периодической смены тонической деполяризации и гиперполяризации осуществляется сохранение постоянства внутренней среды головного мозга и нормальная работа таламо-кортикальной системы – субстрата высших психических функций человека.

Висцеральная гипотеза, показавшая сверхважную роль медленной фазы сна, объясняет, почему почти невозможно длительное полное

подавление медленного сна. При искусственной хронической депривации механизмы бодрствования и медленного сна начинают функционировать диффузно и одновременно. При этом страдает нормальное поведение, зато, несмотря на депривирующее воздействие, сохраняется мозговой гомеостаз и целостность всего организма.

7.5. Парадоксальный сон

Парадоксальный сон имеет ярко выраженную активную природу. Запускается он из четко очерченного центра, расположенного в задней части мозга, в области варолиева моста и продолговатого мозга (рис. 57, на вклейке).

Химическими передатчиками сигналов этих клеток служат ацетилхолин и глутаминовая кислота. В фазе парадоксального (быстрого) сна мозг прекращает выработку некоторых нейротрансмиттеров. К их числу принадлежат норадреналин, серотонин и гистамин, которые относятся к классу соединений, называемых моноаминами. Нейроны мозга, продуцирующие моноамины, обнаруживают максимальную активность во время бодрствования, но во время быстрого сна эти клетки полностью прекращают генерировать нервные импульсы. Этот фундаментальный факт определяет физиологическое различие между бодрствованием и парадоксальным сном, а на психическом уровне – различие между нашим восприятием внешнего мира и восприятием мира воображаемого, мира сновидений. Во время парадоксального сна клетки мозга чрезвычайно активны, однако информация от органов чувств к ним не поступает и на мышечную систему не подается. В этом и заключается парадоксальный характер такого состояния, отраженный в его названии.

7.6. Назначение быстрой фазы сна

Существует целый ряд гипотез относительно назначения быстрого сна. Как предполагают В.М. Ковальзон с соавт. (2009), в фазу

быстрого сна осуществляется восстановление мозгового гомеостаза. Основанием для такого предположения послужили результаты хронических опытов на лабораторных крысах, у которых изучали эффект сильных воздействий, вызывающих диффузные повреждения мозговой ткани, на последующий сон. Обнаружено резкое повышение продолжительности парадоксального сна вследствие применения сильных воздействий, вызывающих повреждения мозговой ткани, что может свидетельствовать об усилении нейронных восстановительных процессов в период парадоксального сна.

Согласно гипотезе классика сомнологии М. Жуве, в парадоксальном сне в нейрологическую память непонятным пока путем передается наследственная, генетическая информация, имеющая отношение к организации целостного поведения. Подтверждением служит обнаруженный Жуве с сотрудниками и детально исследованный в 1983 г. американским ученым Э. Моррисоном с коллегами из Пенсильванского университета феномен демонстрации сновидений у подопытных кошек. Они выяснили, что в мозге кошек в области синего пятна варолиева моста имеется особый участок (*locus cereleus*), ответственный за мышечную атонию во время парадоксального сна. Если его разрушить электрокоагуляцией, мышечная атония устраняется и подопытные кошки начинают «показывать» свой сон, как правило, состоящий из инстинктивных действий.

М. Жуве наблюдал, как кошка поднимается на задние лапы, а передними борется с воображаемыми врагами, существующими только в ее внутреннем мире, в представлениях. Кошки совершали движения, словно охотились на мышей или спасались бегством от воображаемых врагов. Некоторые животные двигали челюстями и облизывались как при принятии пищи. Другие кошки лакали молоко из галлюцинаторных мисок. Они исследовали помещение, царапались, умывались, выгибали спину и т.д. Эти опыты были повторены не один раз и не только на кошках. М. Жуве пришел к выводу, что сновидения животных являются способами тренировки инстинктов. Он считает, что именно в связи с этим у молодых животных, особенно перед рождением и в начале постнатальной жизни, сновидений бывает значительно больше, чем у взрослых

особей. Электрографическим методом М. Жуве и другие исследователи установили, что животные имеют парадоксальный сон (и, по-видимому, также сновидения) еще до рождения, в утробе матери. Например, у цыпленка парадоксальный сон зарегистрирован до вылупления.

Другой возможной функцией парадоксальной фазы сна является переработка информации, полученной в предшествующем бодрствовании и хранящейся в памяти, в частности, поиск решения сложных для организма психологических проблем, накопившихся в состоянии бодрствования. На это указывают опыты с депривацией сна. Профессор Речшаффен обнаружил, что лишение парадоксального сна неизбежно приводит животных к гибели, если животное помещено на небольшую площадку, со всех сторон окруженную водой, когда никакое активное поведение невозможно.

В опытах профессора Ковальзона с полным лишением животных парадоксального сна, но осуществляемого с помощью прямого раздражения мозга в условиях свободного поведения, никаких катастрофических последствий не отмечено. Предполагается, что к гибели животного приводит хронический дефицит поисковой активности в бодрствовании и невозможность компенсировать это состояние в парадоксальном сне. Это предположение подтверждается исследованиями структуры сна человека, переживающего стресс. При стрессе может происходить как увеличение, так и уменьшение парадоксальной фазы сна. Оказалось, что изменение сна в условиях стресса определяется характером поведения субъекта в стрессовой ситуации. Если это поведение характеризуется доминированием поисковой активности, даже если она сопровождается неприятными эмоциональными переживаниями, потребность в парадоксальном сне снижается, его доля в ночном сне уменьшается безо всякого ущерба для здоровья. Если же поведение отражает отказ от поиска, потребность в парадоксальном сне растет.

Поисковая активность – активность, направленная на изменение ситуации (или изменение отношения к ней) без определенного прогноза результатов, но при постоянном их учете. Процесс поисковой активности, независимо от результата, повышает резистентность и

стрессоустойчивость организма. Отказ от поиска создает предпосылки для снижения стрессоустойчивости и развития заболеваний.

7.7. Сон у животных

Чередование периодов активности и покоя происходит у всех живых существ. Возможно, периоды покоя – это аналоги медленного сна. В том или ином виде сон наблюдается у всех позвоночных. В табл. 10 приведены примеры продолжительности сна у позвоночных животных разных таксономических групп.

Таблица 10
Продолжительность сна у разных видов животных

Животное	Продолжительность сна (часов в сутки)
Мешотчатый прыгун	20.1
Крыса-пасюк	19.9
Опоссум	19.4
Сумчатая крыса	16.0
Суслик	14.5
Кошка	13.2
Шиншилла	12.5
Голубь	11.9
Домашний цыпленок	11.8
Макак-резус	10.8
Шимпанзе	10.8
Собака	10.7
Трехпалый ленивец	10.5
Императорский пингвин	10.5
Еж	10.1
Дрозофила	10.0
Утка	9.1
Кролик	8.7
Съвня	8.4
Куропатка	6.6
Индийский слон	5.3
Краснохвостый сарыч (ястреб)	4.5
Корова	4.0
Лошадь	2.9
Жираф	1.9

Однако сон, состоящий из нескольких циклов, внутри которых развертываются стадии медленного и быстрого сна, присущ только теплокровным.

По своей организации (фаза медленного и быстрого сна) сон млекопитающих и птиц не отличается от сна человека. Вместе с тем медленный сон у животных менее дифференцирован, в связи с чем у них не принято выделять стадии медленного сна. Особенности организации сна связаны с экологией животных. Изучение водных и полуводных млекопитающих привело к открытиям, демонстрирующим влияние изменившихся в ходе эволюции экологических условий обитания на структуру сна. Сон морских млекопитающих существенно отличается от сна наземных, причем у разных экологических групп в процессе эволюции были использованы разные пути адаптации ко сну в воде, что демонстрирует пластичность механизмов сна

Так, сон китообразных (Cetacea) в связи с их переходом к водному образу жизни имеет ряд особенностей. У китов и дельфинов невозможна полная длительная неподвижность, характерная для сна у наземных млекопитающих. Это связано, в первую очередь, с необходимостью всплытия к поверхности воды для осуществления дыхательного акта, а также необходимостью контроля положения тела относительно поверхности воды для обеспечения дыхания. Сон в воде может протекать на фоне двигательной активности, которая проявляется в форме непрерывного плавания (китообразные) или гребковой активности, направленной на поддержание позы сна на поверхности воды (морские котика). Второй способ – это сон во время продолжительных дыхательных пауз, который может протекать на поверхности воды и под водой (настоящие тюлени, моржи, морские коровы, некоторые китообразные). Такой сон сопровождается неподвижностью, но животные кратковременно просыпаются во время всплытия к поверхности для дыхания.

У современных китообразных обнаружен «однополушарный» медленноволновый сон. Суть этого явления состоит в том, что медленные δ -волны развиваются в ЭЭГ у китообразных не одновременно в правом и левом полушариях головного мозга, как у наземных млекопитающих, а по очереди. Другая особенность сна китообразных состоит в их способности спать с одним открытым глазом. При этом примерно 80% времени полушарие, противополо-

ложное открытому глазу, находится в состоянии бодрствования, а полушарие, противоположное закрытому глазу – в состоянии сна. Однополушарный сон с одним открытым глазом позволяет контролировать состояние окружающей среды бодрствующим полушарием. Следующая особенность сна китообразных – это отсутствие парадоксальной фазы сна в той форме, в какой она существует у всех наземных млекопитающих, включая человека. Предполагается, что парадоксальный сон у них протекает в виде коротких эпизодов длительностью несколько секунд, так же, как и у птиц.

Межполушарная асимметрия ЭЭГ во время медленноволнового сна не является уникальной особенностью одних только китообразных. Однополушарный сон был также обнаружен у всех исследованных на настоящее время (всего 4 вида) представителей ушастых тюленей (*Otaridae*), у одного представителя семейства моржей (*Odobenus rosmarus*), а также у амазонского ламантина (*Trichechus inunguis*). В то же время у всех исследованных представителей (3 вида) настоящих тюленей (*Phocidae*) медленноволновый сон развивается на суше и в воде всегда билатерально-симметрично, как и у наземных млекопитающих. Это говорит о том, что «однополушарный» сон не является необходимым для сна в водной среде. Длительность парадоксального сна у настоящих тюленей в воде и на суше сопоставима.

Из представителей семейства ушастых тюленей сон лучше всего исследован у северных и южноафриканского морских котиков и сивучей. Сон на суше у них преимущественно билатерально-симметричный, межполушарная асимметрия биоэлектрической коры мозга возникает эпизодически. При этом у котиков зарегистрированы продолжительные эпизоды парадоксального сна длительностью до 15 минут. В воде у котиков резко увеличивается межполушарная асимметрия во время медленного сна, и такой сон напоминает однополушарный сон китообразных. В то же время в воде у котиков резко сокращается количество парадоксального сна. Таким образом, у северных морских котиков регистрируются два совершенно разных типа сна.

Чередование сна в двух полушариях позволяет одному из полушарий постоянно находиться в бодрствующем (активированном) состоянии, а также сочетать сон с движением. Сочетание сна и движения, в свою очередь, позволяет животным регулярно всплывать к поверхности воды без пробуждения для дыхания и, таким образом, контролировать свое положение в толще воды. Риск подвергнуться нападению хищников и потерять контакт с другими особями группы может быть еще одним фактором, который определяет необходимость постоянного мониторинга окружающей среды во время сна.

Способность настоящих тюленей задерживать дыхание на несколько минут и спать в промежутках между дыхательными актами под водой сформировалась в связи с обитанием в замерзающих водоемах и необходимостью спать подо льдом.

Способность к однополушарному сну выработалась не только у китообразных и ушастых тюленей, но и у птиц. Однополушарный сон у птиц связан с ситуациями, когда велика опасность нападения хищников; в этом случае у них бодрствует одно полушарие мозга (например, правое) и открыт один глаз – с противоположной стороны (т.е. левый). В безопасных условиях птицы спят обычным (двуполушарным) сном, но чем больше опасность, тем больше доля времени однополушарного сна по отношению к обычному. Наблюдения с помощью видеокамер за группами крякв (*Anas platyrhynchos*), состоящими из четырех располагавшихся в ряд птиц, установили, что у птиц, находящихся по краям ряда, т.е. в более уязвимом положении, доля однополушарного сна больше, чем у птиц, занимающих центральное положение. Причем у крайних уток в течение однополушарного сна обычно открыт глаз, смотрящий в сторону от центра, в направлении возможного появления хищника. У других уток это не отмечалось.

Наблюдения подтвердились электрофизиологическими исследованиями. Когда один глаз птицы был закрыт, в противоположном полушарии регистрировалась высокоамплитудная низкочастотная активность, характерная для медленноволнового сна. В противоположном полушарии амплитуда биоэлектрического

сигнала была такой же, что и при бодрствовании. В состоянии однополушарного сна утки мгновенно реагировали на имитацию приближающегося хищника. Показано также, что сон птицы с одним открытым глазом действительно однополушарный. В то же время быстрый, или парадоксальный, сон всегда фиксировался в обоих полушариях одновременно. Способность контролировать сон и переходить к однополушарному, более чуткому, сну в ситуации риска существенно повышает адаптационные возможности птиц.

7.8. Гипотеза о причине появления в процессе эволюции парадоксального сна

Назначение парадоксального сна для животных еще менее ясно, чем для человека. Попытки связать его представленность в общем количестве сна с усложнением мозга пока не привели к успеху (табл. 11).

Древнейшие сухопутные существа земли – рептилии – обладают поведением, характерным для поведенческого сна: прекращение двигательной активности, принятие соответствующей виду позы покоя, расслабление мышц, повышение порогов на внешние стимулы, быстрое пробуждение и возвращение к поведению, типичному для состояния бодрствования. Однако электрическая активность различных структур мозга во время поведенческого сна у них существенно отличаются от обнаруженной у высших позвоночных.

Наиболее часто наблюдаются высокоамплитудные всплески биоэлектрической активности мозга, являющиеся, возможно, аналогами волн, которые возникают во время медленноволнового сна у млекопитающих. Значительные отличия энцефалографической картины сна рептилий от той, которая наблюдается у птиц и млекопитающих, обусловлены, вероятно, тем, что у рептилий имеются лишь зачатки новой коры, в которой проявляются медленные волны.

**Парадоксальный сон у человека
и разных видов животных**

Человек и разные виды животных	Быстрый сон (% от общей продолжительности сна)
Недоношенный ребенок	60–48
Новорожденный (1–15 дней)	49–58
Ребенок до 2 лет	30–48
Взрослый человек	20–25
Обезьяна	11–20
Хорек	30–40
Кошка	20–30
Овца	2–3
Кролик	1–3
Крыса	15–20
Сумчатая крыса	22–34
Курица, голубь	0,5
Рептилии	Нет

Фаза быстрого сна у рептилий не зарегистрирована. Следующие за рептилиями на эволюционной лестнице – птицы. Одной из самых эволюционно «ранних» групп у птиц считаются африканские страусы. Оказалось, что у шести самок страуса *Struthio camelus* при внешних признаках, характерных для фазы быстрого сна (быстрые движения глаз, атония скелетных мышц), электрическая активность мозга в этот период колеблется между быстрым и медленным сном. Аналогичную структуру имеет фаза быстрого сна у яйцекладущих млекопитающих утконосов и ехидны, которые находятся на эволюционной лестнице между рептилиями и млекопитающими. Причем, «псевдобыстрый» сон у страусов и утконосов длится гораздо дольше, чем нормальный быстрый сон у более эволюционно молодых групп зверей и птиц, и составляет около 50%. У примитивного сумчатого млекопитающего – американского опоссума, чей мозг по ряду анатомических признаков сохраняет черты рептилий, представленность парадоксального сна также очень высока – до одной трети всего сна. Это больше, чем у обезьяны и взрослого человека. Вместе с тем, еще более высок этот по-

казатель, по сравнению с последними, у хорька и кошки – высоко развитых млекопитающих с весьма сложным поведением.

По совокупности морфологических и функциональных показателей парадоксальный сон архаичен: он запускается из наиболее древних, каудально расположенных структур – ромбовидного и продолговатого мозга. Специальные опыты показали, что для периодического возникновения этого состояния сохранности более высоко лежащих отделов мозга не требуется. Для него характерна кратковременная пойкилотермия. Парадоксальный сон доминирует у человека в раннем онтогенезе (см. табл. 11). Чрезвычайно высока представленность парадоксального сна у самых древних из ныне живущих видов млекопитающих – яйцекладущего утконоса и сумчатого опоссума.

Казалось бы, парадоксальный сон должен быть главным или даже единственным видом сна у холоднокровных позвоночных – пресмыкающихся, земноводных и рыб. Однако пока у рептилий обнаружили только сон, отдаленно напоминающий сон третьей и четвертой стадий с дельта-волнами у млекопитающих. При этом у черепах глаза медленно двигаются в глазницах, но не из стороны в сторону, а сверху вниз. Если бы состояние парадоксального сна появилось в эволюции раньше медленноволнового, то какова могла быть его функция? Ведь парадоксальный сон, как ясно из всего вышеизложенного, – отнюдь не покой, это тоже активность мозга, своеобразное «бодрствование, направленное внутрь». Зачем мозгу холоднокровного два вида бодрствования?

Для решения этого противоречия М. Жуве предлагает гипотезу, согласно которой в поведении пойкилотермных имеются два состояния – активность и покой. Возможности обучения, приобретения нового опыта у этих животных крайне ограничены. В состоянии активности мозг холоднокровных реализует, главным образом, генетически закрепленные программы поведения. В состоянии покоя организм этих животных остывает, а мозг практически «выключается».

При появлении в эволюции гомойотермии мозг получает способность работать и в состоянии покоя, так что состояние с неак-

тивным, «выключенным» мозгом исчезает. Появляются два эволюционно новых состояния – бодрствование и медленный сон теплокровных, связанные с тонической деполяризацией и гиперполяризацией коры мозга соответственно. Бодрствование млекопитающих в несравненно большей степени гибко, адаптивно, восприимчиво к изменению внешних условий. У высокоорганизованных млекопитающих с крупным и хорошо развитым мозгом индивидуальный опыт, «память индивида» играет не меньшую роль, чем наследственность, «память вида». Что же касается «примитивного» бодрствования холоднокровных, то в эволюции животного мира его механизмы не исчезают, но теряют способность анализировать экстероцептивные сигналы и непосредственно управлять поведением. Это состояние перемещается из суточной фазы активности в фазу покоя и превращается в парадоксальный сон – архаическое бодрствование, функцией которого является своего рода программирование мозга в соответствии с планами врожденного поведения, адаптация этих программ в соответствии с приобретаемыми навыками в ходе индивидуального развития.

Таким образом, в соответствии с этой гипотезой состояния бодрствования («небодрствование») и медленного сна появляются в эволюции одновременно с возникновением гомойотермии, а парадоксальный сон представляет собой «археободрствование», результат эволюционной трансформации примитивного бодрствования холоднокровных. По-видимому, трансформация осуществлялась постепенно. Сначала было некое гибридное состояние, мозг пытался выйти в быстрый сон, но никак не мог в этой фазе удержаться.

В пользу этого говорит то, что «псевдобыстрый» сон у страусов и утконосов длится гораздо дольше, чем нормальный быстрый сон у более эволюционно молодых групп животных. Четкое разделение сна на фазы с различными функциями случилось лишь по истечении какого-то эволюционного промежутка. Эта гипотеза дает ключ к разрешению важнейшего парадокса парадоксального сна: почему это эволюционно древнее состояние не удается обнаружить у эволюционно древних животных.

Наряду с гипотезой Жюве существуют еще две модели эволюции сна млекопитающих. Согласно одной из них медленноволновая фаза сна является более древней по сравнению с быстрой, по третьей гипотезе – обе фазы сна в эволюции возникают одновременно и параллельно.

Контрольные вопросы и задания

1. Кто впервые обнаружил объективные различия между сном и бодрствованием?
2. Какие стадии в фазе медленного сна выделяют у человека?
3. Охарактеризуйте биоэлектрическую активность мозга в медленной и быстрой фазах сна.
4. Что такое цикл сна и какова его продолжительность у человека?
5. Дайте современное определение сна.
6. Что происходит при лишении человека и животных медленной и быстрой стадий сна? Кто, где и когда проводил эти исследования?
7. В каких структурах мозга расположены центры бодрствования и какие нейромедиаторы поддерживают состояние бодрствования?
8. Назовите структуры мозга и медиаторы, поддерживающие медленную фазу сна.
9. Каково по современным представлениям назначение медленного сна?
10. Кто и в каких опытах получил доказательства назначения медленного сна?
11. Где расположены центры быстрого сна и какими нейромедиаторами поддерживается быстрый сон?
12. Какие существуют гипотезы о назначении быстрого сна?
13. Обладает ли сон животных специфическими особенностями и какими именно?
14. Приведите аргументы в пользу гипотезы о том, что парадоксальный сон представляет собой результат эволюционной трансформации примитивного бодрствования холоднокровных.

8. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЦИРКАДИАННЫЕ ЧАСЫ

Все живые организмы способны ориентироваться во времени. Способность отсчета времени наблюдается на разных уровнях биологической интеграции и присуща любой зрелой клетке эукариот. Среди прокариот к этому способны только цианобактерии (у них вместо ядра существует структура, состоящая из ДНК, РНК и белков, – генофор. Она закреплена на клеточной стенке и соответствует примитивной хромосоме). Способность ориентироваться во времени в течение суток возникла еще у самых ранних одноклеточных организмов и основная ее задача заключалась в том, чтобы защитить реплицирующуюся (делящуюся) клетку, а точнее ее ДНК от повреждающего действия ультрафиолета в дневное время: репликация осуществлялась в «ночной» период суточного цикла. Механизм внутриклеточных биологических часов и его работа у организмов разного уровня сложности в настоящее время активно выясняются. Большинство вопросов, связанных с природой и механизмом биологических часов, изучалось на суточных ритмах.

8.1. Современное состояние проблемы биологических часов

Зачем нужны часы? Прежде всего, для согласования процессов жизнедеятельности со сменой дня и ночи. А поскольку в средних и высоких широтах соотношения светлого и темного времени в течение года неодинаковы, часы необходимы и для приспособления к смене сезонов. При этом мало измерить соотношение темного и светлого времени суток, нужно еще знать, растет или убывает день (ночь) – иначе можно спутать весну и осень. Надо уметь определять знак производной. Часы нужны и тем, кто должен учитывать

лунные ритмы. Это обитатели приливных зон побережья океанов. Время «высокой» или «низкой» воды изменяется из-за несовпадения лунных и земных суток. Ежедневный учет сдвига времени приливов и отливов невозможен без точных внутренних часов. Если бы обитатели приливной зоны не умели это делать, они бы давно погибли.

Без часов нельзя решать задачи навигации по Солнцу или звездам. Птицы, ориентируясь ночью по звездам или днем по Солнцу, умеют вносить поправку на время суток. Заметив, что богатые нектаром цветущие растения растут под определенным углом относительно Солнца, пчелы при повторном полете за нектаром должны делать поправку на движение Солнца. Пчелы умеют это делать, но для этого нужны часы.

Часы нужны каждой клетке многоклеточного организма. В сложном многоклеточном организме одновременно протекают сотни тысяч самых разнообразных процессов, которые обязательно должны быть согласованы между собой и подчиняться вполне определенной временной иерархии, благодаря которой организм и работает как единое целое. Это выражается в определенном положении их акрофаз на временной оси. За сохранность этой иерархии отвечают нейрогуморальные механизмы. С помощью нейрогуморальных механизмов фазовые взаимоотношения ритмов согласованы таким образом, что однонаправленные процессы «поддерживают» друг друга, а разнонаправленные, несовместимые – находятся в противофазе. А если функции органов и тканей несогласованы, это ведет к возникновению разных болезней.

Долгое время существовало два различных представления о природе биологических часов – теории внешних и внутренних часов.

Сторонники теории внешних часов считали, что организм имеет механизм типа маятника, который способен воспринимать внешние ритмические воздействия и только под их влиянием в часовом устройстве возникают колебания. Собственных колебаний (автоколебаний) у него нет. Сторонники внутренних часов предполагали, что у живых организмов часы устроены по типу ге-

нератора, имеющего свои собственные колебания – автоколебания. Роль внешних датчиков времени заключалась в регуляции точности хода этих часов.

У сторонников теории внешних часов было два основных аргумента – независимость периода суточных ритмов от температуры и устойчивость его к большинству химических воздействий, даже к ядам. Если бы суточный ритм имел внутреннюю природу, такого бы быть не могло, так как температура влияет на энергетику всех жизненных процессов и при изменениях температуры период ритма будет отклоняться от суточного. Относительная автономность периода суточных ритмов по отношению к обменным процессам – основной аргумент сторонников внешних часов.

Главным же доводом сторонников эндогенности биологических часов является то, что в постоянных условиях освещения и температуры суточный ритм у растений и животных сохраняется. Это показывает, что суточный ритм, наблюдаемый у растений и животных, не возникает под непосредственным влиянием изменений таких факторов, как освещенность, температура и влажность воздуха. Однако сквозь стены лаборатории и термостата могут проникать, например, электромагнитные колебания низких частот, геомагнитное поле, гравитация, космические лучи и т.д. Не основаны ли ритмы у живых организмов, находящихся в термостате или при постоянных условиях освещения, на восприятии этих факторов?

Известно, что дрозофилы в естественных условиях вылупляются дружно, в определенное время суток. То же происходит в лаборатории, если куколки засвечиваются однократной засветкой (синхронизирующий сигнал). Однако ритмы выхода мух из куколок, постоянно содержащихся в темноте, не синхронизированы. Время выхода каждой дрозофилы из куколки свое и не привязано ко времени суток. Если бы в термостат проникал неконтролируемый синхронизирующий геофизический фактор, этого не могло бы быть.

Сохранение суточной ритмики отмечается на полюсе, где почти все факторы не имеют суточной цикличности. В 1961 г. на амери-

канской исследовательской станции на Южном полюсе были проведены наблюдения за ритмами выхода дрозophil из куколок, подвижности золотистого хомячка, некоторыми ритмами у грибов и высших растений. Часть объектов во время наблюдений находилась на столиках, вращающихся в разных направлениях и с различной скоростью, в том числе делавших один оборот за сутки. По мнению экспериментаторов, это должно было устранить возможные изменения направленности геомагнитного поля, гравитации и космических излучений, которые наблюдаются на полюсах. Все объекты на протяжении многих суток наблюдений сохранили в этих условиях суточный ритм, несмотря на явное отсутствие одних или ослабление других геофизических факторов.

Еще одним аргументом сторонников эндогенной природы биологических часов было отклонение периода ритма от 24 часов и расхождение по фазе с местным временем у объектов, содержащихся в постоянных условиях освещения и температуры (явление циркадианности, или циркадности). В 1962 г. немецкий физиолог Юрген Ашофф провел исследования на своих сыновьях в подземном свето- и звуконепропускаемом бункере. Испытуемым разрешалось включать и выключать свет согласно их внутреннему ритму. Ашофф записывал циклы сна – бодрствования, температуру тела, объём мочи и другие физиологические и поведенческие показатели. Опыты Ашоффа доказали: существует «встроенный хронометр», позволяющий просыпаться без будильника и работающий независимо от освещенности. Из эксперимента Ашоффа был сделан ещё один очень важный вывод: внутреннее время человека идет медленнее реального – оно запаздывает примерно на час. Такой врожденный ритм называется циркадным (лат. *circa dies* – около суток).

Внутренние циркадные ритмы растений составляют 23–28 часов, а животных – 23–25 часов. Околосуточные эндогенные ритмы под синхронизирующим воздействием 24-часовых ритмов среды становятся 24-часовыми. Циркадные ритмы обнаружены у всех представителей животного царства и на всех уровнях организации.

Предполагается, что на ранних этапах эволюции жизни спонтанно возникли организмы с самыми разнообразными периодами, однако естественный отбор сохранил только те из них, которые обеспечивали наилучшее приспособление к внешним условиям. Эти ритмы закрепились в генетическом аппарате и являются эндогенными, поэтому организмы, изолированные от суточных колебаний факторов среды, тем не менее, сохраняют суточную периодичность всех своих функций. Однако в изоляции наблюдаются не строго суточные, а околосоточные (циркадианные) колебания жизненных функций. Так как циркадианные ритмы проявляются и в отсутствие внешних периодических воздействий их назвали свободнотекущими.

Вопрос о циркадианности представляет не только теоретический интерес. Если суточный ритм является лишь одним из возможных вариантов циркадианного ритма, то тогда в практике можно создавать любые периоды, которые входят в интервал периодов циркадианного ритма. Однако многочисленные эксперименты, проведенные в нашей стране и за рубежом, показали, что человеку трудно навязать периодичность, сильно отличающуюся от 24-часовой. Чем больше эта разница, тем труднее выполнить эту задачу. В Институте медико-биологических проблем в 1973–1977 гг., в связи с необходимостью разработки оптимального чередования работы и отдыха человека в космосе, были предприняты попытки искусственно сформировать у человека ритмичность с периодами 16, 23, 25 и 48 ч путем поддержания предельно жесткого распорядка дня.

Попытки адаптировать человека к 16- и 48-часовым суткам полностью провалились. Однако в исследованиях с 23- и 25-часовыми сутками, не так сильно отличающимися от 24-часовых, также не было отмечено полноценного приспособления. Эти и подобные данные свидетельствуют о консервативной природе суточного ритма. Консерватизм суточного ритма – это еще один серьезный аргумент в пользу его эндогенности.

На сегодняшний день мы уже знаем, что основной механизм часов, отсчитывающий суточный ритм и подчиняющий ему все

процессы организма, находится внутри клетки. Однако чтобы понять и выяснить, как устроены часы, ученым понадобились долгие годы для поисков ответа на целый ряд вопросов.

Вопрос первый. Для измерения времени нужен какой-то периодический процесс. Что за процесс идет в клетке?

Вопрос второй. Насколько точными должны быть внутриклеточные часы? Точность часов определяется самым высокочастотным процессом в их механизме. Живым организмам вряд ли нужна точность больше, чем несколько секунд в сутки. Например, пчелы и птицы вносят поправки на движение Солнца или вращение звездного неба (вращение Земли) с точностью порядка минут. Значит, должен быть процесс с периодом колебаний порядка секунд. Какой это процесс?

Вопрос третий. Ход часов не должен зависеть от температуры, так как температура среды обитания очень непостоянна. Независимость от температуры – очень трудное условие поиска: все химические процессы и большинство физико-химических процессов зависят от температуры. Как обеспечивается независимость хода часов от температуры?

Вопрос четвертый. Суточный ритм – это лишь один из ритмов организма, значит должны существовать преобразователи его в низко- и высокочастотные ритмы. Нужен делитель или множитель частоты.

В наших механических часах преобразования от секундных колебаний маятника (секундная стрелка делает оборот за минуту) к движению минутной стрелки (оборот за 1 час) и 12-часовому обороту часовой стрелки осуществляется посредством системы шестеренок. Как в биологических часах осуществляется преобразование? Или же существует несколько часовых механизмов: одни отмеряют короткие интервалы времени, порядка секунд и минут, а другие – месяцы и годы? Что представляют собой такие механизмы и как осуществляется согласование их работы в организме?

Вопрос пятый. Как происходит регулировка и подстройка часов относительно внешних периодических процессов – «сигналов

точного времени»? Должны быть «рецепторы», воспринимающие эти внешние сигналы, например, световые импульсы.

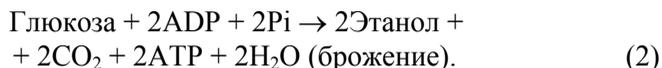
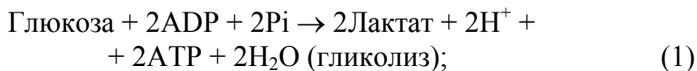
Таким образом, перед исследователями биологических часов стояло несколько сложных вопросов, но самые главные из них следующие: определить природу внутриклеточного периодического процесса, не зависящего от температуры, имеющего точность порядка секунд, колебания которого преобразуются в низко- и высокочастотные. Процесс этот должен настраиваться по внешним ритмам (свет – темнота) и по сигналам, идущим от других клеток многоклеточного организма.

8.2. Этапы поиска внутриклеточных биологических часов

Биохимические колебательные процессы и внутриклеточные часы. К 50-м гг. прошлого века начали накапливаться объективные экспериментальные данные о том, что некоторые биохимические процессы могут протекать с периодически меняющейся интенсивностью. По-видимому, первым исследователем, которому удалось достоверно зарегистрировать биохимические колебания, был Ауфдемгартен. В его работе 1939 г. приводились осциллограммы, на которых отчетливо были видны выраженные периодические (с периодом около минуты) затухающие колебания скорости газообмена в процессе фотосинтеза. Как теперь стало ясно, многие биохимики наблюдали колебательную кинетику исследуемых ими биохимических систем, но считали ее артефактом.

В начале 1964 г. из лаборатории выдающегося американского биохимика Бриттена Чанса вышло одновременно несколько работ, посвященных изучению колебательной кинетики в гликолизе. Во всех клетках превращения энергии связаны с синтезом и гидролизом АТФ. Самый распространенный процесс, в котором в темноте и без кислорода образуется АТФ, это гликолиз – расщепление молекулы глюкозы на две молекулы молочной кислоты (1) или на две

молекулы этилового спирта и две молекулы CO_2 , тогда этот процесс называется «брожение» (2).



Гликолиз – это последовательность многих реакций, каждая из которых катализируется своим ферментом. В центральной реакции гликолиза фруктозо-6-фосфат превращается во фруктозо-1,6-бифосфат. Это превращение катализируется ферментом фосфофруктозокиназой. В этой реакции и были обнаружены колебания скорости. Следовательно, и синтез АТФ должен был осуществляться с колебаниями скорости – то быстрее, то медленнее. И колебания (они были порядка минуты) вполне подходили на роль маятника внутриклеточных биологических часов. Казалось, что механизм биологических часов – их маятник – найден. Однако оказалось, что эти колебания в гликолизе идут лишь в особых условиях и, кроме того, сильно зависят от температуры. А часы от температуры зависеть не должны.

В разных лабораториях продолжали поиск. Гликолиз – это бескислородное окисление глюкозы, дающее всего две молекулы АТФ на молекулу превращенной в молочную кислоту глюкозы. Более активный процесс с образованием 34 молекул АТФ на каждую окисленную до CO_2 и H_2O молекулу глюкозы идет в митохондриях – это внутриклеточное дыхание. Если бы здесь был колебательный процесс, он мог бы быть значительно более эффективным часовым механизмом. Колебания в митохондриях были найдены М.Н. Кондрашевой и Ю.В. Евтодиенко в лаборатории Института биофизики в Пущино. В ходе этих колебаний потоки ионов калия, кальция или водорода то входят в митохондрии, то выходят. Скорость поглощения кислорода митохондриями также периодически изменяется. Однако механизм, точнее маятник, часов снова найден не был. Выяснилось, что и эти коле-

бания сильно зависят от температуры и идут в особых, создаваемых в эксперименте, условиях.

Пришлось задуматься, следует ли искать механизм часов в процессах, обеспечивающих клетки энергией? Все больше данных свидетельствовало в пользу того, что часы идут в полном покое, когда энергия почти не расходуется. Пчел на зиму укрывают от морозов и света, они цепенеют в темных ульях, а часы у них «идут» всю зиму, и весной пчелы правильно определяют время суток, что необходимо им для правильного выбора направления полета к цветущим растениям за «взятком». Охлаждаются и цепенеют при температуре, близкой к 0°C, повисшие вниз головой в темных пещерах летучие мыши. Проходит много месяцев до теплых летних ночей (все это время у них правильно идут часы), и в нужное время они вылетают на ловлю ночных насекомых.

Не сбиваются с нужной фазы и околосуточные периодические процессы у растений, помещенных на много недель в темноту при постоянной температуре. Внешне нет никаких проявлений хода часов, движения «стрелок» не видно. Но дайте краткую вспышку света, и окажется, что все это время часы правильно отсчитывали время: у фасоли листья будут опускаться или подниматься так же, как и у контрольных растений, бывших при нормальной смене дня и ночи.

Часы идут даже при полной остановке метаболических процессов. В этих исследованиях важные результаты дает применение различных ядов – ингибиторов биохимических процессов. Морской одноклеточный организм *Gonyaulax* люминесцирует (светится) ночью, следуя своим внутренним часам. Всем известная зеленая эвглена, наоборот, ночью не активна. Днем она активно плывет в сторону большей освещенности, проявляя положительный фототаксис. Свет необходим ей для фотосинтеза. Ночью, если направить на сосуд с эвгленами узкий луч света, они на него не реагируют, фототаксис не происходит. Наступление дня и ночи зеленая эвглена определяет по своим внутренним часам. Если добавить в воду, где живут эти организмы, метаболические яды, останавливающие дыхание и гликолиз, жизнедеятельность их за-

мирает. Эвглени перестают двигаться, гониаулаксы не могут генерировать свет. Если перенести их в свежую среду, отмыть яды, жизнедеятельность восстанавливается. При этом их часы шли все это время вполне правильно, как будто бы клетки и не были отравлены. После отмывания ядов они вовремя начинают испускать свет и проявлять способность к фототаксису. Однако если добавить в воду яды, отравляющие процессы считывания генетической информации, например актиномицин-Д, препятствующий функционированию РНК-полимеразы (фермент, обеспечивающий синтез мРНК по матрице ДНК), часы сбиваются, ход их нарушается. Эти наблюдения сделаны более тридцати лет назад американским исследователем Дж. Гастингсом.

Результаты этих опытов послужили толчком для поиска механизма часов в реакциях синтеза белка. Объектом для поиска механизма часов послужили дрозофилы.

8.3. Гены биологических часов

Первые доказательства генетической природы биологических часов были найдены в 1971 г. в экспериментах с плодовой мушкой *Drosophila melanogaster*, которые проводили студенты-дипломники Рон Конопка и Сеймур Бензер из Калифорнийского технологического института. Нормальная плодовая мушка имеет 24-часовой ритм суточной активности. Конопка обнаружил, что у одних дрозофил этот ритм смещён в сторону уменьшения (до 19 часов), а у других – в сторону увеличения (до 29 часов). В популяции также были аритмичные дрозофилы, у которых периоды сна и бодрствования чередовались случайным образом.

С помощью техники картирования генов (gene mapping) все три различные мутации были обнаружены на одном и том же участке (в одном и том же локусе) X-хромосомы, который затем получил название *Period*, или *Per*. Все отклонения суточной активности дрозофил от 24-часовой были обусловлены различными дефектами гена *Per*. Это был первый в мире «часовой» ген, который стал

известен учёным. После его клонирования удалось синтезировать белковую молекулу, за производство которой отвечает ген *Per*. Белок назвали PER (по существующей в молекулярной биологии номенклатуре гены обозначаются строчными, а их белковые продукты – прописными буквами). Оказалось, что белок PER проявляет цикличность: его максимальная концентрация регистрируется в клеточном ядре поздней ночью. Соответствующая ему мРНК – молекула, передающая информацию от гена *Per* рибосоме, на которой происходит синтез белка PER, – тоже пульсирует в суточном ритме, но пик её концентрации приходится на 6 часов раньше, чем у белковой молекулы PER. Через несколько лет после открытия Конопки у плодовой мушки был обнаружен ещё один «часовой» ген, названный *Timeless* (безвременный), сокращённо *Tim*. Причём, для сохранения нормальной суточной активности дрозофилам необходимы и *Tim*, и *Per* одновременно. В настоящее время у дрозофилы известно более 40 генов, участвующих в работе внутриклеточных циркадианных часов. После обнаружения «часовых» генов у дрозофилы «часовой» ген *Frq* (*Frequency* – частота) был обнаружен у нейроспоры – разновидности мицелиальных грибов, иногда называемых «красная хлебная плесень». Затем были открыты генетические «часы» у млекопитающих.

В начале 1990-х гг., через двадцать лет после открытия «часового» гена у дрозофилы, группа исследователей из Национального центра биологического времени (Северо-Западный университет, штат Иллинойс, США) под руководством Джозефа Такахаши впервые идентифицировала у мышей «часовой» ген *Clock*. Это слово означает не «часы», как можно было бы подумать, а представляет собой аббревиатуру от *circadian locomotor output cycles kaput*, что переводится приблизительно как «циркадный прерыватель циклов двигательной активности». Самцам мышей вводили N-этил-N-нитрозилмочевину – вещество, взаимодействующее с молекулой ДНК и вызывающее случайные мутации. Под действием этого мутагена у некоторых животных в сперматозоидах возникли мутации, которые проявились у потомства. Мутантов распознавали по длительности и устойчивости циркадианного ритма

двигательной активности в беличьих колесах при разных условиях освещенности: 1) свет и темнота чередовались; 2) животное находилось в полной темноте. У здоровых мышей среднее значение циркадного ритма составляло $23,7 \pm 0,17$ ч, а у мутантов – 24,8 ч, причем в полной темноте они вели себя аритмично. Затем удалось определить локализацию «часового» гена *Clock*, отвечающего за длительность и устойчивость циркадного ритма мыши. С конца 1990-х гг. было открыто целое семейство «часовых» генов у млекопитающих (табл. 12).

Т а б л и ц а 12

Основные «часовые» гены, обнаруженные у дрозофилы и мыши

«Часовые» гены	
Дрозофила	Мышь
<i>Per</i> – <i>Period</i> (период)	<i>Per1, Per2, Per3</i>
<i>Clk</i> – <i>Clock</i> – <i>circadian locomotor output cycles kaput</i> (циркадный прерыватель циклов двигательной активности)	<i>Clk</i> – <i>Clock</i>
<i>Tim</i> – <i>Timeless</i> (безвременный)	<i>Rev-Erba</i>
<i>Cyc</i> – <i>Cycle</i> (цикл)	<i>Bmal1</i>
<i>Cry</i> – <i>Cryptochrom</i> (криптохром, кодирует белок фоторецептора)	<i>Cry1, Cry2</i> – <i>Cryptochrom</i>
<i>Dbt</i> – <i>doubletime</i> (кодирует белок, гомологичный казеинкиназе)	<i>CKIε/δ</i> кодирует казеинкиназу

Белки «часовых» генов у всех живых организмов от прокариот до человека существенно различаются по молекулярному составу, почти не содержат сходных аминокислотных последовательностей. Однако принцип работы часового механизма у разных организмов одинаковый. Циркадианные гены организованы в транскрипционно-трансляционную петлю, в которой регуляция осуществляется по принципу обратной связи, образуя цикл с периодом около 24 ч.

Каким же образом работает молекулярный хронометр? Рассмотрим принципиальные схемы работы молекулярно-генетического часового механизма у дрозофилы и мыши.

Генетическая модель циркадианных часов у *Drosophila melanogaster*. Все соматические клетки дрозофилы имеют автономные

генетические часы, отсчитывающие время суток. Транскрипционно-трансляционную петлю часового механизма принято делить на два блока: транскрипционный (положительный) и трансляционный (отрицательный).

Положительный блок. Гены *Clk* и *Cyc* являются транскрипционными факторами. Их белки CLK и CYC образуют в ядре транскрипционный комплекс из гетеродимеров CYC/CLK, которые активируют транскрипцию генов *Per* и *Tim*. Уровни матричной РНК генов *Per* и *Tim* поднимаются и транслируются затем в цитоплазме в протеины (рис. 58, 1).

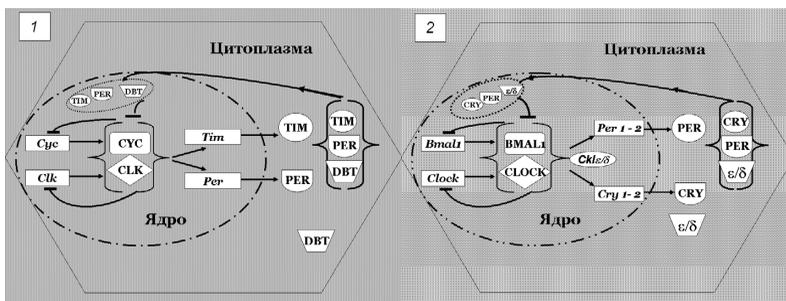


Рис. 58. Модель циркадианных внутриклеточных часов у дрозофилы (1) и мыши (2). Стрелки показывают активацию или направление процесса, дуга, ограниченная поперечной черточкой, – ингибирование

Отрицательный блок. В цитоплазме белки PER и TIM накапливаются и формируют вместе с белком DBT гетеродимеры (DBT/TIM/PER). Гетеродимеризация служит двум функциям: стабилизирует PER, который в отсутствие TIM является нестабильным, и способствует входу комплекса в ядро. Белок DBT регулирует накопление PER, влияя на его фосфорилирование. После достижения гетеродимерами в цитоплазме пороговой концентрации, они направляются в ядро. В ядре DBT/TIM/PER ингибирует транскрипционную активность белкового комплекса CYC/CLK, отрицательно воздействуя на транскрипцию собственных генов этих белков.

В темноте оба белка PER/TIM фосфорилируются и постепенно деградируют, в результате блокировка транскрипционного ком-

плекса CYC/CLK снимается. Восстанавливаются функции генов *Cyc* и *Clk*, и вновь запускается синтез мРНК генов *Per* и *Tim*.

Генетическая модель циркадианных часов у млекопитающих. Знание часового механизма у дрозофилы сильно помогло формированию модели часового механизма у млекопитающих. Гомологи большинства генов, работающих в часовом механизме дрозофилы, были найдены и у млекопитающих.

Положительный блок. Два гена *Clock* и *Bmal1* кодируют транскрипционные факторы CLOCK и BMAL1. Эта пара циркадианных белков-активаторов формирует транскрипционный гетеродимерный комплекс CLOCK/BMAL1, который распознает последовательность CACGTG (так называемую «E-box») и, связываясь с ней, запускает транскрипцию «часовых» генов *Per1/Per2* и *Cry1/Cry2*, кодирующих соответствующие белки PER и CRY (рис. 58, 2).

Отрицательный блок. Когда содержание белков PER и CRY в цитоплазме достигает определенного уровня, они образуют комплекс между собой и с казеинкиназами CK1 ϵ/δ и входят в ядро. В ядре белковый комплекс выступает в роли репрессора активности транскрипционного комплекса CLOCK/BMAL1, в результате блокируется транскрипция собственных генов *Per1/Per2* и *Cry1/Cry2*. Одновременно казеинкиназы дельта и эpsilon фосфорилируют белки PER и CRY, что приводит к их деградации. Когда снижающийся уровень белков PER и CRY в клетке достигает базового, транскрипционный димер CLOCK/BMAL1 высвобождается, чтобы начать новый суточный цикл в клетке – активировать экспрессию «часовых» генов *Per* и *Cry*. Эти события повторяются в клетке ритмически с периодом около 24 ч.

Для четкой работы внутриклеточных часов необходимо, чтобы максимально точно контролировалось время задержки перемещения белков из цитоплазмы в ядро. Как осуществляется контроль этого процесса, до конца не изучено. Однако показано, что регуляция перемещения белковых комплексов осуществляется на посттрансляционном уровне, как указывалось выше, за счет фосфорилирования белков. Этот процесс, влияя на стабильность ключевых циркадных белков, поддерживает точность работы часов. Напри-

мер, фосфорилирование PER изменяет его стабильность и тормозит скорость перемещения как этого белка, так и CRY в ядро клетки (для попадания в ядро CRY должен связаться с PER). Основными ферментами, ответственными за фосфорилирование этих белков, являются казеинкиназы дельта и эпсилон. Показано, что их мутации могут вызывать значительные изменения суточных ритмов.

Таким образом, циркадианные часы представляют собой молекулярно-генетическую систему регуляции синтеза белка с отрицательной обратной связью, осуществляемой этим же белком (являющимся репрессором собственного гена). Солнечный свет активизирует светочувствительные рецепторы, возбуждение передается группе нейронов мозга с работающими «часовыми» генами. При транскрипции «часового» гена образуется мРНК «часового» белка, который синтезируется в цитоплазме, а затем диффундирует в ядро и блокирует транскрипцию «часового» гена. После распада мРНК и «часового» белка работа «часовых» генов возобновляется, процесс повторяется.

Суточный ритм – это лишь одна из составляющих широкого спектра ритмов организма. Следовательно, должны существовать либо дополнительные «часовые» устройства, либо преобразователи циркадианного ритма в низко- и высокочастотные ритмы. В этом направлении ведутся интенсивные поиски. В 2009 г. генетики из медицинской школы университета Пенсильвании (University of Pennsylvania School of Medicine) и института Солка (Salk Institute for Biological Studies) обнаружили в клетках печени мышей два кластера генов, которые осциллировали с периодами равными второй (~ 12 ч) и третьей гармоникам (~ 8 ч) циркадианного ритма (рис. 59).

Эксперименты показали, что 12-часовые осцилляции транскрипции генов происходят не только в клетках печени, но и в некоторых других тканях, включая сердце, почки, надпочечники, легкие, гипоталамус. Так как пик активности 12-часовых генов в тканях мышей приходился на сумеречные и рассветные часы, было высказано предположение, что функция этих генов может за-

ключаться в физиологической подготовке организма к суточной смене освещения. Среди 12-часовых оказались гены, вовлеченные в регуляцию клеточного деления и синтеза белка, а среди 8-часовых – гены, участвующие в клеточных сигнальных процессах и обмене липидов.

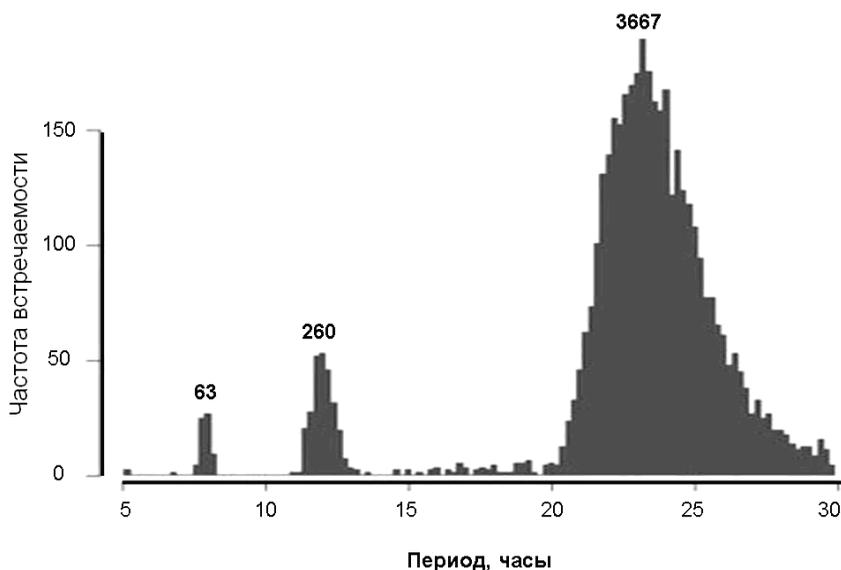


Рис. 59. Гистограмма ритмичности генов из клеток печени.

Длина периода транскрипции около трёх с половиной тысяч генов печени (это порядка 4% всех носителей наследственной информации) примерно сутки, еще 260 генов – 12 часов, 63 генов – 8 ч

Эксперименты с инверсией суточного режима питания (доступ к пище только днем) показали, что из восьми 12-часовых генов семь изменили свой режим работы. Эти результаты дали основания предполагать, что физиологическим синхронизатором этого генного ритма может быть, например, пищевой метаболизм (рис. 60).

Связь 8-часовых генов с физиологическими процессами обнаружить пока не удалось.

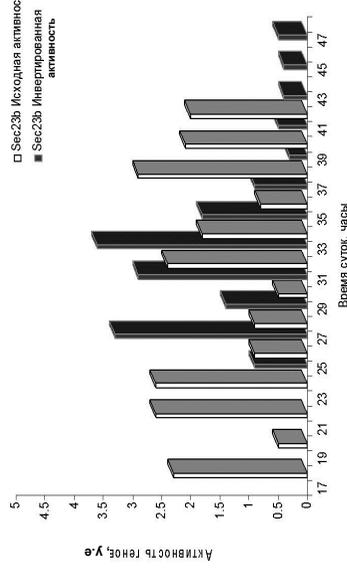
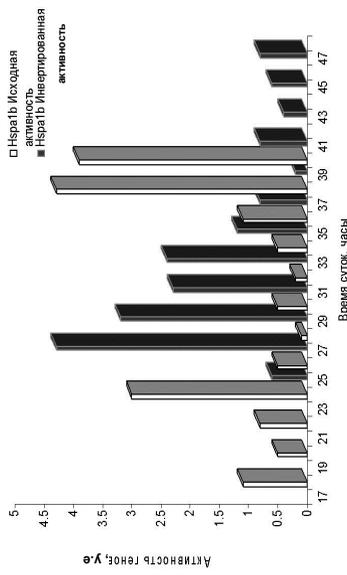
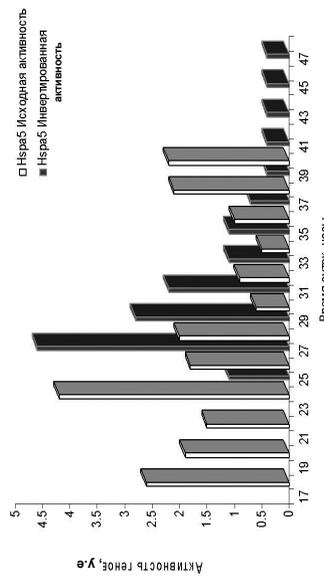
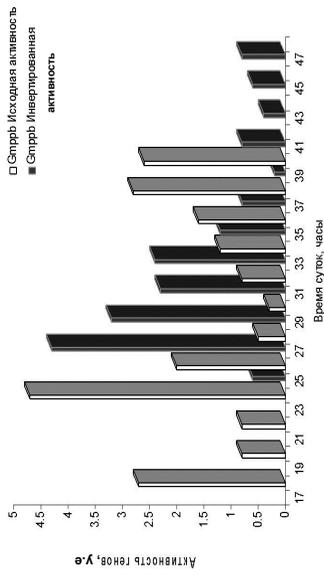


Рис. 60. Изменение ритма питания сдвинуло фазу активности 12-часовых генов гепатоцитов печени мышей. Показан транскрипционный профиль только четырех из восьми исследованных генов

Кроме того, есть серьезные успехи в выяснении самого трудного вопроса – температурной независимости часов. Аминокислотные цепи PER- и TIM-белков образуют петли – складываются при взаимодействии аминокислот друг с другом. В то же время отдельные молекулы белков PER и TIM образуют димеры, соединяясь друг с другом. Процессы внутримолекулярного и межмолекулярного взаимодействия в точности противоположным образом зависят от температуры. В результате повышение температуры приводит к уменьшению активности одного процесса и увеличению активности другого таким образом, что итоговая «активная поверхность» белка остается постоянной и часы идут независимо от температуры.

Контрольные вопросы и задания

1. Зачем нужны часы живым организмам?
2. Назовите основные аргументы сторонников теории внешних и внутренних часов.
3. Чем циркадианный ритм отличается от суточного?
4. Какие требования предъявляются к механизму биологических часов?
5. Расскажите об этапах поиска внутриклеточных биологических часов (ход научной мысли).
6. Кто и на каком объекте получил первые доказательства генетической природы биологических часов?
7. Перечислите основные «часовые» гены, найденные у дрозофилы и мыши?
8. В чем заключается сходство работы часового механизма у разных организмов?
9. Чем различаются генетические модели часов у *Drosophila melanogaster* и млекопитающих?
10. Опишите распределение отдельных этапов работы внутриклеточных часов в течение суток.
11. Какие периоды транскрипции генов, кроме циркадианных, обнаружены?
12. Что показали эксперименты с инверсией суточного режима питания мышей?

9. РЕГУЛЯТОРЫ ЦИРКАДИАНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМОВ

В каждой клетке живых организмов существуют молекулярно-генетические циркадианные часы, которые работают согласованно между собой и с периодическими изменениями физических факторов окружающей среды, связанными с вращением Земли. Тем самым обеспечивается иерархическая и упорядоченная в течение суток последовательность поведенческих, физиологических и биохимических процессов в организме. Каким образом осуществляется согласование работы множества внутриклеточных часов? Тонкие нейрохимические механизмы этого процесса в настоящее время еще не известны, однако о некоторых физиологических и биохимических механизмах регуляции циркадных ритмов научное сообщество уже имеет представление.

В 70-х гг. прошлого столетия группой биоритмологов (М. Мур-Ид с соавт., 1984) были предложены три модели организации циркадианных систем: одна – моноосцилляторная и две – мультиосцилляторные (рис. 61).

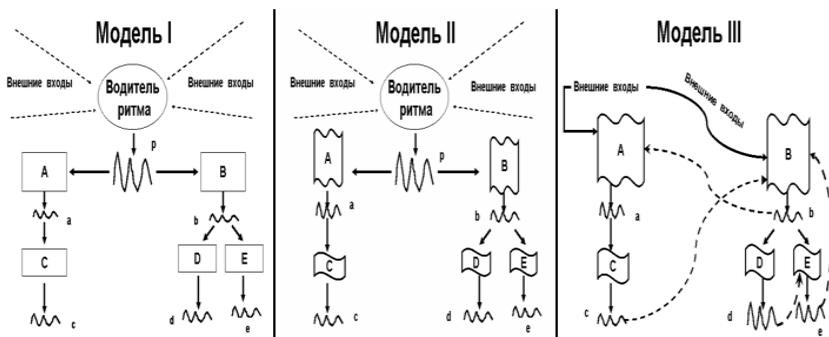


Рис. 61. Три модели циркадианной системы млекопитающих. Модель I – система с одним осциллятором, модели II и III относятся к системам с множественными осцилляторами, образующими (модель II) или не образующими (модель III) иерархическую структуру

Модель I (моноосцилляторная). Эта модель подразумевалась во многих исследованиях примерно до середины XX в. Она представляет собой совокупность связанных клеточных систем (А, В, С и т.д.), пассивно колеблющихся под воздействием одного автономного ведущего осциллятора – водителя ритма (ВР). Если эти клеточные системы обособлены друг от друга, связь между ними осуществляется с помощью посредников (а, b, с и т.д.), изменяющих свою активность с тем же периодом, что и ВР, но не обязательно с совпадением по фазе. Такие посредники, предположительно нейромедиаторы или гормоны, передают колебания ВР различным пассивно реагирующим клеточным системам. Циркадианная система в целом может захватываться внешними сигналами через экстероцептивные сенсорные пути к ведущему осциллятору.

Модель II (мультиосцилляторная). Согласно этой модели в различных органах и тканях организма существует система автономных осцилляторов (или пейсмекеров), способных поддерживать колебания и без периодических внешних сигналов. Один из осцилляторов является ведущим. Через него осуществляется связь со средой. При 24-часовом периоде светотемнового режима работа всех осцилляторов более или менее синхронизируется, и вся система ведет себя как единый осциллятор. Как и в модели I, здесь предполагается наличие нервных и эндокринных посредников, поддерживающих связи и синхронизацию между осцилляторами. Однако в этой модели посредники активно захватывают ритмы автономных клеточных осцилляторов, контролируя их фазу.

Модель III (мультиосцилляторная). В этой модели отсутствует постоянно закрепленная за каким-либо осциллятором функция ведущего. Существует система из объединенных в группы осцилляторов. В каждой группе имеется свой ВР. ВР отдельных групп связаны между собой через нервные и эндокринные посредники, которые обеспечивают обратную связь между осцилляторами. Как и в модели II, они синхронизируют осцилляторы путем активного захватывания. Каждая из групп проявляет наибольшую чувствительность к различным воздействиям среды. Одним из следствий такой организации может быть неодинаковая чувствительность

физиологических ритмов к воздействию различных факторов среды. Эти модели были предложены более 30 лет назад.

Согласно современным представлениям согласование множества ритмических процессов, протекающих в организме, в единый ритм происходит потому, что эукариоты обладают мощной иерархической функциональной системой, синхронизирующей ритмы между собой и с факторами среды. В ее состав входят и нервные элементы, действующие наподобие генератора колебаний в электронных системах, и огромный гуморальный отдел. Нервная система обеспечивает быстрое управление ритмами, а гуморальная – медленный и длительный. Эту систему в зависимости от типа ритма – циркадианного (околосуточного) или цирканнуального (около годового) – называют в первом случае циркадианной, а во втором – цирканнуальной.

Однако в организме эти системы взаимосвязаны. Для восприятия и захвата внешних ритмов, а также синхронизации и управления осцилляторами в периферических тканях они используют практически одни и те же структуры нервной и эндокринной систем независимо от типа ритма. В современной хронобиологии предлагается эти две системы рассматривать как общую функциональную систему регуляции биоритмами, а для ее названия использовать один термин – фотопериодическая система. Однако требования к циркадианной и цирканнуальной частям системы разные.

Основным датчиком времени (внешним синхронизирующим фактором) для гомойотермных животных, в том числе и для человека, является фотопериод (длительность суточной или сезонной освещенности). Он – самый стабильный и надежный из всех остальных параметров среды, самый стойкий к действию помех, фотопериод полностью совпадает с главными внешними периодическими факторами – вращением Земли вокруг собственной оси и обращением ее вокруг Солнца.

Циркадианная часть фотопериодической системы должна ежедневно реагировать на фотопериод для ежесуточной синхронизации собственных циркадиантных ритмов с длительностью фотопериода.

Цирканнуальная часть должна реагировать на динамику изменения фотопериода, т.е. сравнивать наличную длительность фотопериода с предыдущей, в результате чего распознавать, убывает или прибывает день.

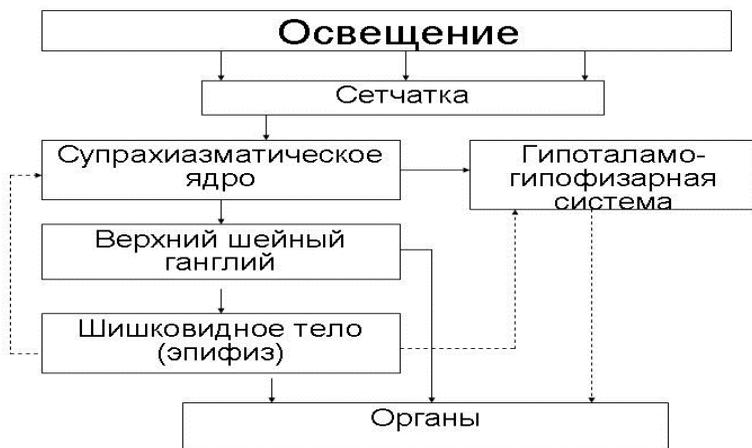


Рис. 62. Основные компоненты циркадианной части фотопериодической системы. Пунктирными линиями показаны гуморальные влияния

Рассмотрим основные компоненты циркадианной части фотопериодической системы (см. рис. 62), так как она является наиболее изученной. Циркадианная часть фотопериодической системы головного мозга млекопитающих включает следующие основные элементы: сетчатку глаза как орган, воспринимающий внешний времязадатель; супрахиазматические ядра (СХЯ) – центральные часы организма (их молекулярный механизм у млекопитающих образует «часовые» гены); симпатическую нервную систему как нервную эффекторную цепь, передающую синхронизированные ритмы от СХЯ к подчиненным молекулярным часам в других областях мозга и в периферических органах и тканях; нейросекреторные ядра гипоталамуса как гуморальные эффекторные элементы; эпифиз (шишковидное тело) как орган, вырабатывающий

главный эндогенный синхронизатор для структур головного мозга и периферических тканей – мелатонин; внутренние нейрональные и гуморальные связи, соединяющие отмеченные элементы между собой, а также элементы, которые обеспечивают обратные связи в механизмах регуляции.

Большинство периферических тканей и органов имеют собственные биологические часы, которые, однако, контролируются и синхронизируются СХЯ и эпифизом.

9.1. Устройство основных узлов фотопериодической системы

Морфофункциональная организация супрахиазматических ядер гипоталамуса. В 1972 г. американским исследователям Роберту Муру и Виктору Эйхлеру удалось показать, что циркадным ритмом млекопитающих управляют супрахиазматические ядра. СХЯ расположены на передней границе гипоталамуса, являющегося отделом промежуточного мозга, непосредственно над хиазмой зрительных нервов. Это одни из мелких парных (правое и левое) ядер гипоталамуса. Форма и величина ядер у разных видов варьируют. У человека СХЯ имеют сигарообразную форму и состоят примерно из 10 000–16 000 нейронов каждое (рис. 63, на вклейке).

Нервные клетки, из которых состоят СХЯ, анатомически и функционально неоднородны и организованы в три отдела: 1) дорсомедиальный; 2) вентролатеральный; 3) базальный. Вентральная часть получает сигналы от световых импульсов, а дорсальная – от всех других.

СХЯ работают как генератор ритмов – пейсмейкер (колебатель, ведущий осциллятор). В мембране нейронов СХЯ, в результате прохождения потоков ионов через мембрану, периодически возникают деполяризация и гиперполяризация, сопровождающиеся потенциалами действия. По нервным путям колебания передаются в другие структуры мозга, а далее – в периферические органы (поч-

ки, печень, сердце и т.д.). Таким путем СХЯ осуществляют свою пейсмекерную деятельность и настраивают работу организма в целом в соответствии с собственным ритмом (рис. 64, на вклейке).

Пейсмекерная активность СХЯ имеет околосуточную динамику, так как в нейронах СХЯ, как и во всех других клетках организма, работают молекулярные циркадианные часы. Они контролируют ионные потоки. Так, ритмическая активность ионных каналов Ca^{2+} и K^+ может регулироваться транскрипционной и трансляционной активностью «часовых» генов, а также ритмами посттрансляционных процессов, таких как фосфорилирование регуляторных протеинов. На рис. 65 показано, что единичные нейроны СХЯ в условиях освещенности свет : темнота – 12 : 12 вырабатывали ритмы на протяжении 9 дней исследования, подтверждая, что часовой механизм содержится в каждой клетке СХЯ.

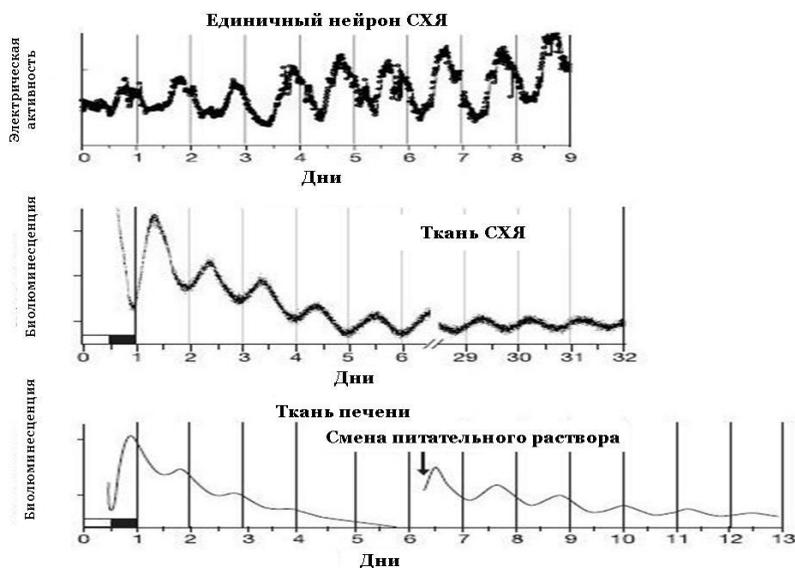


Рис. 65. Циркадианные ритмы у единичных нейронов СХЯ и в культурах клеток СХЯ и печени. Белые и черные бруски вдоль оси абсцисс показывают периоды свет : темнота

Ткани печени, взятые у трансгенных животных, которым был подсажен «часовой» ген *mPer1* люциферазы, генерировали околосуточные ритмы биолюминесценции в течение нескольких дней, тогда как в ткани СХЯ генерация ритма продолжалась несколько недель. Однако угасание осцилляций в тканях печени происходит не вследствие смерти клеток, а по причине рассинхронизации их работы по мере истощения питательного раствора. Смена питательного раствора восстанавливает генерацию ритма тканями печени.

В переживающих срезах разных участков СХЯ наблюдалась циркадная ритмичность активности с периодом от 16 до 36 ч, и только в среднем демонстрировался циркадианный ритм продолжительностью около 23 ч. В начале формирования организма каждый нейрон – пейсмейкер СХЯ генерирует циркадную активность своего периода. В процессе развития осцилляторы приобретают взаимосвязи, которые превращают индивидуальную нейрональную функцию в функцию сети нейронов. Что представляют собой эти взаимосвязи? Нейроны отдельных клеток СХЯ очень тесно примыкают друг к другу, формируя большое количество межклеточных контактов (синапсов). Благодаря этому изменения электрической активности одного нейрона мгновенно передаются всем клеткам ядра, т.е. происходит синхронизация нервных клеток. Кроме того, нейроны СХЯ связаны особым видом контактов, которые называются щелевыми. Они представляют собой участки мембран, соприкасающихся клеток, в которые встроены белковые трубочки (коннексины). По этим трубочкам из одной клетки в другую движутся потоки ионов, что также синхронизирует работу нейронов ядра. Тесные связи нейронов СХЯ между собой обеспечивают ядру стабильную цикличность, как было показано выше, даже в клеточных культурах (переживающих срезах). В клеточных культурах печени связи между клетками менее тесные, поэтому там быстро возникает рассинхронизация при истощении питательного раствора.

Правое и левое СХЯ связаны с контралатеральным ядром с помощью топографически четко организованных волоконных систем. Получены экспериментальные данные, свидетельствующие

об их функциональной асимметрии у грызунов. Например, правое и левое СХЯ могут генерировать противофазные колебания: левое запускается светом (утренний осциллятор), а правое – наступлением темноты (вечерний). Это было обнаружено на примере ритма двигательной активности золотистого хомячка.

Все эфферентные пути от СХЯ к другим структурам мозга делят на шесть главных групп, направляющихся в каудальном, роstralном, росто-дорсальном, росто-каудальном, латеральном и вентральном направлениях (рис. 66).

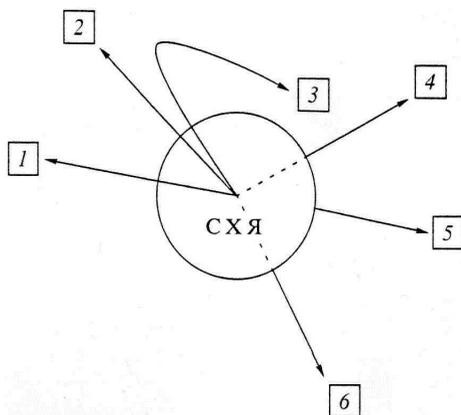


Рис. 66. Схема направлений эфферентных связей СХЯ:
 1 – роstralное; 2 – роstralно-дорсальное; 3 – роstralно-каудальное;
 4 – латеральное; 5 – каудальное; 6 – вентральное

Эфференты из СХЯ содержат различные нейромедиаторы – вазопрессин (антидиуретический гормон), вазоинтестинальный пептид (ВИП), способствующий возрастанию сродства ацетилхолиновых рецепторов к ацетилхолину; ГАМК (тормозное вещество нейронов мозга), соматостатин (один из гормонов гипоталамуса) и др. При этом значительная часть супрахиазматических эфферентов оканчивается непосредственно внутри гипоталамуса (каудальное направление). Гипоталамус состоит из многочисленных клеточных

скоплений – ядер и пучков *нервных* волокон (рис. 67, на вклейке), имеет многочисленные афферентные и эфферентные связи и занимает ведущее место среди других структур мозга в регуляции гомеостаза. Одним из таких регуляторных центров гипоталамуса служит паравентрикулярное ядро гипоталамуса, откуда сигнал о «запуске» синтеза гормона роста (СТГ) или адренокортикотропного гормона (АКТГ) передается в гипофиз.

Гормон роста стимулирует анаболические процессы, например размножение клеток и накопление питательных веществ (гликогена) в печени. АКТГ вызывает выброс в кровь адреналина и других «гормонов стресса» (глюкокортикоидов) из коры надпочечников. Стимуляция выработки глюкокортикоидов опосредует влияние центрального пейсмекера на многие метаболические процессы. Эти гормоны регулируют метаболизм глюкозы, жиров и белков, обладают противовоспалительным действием.

С помощью разнообразных нервных и гуморальных связей СХЯ могут осуществлять управление временной организацией многих подсистем организма, синхронизируя их циркадианные ритмы. Влияниями через субпаравентрикулярную зону и медиальный преоптический отдел контролируется терморегуляция и циркадные изменения температуры тела, через латеральный гипоталамус и вентролатеральное преоптическое ядро – циклы сна – бодрствования, через супраоптическое и паравентрикулярные ядра – водный метаболизм. Участие СХЯ в контроле ритмичности этих функций подтверждается в опытах с хирургической изоляцией или полукружными разрезами вокруг этих ядер у животных. После таких процедур ритмичность перечисленных выше функций исчезает или значительно ослабевает, т.е. происходит десинхронизация. У больных с опухолями мозга, которые, как показали посмертные вскрытия, были локализованы в области СХЯ, отмечались серьезные нарушения ритма сна и бодрствования.

Важную роль в передаче сигналов от СХЯ играют выделяемые нейронами гуморальные факторы. Доказательством важности гуморальных влияний являются результаты работы, в которой обнаружено, что пересадка СХЯ, инкапсулированных в исключаящий

нервную передачу пористый материал, может приводить к восстановлению циркадных локомоторных ритмов у реципиентов с поврежденным СХЯ.

Каким образом информация о фотопериоде поступает в фотопериодическую систему, что позволяет ей в дальнейшем осуществлять синхронизацию ритмов отдельных органов и тканей?

Пути поступления фотопериодической информации в супрахиазматические ядра. В настоящее время относительно хорошо изучены два пути поступления в СХЯ информации о смене дня и ночи.

Путь первый. Информация об освещенности поступает через сетчатку. Световоспринимающими рецепторами в организме млекопитающих являются зрительные фоторецепторы сетчатки – палочки и колбочки. Их зрительные пигменты имеют опсиновую основу. В недавних исследованиях получены данные об участии в циркадианной фоторецепции мелатонина. Он содержится в особой популяции ганглиозных клеток сетчатки, имеющих большую площадь дендритов. Ганглионарные клетки синтезируют светочувствительный фермент меланопсин, чувствительный к свету в синей области спектра (450–485 нм). Даже в условиях, когда палочки и колбочки не функционируют (например, при врожденной слепоте), эти клетки способны воспринимать световую, но не зрительную информацию и передавать ее в супрахиазматическое ядро. Фотопериодическая информация прямой проекцией направляется по ретиногипоталамическому тракту, входящему в состав зрительного нерва, в супрахиазматические ядра. Основными медиаторами нейронов этого пути являются возбуждающие аминокислоты (глутамат и аспарат). Нервные импульсы, поступающие по этому пути, при действии света на сетчатку возбуждают нейроны СХЯ как у «дневных», так и у «ночных» животных.

Путь второй. Существует также косвенный (окольный) путь, по которому световая информация достигает супрахиазматических ядер, – геникулогипоталамический тракт, проходящий через колленчатое тело. К нему присоединяются проекции, в частности от ядер шва, осуществляющие независимые от освещенности влияния

на СХЯ. Не связанные со светом влияния на деятельность СХЯ реализуются посредством прямых невральных проекций от холинэргических нейронов переднего мозга, серотонинэргических – от ядер шва и межколенчатой области. Геникулогипоталамический тракт, так же как и ретиногипоталамический, возбуждает нейроны супрахиазматических ядер. Три основных медиатора определяют деятельность этого тракта: нейропептид Y, метэнкефалин и главное тормозное вещество мозга – гамма-аминомасляная кислота.

До сих пор не обоснована необходимость наличия двух параллельных путей проведения фотопериодической информации к супрахиазматическим ядрам – ретино- и геникулогипоталамического трактов. Предполагают, что с помощью геникулогипоталамического тракта супрахиазматические ядра получают модулирующие сигналы от других сенсорных и моторных систем организма. Так, у мыши, лишенной зрения, сначала происходит дезориентация в суточной ритмике, а затем, через 2–3 месяца, иногда через полгода, суточная ритмика восстанавливается за счет того, что датчиком времени для нее начинают служить отличные от света факторы, например, лабораторные шумы. Кроме того, можно предположить, что наличие этих двух путей позволяет соблюдать универсальный биологический принцип дублирования, с помощью которого СХЯ «подстраховываются» при получении внешней информации.

Второй важный компонент фотопериодической системы – эпифизарный комплекс, который является структурой промежуточного мозга. У низших позвоночных промежуточный мозг заметен с дорсальной поверхности, но, начиная с рептилий, он практически полностью закрывается полушариями переднего мозга. На дорсальной поверхности остаются только части эпифизарного комплекса, который принимает участие в нейроэндокринной регуляции. В наиболее сложном случае эпифизарный комплекс включает в себя эпифиз, или пинеальный орган, парапинеальный орган, или теменной глаз, и парафиз, или дорсальный сосудистый мешочек. У низших позвоночных все эти структуры встречаются одновременно. Возникли они как некий механизм, способный реагировать на циклические изменения в световом режиме.

Парафиз присутствует в эмбриональном периоде развития у некоторых ананний и у всех амниот и исчезает в поздний эмбриональный период у большей части взрослых птиц и млекопитающих.

Парапинеальный орган может полностью исчезать у крокодилов, некоторых птиц и у большинства млекопитающих. У гаттерии (клювоголовые), большинства ящериц и птиц парапинеальный орган сохраняется наряду с эпифизом. Если он сохраняется, то может трансформироваться в светочувствительный элемент, снабжая организм этих животных информацией о суточной и сезонной освещенности, или принимать на себя часть нейроэндокринных функций, характерных для эпифиза.

Эпифиз, как правило, значительно крупнее парапинеального органа и сохраняется в виде самостоятельной анатомической структуры практически у всех амниот (рис. 68, на вклейке). Исключения составляют аллигаторы и некоторые виды червяг. У аллигаторов весь пинеальный комплекс заметно редуцирован, а у червяг парапинеальный орган превалирует над эпифизом.

Если парапинеальный орган сформировался преимущественно как светочувствительная система, то эпифиз, потеряв большую часть непосредственных афферентных (центростремительные) и эфферентных (центробежные) связей с мозгом, превратился в железу внутренней секреции (эндокринный орган).

Считают, что шишковидная железа была известна в Древней Индии еще за 2 000 лет до н.э. Древнеиндийские философы и врачи считали ее органом ясновидения и размышлений о перевоплощении души. В Древней Греции эпифизу отводили роль клапана, регулирующего количество души и участвующего в контроле за психическим равновесием. Сохранились описания эпифиза, принадлежащие александрийскому врачу Герофилу, вскрывавшему человеческие трупы за 300 лет до н.э. Свое название эпифиз получил от великого врача Древнего Рима – Клавдия Галена (II в. н.э., известен тем, что первый дал анатомо-физиологическое описание тела человека и проводил опыты на животных), которому форма железы напомнила сосновую шишку (*epiphysis* – шишка, нарост).

На протяжении XVIII–XIX вв. эпифиз рассматривали лишь как рудиментарный придаток мозга. Только в самом конце XIX в. немецкий педиатр О. Хюбнер описал мальчика, отличавшегося преждевременным половым созреванием, у которого при посмертном вскрытии обнаружили опухоль эпифиза. Как теперь очевидно, она препятствовала выработке гормона эпифиза – мелатонина. В начале XX в. невролог О. Марбург предположил, что эпифиз выделяет какое-то вещество, угнетающее функции гипоталамуса. В середине XX в. это вещество было открыто американским дерматологом Аароном Лернером и названо «мелатонин».

Снаружи шишковидное тело покрыто мягкой соединительнотканной оболочкой мозга, которая содержит множество соединяющихся между собой кровеносных сосудов. Эпифиз обладает очень плотной капиллярной сетью, свидетельствующей о хорошем кровоснабжении.

Клеточными элементами паренхимы являются специализированные железистые клетки – пинеалоциты и глиальные клетки – глиоциты. Пинеалоциты – главные секреторные элементы железы. Прилегающие друг к другу пинеалоциты, вместе с глиальными клетками, образуют дольчатую паренхиму, окруженную снаружи капсулой, что делает эпифиз похожим на сосновую шишку или очищенный плод граната.

По мере старения животных возникает прогрессивное разрастание соединительнотканых перегородок железы, а в клетках появляются кальцифицированные включения неизвестного назначения (кальцификация, возможно, является физиологической причиной старения, десинхронозов в старости, в частности бессонницы).

Отростки пинеалоцитов соседствуют с многочисленными симпатическими нервными окончаниями, посредством которых информация об освещенности от СХЯ поступает в эпифиз. У эпифиза существуют связи с другими органами и тканями, в первую очередь, через систему кровообращения, а с СХЯ – через нервную систему. Функцией эпифиза является приспособление организма к меняющимся условиям освещенности. Приспособление осуществляется путем изменения синтеза мелатонина.

му все клетки организма могут реагировать на состояние внешнего времязадателя по уровню мелатонина в циркулирующей крови. Таким образом, шишковидное тело преобразует информацию о длительности фотопериода, закодированную в нервных импульсах, поступающих от СХЯ, в гуморальный ответ в виде уровня циркулирующего мелатонина. Мелатонин рассматривают как химический эквивалент темноты.

Суточный ход уровня мелатонина в крови у всех людей имеет сходные черты (рис. 70). Концентрация мелатонина, ничтожная днем (1–3 пг/мл), начинает возрастать часа за два до привычного для данного субъекта времени отхода ко сну (если нет яркого света). После выключения света в спальне концентрация мелатонина быстро увеличивается (до 100–300 пг/мл).

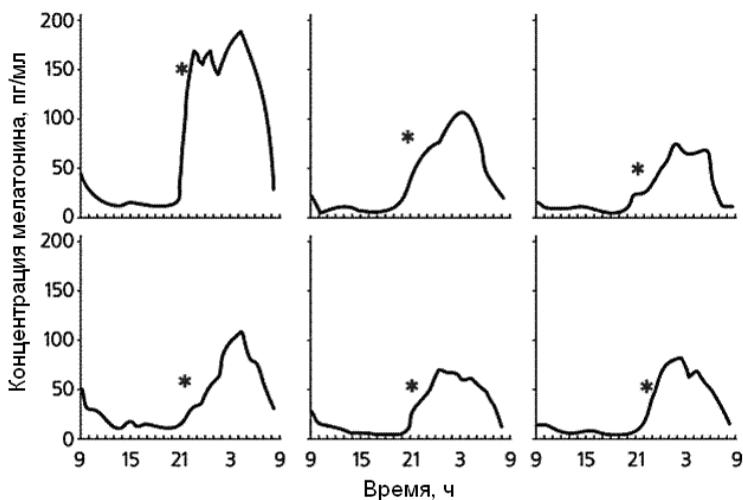


Рис. 70. Мелатониновые кривые у шести молодых здоровых испытуемых. Звездочками отмечено время отхода ко сну

В предутренние часы обычно начинается спад, который завершается после пробуждения. Для каждого человека мелатониновая кривая стабильна от ночи к ночи, а у разных людей одного пола и воз-

раста кривые в деталях настолько отличаются, что можно говорить об индивидуальной кривой, характеризующей данную личность.

Образование мелатонина подчинено сезонной периодичности, причем не только у млекопитающих с сезонным циклом размножения, но и у человека. В весенние месяцы (удлинение светового дня) синтез гормона падает, а осенью (укорочение светового дня) наблюдается обратная картина. Посмертные исследования (аутопсия) показали, что у людей, живших в средних широтах Северного полушария и умерших в ноябре – январе, эпифизы достоверно больше по размеру и массе, чем у лиц, умерших в мае – июле. С изменением длины светового дня меняется характер формирования ночного пика этого гормона, что, как считается, и обеспечивает формирование сезонных ритмов. С ритмом эпифизарного мелатонина связаны, вероятно, сезонные изменения общей активности и эмоционального состояния человека (включая сезонные депрессии).

Количество мелатонина изменяется в процессе онтогенеза. У здоровых новорожденных детей концентрация мелатонина в крови постепенно нарастает вплоть до года и сохраняется на достаточно высоком уровне до пубертатного периода. У маленьких детей этот гормон выполняет две функции: продлевает сон и подавляет секрецию половых гормонов. В период полового созревания количество циркулирующего в крови гормона снижается. Отмечено, что у детей с замедленным половым созреванием уровень мелатонина более высокий.

Известно, что животные по характеру своей активности подразделяются на дневных, ночных и сумеречных (не считая тех, чья активность не связана со сменой освещенности, например, слепыша). У всех животных мелатонин выбрасывается эпифизом в темноте и блокируется на свету, а активность супрахиазматических ядер подавляется мелатонином. Ученых интересует вопрос, как может вещество, выделяющееся в одно и то же время, управлять столь непохожими типами поведения у разных видов млекопитающих (рис. 71). Введением мелатонина животным в дневную фазу ритма не удалось решить эту задачу. Окончательный ответ на этот вопрос дать пока невозможно, но вполне вероятно, что мелатонин

влияет на поведение косвенно, через какие-то еще не известные механизмы.

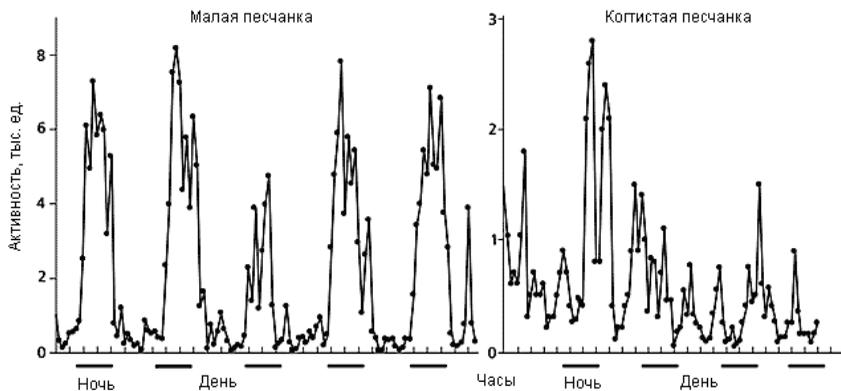


Рис. 71. Суточные ритмы активности – покоя у двух родственных видов мелких грызунов при искусственном световом режиме: 12 часов света – 12 часов темноты. Слева – малая песчанка (ночная активность); справа – когтистая песчанка (сумеречная активность). По горизонтали – время (расстояние между двумя соседними штрихами соответствует 5 ч), по вертикали – двигательная активность в условных единицах. Горизонтальные штрихи под графиками – периоды выделения мелатонина (ночь)

На синтез мелатонина влияют самые разные факторы, но среди них ведущая роль отводится свету. Эффективность влияния светового потока на продукцию мелатонина зависит от видовой принадлежности животного и физических характеристик света: длины волны, мощности светового потока и его спектрального состава. Например, при длине световой волны 1 мс и мощности светового потока $0,0005 \text{ мВ/см}^2$ эффективно подавляется синтез мелатонина у белых крыс, но для достижения подобного эффекта у земляных белок (*Xerus inauris*) мощность потока должна быть не меньше $1\ 850 \text{ мВ/см}^2$. Влияние спектрального состава света таково, что степень этого влияния возрастает с уменьшением длины волны: ни инфракрасный, ни красный свет на мелатонинообразующую функцию эпифиза практически не влияют. Однако красный свет не яв-

ляется абсолютно индифферентным по отношению к синтезу мелатонина, так как длительное облучение красным светом все же подавляет его синтез. Желтый свет оказывает слабое влияние, зеленый вызывает заметное уменьшение продукции мелатонина, а голубой – сильное. Преобладание зеленой и голубой составляющих в спектре дневного света объясняет максимальное снижение концентрации мелатонина в полдень. Летний всплеск гормональной активности половых желез у многих млекопитающих обусловлен тем, что голубой и зеленый свет подавляют мелатонинобразующую функцию эпифиза и вследствие этого активируются гонады. Так, для подавления секреции мелатонина у хомяков наиболее эффективен голубой свет. На крыс эффективнее всего действует белый свет в сочетании с зеленым, голубым и красным.

Выявлено угнетающее влияние на продукцию мелатонина электромагнитных полей, создаваемых бытовыми осветительными приборами, никотина, алкоголя, кофе, многих фармакологических средств (допамин, бензодиазепины, β -адреноблокаторы, антагонисты кальция).

В организме присутствует и экстрапинеальный (образующийся вне эпифиза) мелатонин. Это открытие принадлежит российским исследователям Н.Т. Райхлину и И.М. Кветному. В 1974 г. они обнаружили, что в клетках червеобразного отростка кишечника синтезируется мелатонин. В дальнейшем выяснилось, что этот гормон образуется в различных отделах желудочно-кишечного тракта, в печени, почках, надпочечниках, желчном пузыре, яичниках, эндометрии, плаценте, тимусе, лейкоцитах, тромбоцитах и эндотелии. Биологическое действие экстрапинеального мелатонина реализуется непосредственно там, где он образуется. Синтез гормонов негормональными клетками подтверждает гипотезу эволюционной древности гормонов, которые, видимо, появились еще до обособления эндокринных желез. Вопрос о том, является ли этот путь синтеза гормона фотонезависимым, до сих пор окончательно не решен.

Хотя главной функцией мелатонина является хронорегуляторная, одновременно он может выполнять разнообразные другие

функции, например, проявлять антиоксидантные свойства, обезвреживая свободные радикалы, стимулировать иммунную систему, усиливая выработку цитокинов (медиаторы клеточного иммунитета), интерферона (группа внутриклеточных белков противовирусной защиты). Свойство мелатонина обезвреживать свободные радикалы отражает, видимо, первичную и эволюционно древнейшую роль мелатонина у живых существ. Антиоксидантные свойства мелатонина на первый взгляд непосредственно не связаны с его хронорегуляторными функциями. Однако сама хронорегуляторная система возникла и существует для адаптации организма к условиям внешней среды, в том числе неблагоприятным, которые чаще всего становятся более выраженными в прохладный и соответственно темный период суток и года. Поэтому увеличение выработки мелатонина в темноте будет оказывать содействие адаптационным возможностям организма. Так, мелатонин может усиливать иммунную реакцию и корректировать состояние иммунодефицита.

Есть два пути поступления в эпифиз информации о фотопериоде у животных, имеющих парапинеальный орган и эпифиз. У активных днем животных, имеющих парапинеальный орган и эпифиз, способностью к фоторецепции обладает не только сетчатка, но и клетки парапинеального органа – третьего глаза. Однако они не задействованы в восприятии цвета и образов, а являются индикаторами продолжительности фотопериода и дозиметрии солнечной радиации. Днем, когда свет воздействует на фоторецепторы третьего глаза, через отростки фоторецепторов и проекционные нейроны пинеалоциты получают сигналы, стимулирующие выработку серотонина из триптофана, в ночные часы вырабатывается мелатонин. Пинеалоциты эпифиза у животных с третьим глазом обладают способностью к собственной эндогенной циркадианной ритмичности. Если пинеальные клетки поместить в питательную среду и изолировать от внешних датчиков времени, они будут продуцировать мелатонин во время субъективной ночи в течение 2-3 циклов. Предполагается, что в фотопериодической системе животных, обладающих третьим глазом, есть 2 независимых ос-

циллатора – СХЯ и эпифиз, однако неясно, какой из них является ведущим.

У животных, с отсутствующим парапинеальным органом, также есть два пути поступления информации о фотопериоде в эпифиз (рис. 72). Первый путь обеспечивается волокнами, начинающимися в СХЯ и оканчивающимися в гипоталамической септальной и преоптической областях. Из этих центров выходят волокна, направляющиеся в эпифиз непосредственно или через уздечку промежуточного мозга.

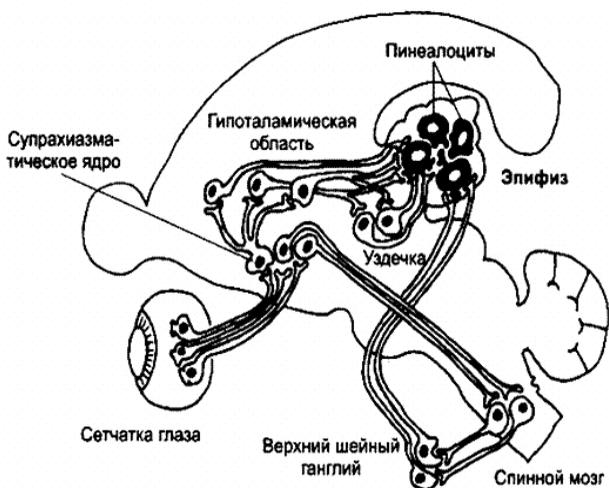


Рис. 72. Основные структуры и связи головного мозга млекопитающих, регулирующих суточный ритм при утрате пинеального глаза

Второй путь регуляции суточного ритма также начинается от СХЯ и в составе медиального пучка нисходящих волокон достигает шейного отдела спинного мозга. От верхнего шейного ганглия начинаются постганглионарные симпатические волокна, которые оканчиваются непосредственно в эпифизе. Постганглионарные норадренергические симпатические нервные волокна от верхних

шейных ганглиев проникают в поверхностную и глубокую части эпифиза мозга. Симпатическая иннервация шишковидного тела млекопитающих впервые была доказана еще Сантьяго Рамо́н-и-Каха́лем у мышей, а позднее подтверждена у других животных и человека (Santiago Ramón y Cajal (1852–1934) – испанский врач и гистолог, лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине. Автор учения о нейроне как морфологической единице нервной системы).

Ведущими рецепторами для восприятия информации о колебаниях внешней освещенности в клетках эпифиза служат β -адренорецепторы мембран. Они активируются норадреналином, который усиленно вырабатывается в темноте окончаниями симпатических нервов. Во второй половине ночи у дневных животных и человека существенно повышается чувствительность β -адренорецепторов пинеалоцитов, растет также их плотность.

Механизм регуляции суточной активности эпифиза, по-видимому, построен на том, что в дневное время пинеалоциты получают информацию об освещенности от СХЯ через гипоталамическую область, а в ночное – через симпатические волокна верхнего шейного ганглия. Это подтверждают электрофизиологические исследования, показавшие, что электрическая стимуляция зрительного нерва уменьшает тоническую активность шейных симпатических волокон.

9.2. Функциональное взаимодействие СХЯ и эпифиза

Предполагается, что эпифиз является филогенетически наиболее древним регулятором суточных ритмов. С усложнением нервной системы появляется еще один осциллятор – СХЯ гипоталамуса, тесно связанные анатомически (структуры промежуточного мозга) и функционально с эпифизом. Взаимодействию СХЯ с эпифизом принадлежит особая роль в процессе сопряжения работы всего нейроэндокринноиммунного аппарата и внешней освещенности.

В настоящее время убедительно доказано существование обратных связей в системе СХЯ – эпифиз. Предполагается, что деятельность комплекса СХЯ – эпифиз базируется на реципрокной организации. Так, при моделировании долготного десинхроноза смещением режима освещенности на несколько часов эпифизэктомия ускоряет переделку циркадианного ритма двигательной активности у крыс. У эпифизэктомированных крыс, в отличие от интактных, после сдвига на несколько часов времени освещения лабораторного помещения, отмечается резкая скачкообразная миграция акрофазы суточной подвижности с ночных на дневные часы (биологические часы начинают спешить). Билатеральное повреждение СХЯ, напротив, затягивает перестройку ритма – часы начинают отставать. Ускорение перестройки циркадианного ритма локомоции при эпифизэктомии либо моделировании депрессивного состояния может быть следствием высвобожденной из-под эпифизарного сдерживания работы СХЯ. На вероятность существования такого сдерживания указывают электрофизиологические данные, согласно которым *in vitro* мелатонин тормозит разряды одиночных нейронов СХЯ. Однако без контроля со стороны ведущего ритмоводителя (в случае его выключения) тот же мелатонин, по-видимому, способствует чрезмерному затягиванию переходного процесса.

Об обратной связи между эпифизом и СХЯ свидетельствуют данные о том, что число и чувствительность мелатониновых рецепторов в СХЯ ритмически изменяются на протяжении суток, причем колебания по фазе совпадают с деятельностью эпифиза.

Вклад центральных регуляторов в механизм координации периферических часов долгое время считался абсолютно доминирующим. И в настоящее время иерархическая схема организации внутренних часов (по крайней мере у млекопитающих) не ставится под сомнение. Вместе с тем накапливаются факты, указывающие на возможность автономной работы периферических часов в определенных условиях. Например, в экспериментах с моделированием синдрома смены часового пояса, вызывающим 6-часовой сдвиг фазы циркадного ритма, было показано, что при возвращении к

привычным условиям синхронизация СХЯ наступает достаточно быстро, но восстановление ритмов на периферии занимает более недели. Воздействие на периферические осцилляторы сильных и более адекватных для периферических тканей, чем свет, внешних периодических стимулов (пища, изменение концентрации гормонов, особенно глюкокортикоидов, сдвиги температуры) может перекрывать влияние центрального пейсмекера (СХЯ) и быстрее восстанавливать исходную структуру ритмов.

В качестве еще одного примера можно привести результаты опытов, в которых грызунов, ведущих ночной образ жизни, кормили в течение 2-3 недель только в дневное время. При этом ежедневное кормление производилось в течение короткого интервала времени.

В таких условиях периферические часы теряли зависимость от ритма СХЯ, а ключевая роль в обеспечении циркадианной периодичности переходила ритму кормления. Механизм такой адаптации обеспечивался экспрессией генов в осцилляторе, подконтрольном пищевому режиму – FEO (food entrainable oscillator), который следующий после СХЯ контролирует метаболическую, физиологическую и поведенческую активность животных.

Относительно автономная организация периферических часов является биологически оправданной. Основные процессы, происходящие в различных тканях, наряду с привязкой ко времени суток, осуществляемой центральными синхронизаторами, должны регулироваться во времени специфическими для данной ткани стимулами. Например, в печени изменение метаболизма питательных веществ сопряжено с поступлением пищи, в почках эффективно изменяется фильтрация и реабсорбция воды и электролитов соответственно циклам сна – бодрствования и т.д. Результаты исследования с искусственным угнетением одного из ключевых компонентов внутриклеточных часов (*Bmal1*) в клетках печени мышей *in vivo* показали, что при формировании ритмов активности большинства генов в периферических тканях доминируют периферические осцилляторы, однако часть генов остается под контролем центрального пейсмекера.

Таким образом, в сложном многоклеточном организме все внутриклеточные часы подчиняются вполне определенной иерархии, благодаря которой организм работает как единое целое. За сохранность этой иерархии отвечают нейрогуморальные механизмы, выстраивающие фазовые взаимоотношения работы периферических часовых механизмов таким образом, чтобы однонаправленные процессы поддерживали друг друга, изменялись синфазно, а разнонаправленные, несовместимые – находились в противофазе. У животных, находящихся на нижних ступенях эволюции, роль координатора работы внутриклеточных часов выполняют эпифиз и его гуморальный агент мелатонин, образующийся в темноте и разрушающийся на свету. Благодаря этому свойству, он доносит до всех клеток организма информацию о времени дня и световой фазе суточного цикла.

По мере подъема организма по эволюционной лестнице, сопровождающегося усложнением у него нервной системы, появляется еще один координатор – супрахиазматические ядра гипоталамуса. У млекопитающих в естественных условиях оба мозговых образования функционируют содружественно и обеспечивают плавную гармоничную адаптацию животных к меняющимся средовым факторам, в частности к свету.

Контрольные вопросы и задания

1. Чем отличаются модели циркадианной системы млекопитающих, предложенные М. Мур-Идом с соавторами?
2. Какая из этих моделей представляется Вам наиболее современной?
3. Назовите основные компоненты циркадианной части фотопериодической системы.
4. Какова роль супрахиазматических ядер в регуляции циркадианного ритма?
5. Благодаря каким особенностям морфофункциональной организации СХЯ обеспечиваются их функции в организме?

6. Назовите и охарактеризуйте пути поступления в СХЯ фотопериодической информации.

7. Где расположен эпифизарный комплекс и что он собой представляет?

8. Какую функцию выполняет эпифиз в организме?

9. Где и из чего синтезируется мелатонин?

10. Какие функции выполняет мелатонин в организме?

11. Какова суточная и сезонная динамика мелатонина в организме?

12. Какие факторы влияют на синтез мелатонина?

13. Назовите пути поступления в эпифиз информации о фотопериоде у животных, имеющих парапинеальный орган и эпифиз и имеющих только эпифиз.

14. На каком принципе базируется взаимодействие СХЯ и эпифиза?

15. Могут ли периферические часы работать автономно?

10. ДАТЧИКИ ВРЕМЕНИ. ДЕСИНХРОНОЗ

Чтобы подстраивать процессы в организме к условиям среды, в среде должны быть сигналы, которые организм воспринимает как датчики времени, а в организме должны существовать механизмы, воспринимающие эти сигналы, – биологические часы. При этом необходимо, чтобы ход часов можно было подстраивать по фазе – «подводить стрелки» внутриклеточных часов соответственно с периодическими процессами окружающей среды, прежде всего с суточным вращением Земли.

10.1. Требования к датчикам времени

Датчики времени нужны только в среде с повторяющимися значимыми для организма событиями, к которым необходимо и можно подготовиться заранее. Какими свойствами должны обладать датчики времени?

Во-первых, датчики времени должны обладать способностью сдвигать фазу эндогенного ритма. Фаза позволяет судить о положении определенных точек циклического процесса по отношению к шкале времени. Если два выделенных отрезка времени не совпадают, то говорят о разности по фазе. опережение или отставание по фазе означает, что событие произошло раньше или позже ожидаемого срока. Например, пик активности многих грызунов совпадает по фазе с темным периодом цикла свет – темнота.

Как можно узнать, является ли внешний фактор датчиком времени? Ведь факторов много и все они ритмичны. Наиболее эффективный вариант проверки – воздействие каким-либо ритмическим фактором на организм, содержащийся в постоянных условиях. Если после этого обнаружится сдвиг фазы соответственно действию фактора, то последний является датчиком времени.

Например, если проследить в течение суток за крысой или мышью, то окажется, что они более активны в ночное, чем в дневное время, т.е. в их деятельности прослеживается околосуточный ритм. Включение света на один час в определенное время суток сдвигает фазы суточного ритма. Если включение света приходится на конец «рабочего дня» зверька, когда животное отправляется на покой, то постепенно через несколько дней фаза ритма активности сдвинется назад относительно начальной. Зверек примется за свои дела пораньше, чтобы успеть спрятаться в норку до того момента, когда зажжется свет (рис. 73). Наоборот, когда свет приходится на начало активности, то через несколько дней животное будет вставать позже, так как фаза ритма активности сдвинется вперед. Этот пример показывает, что свет способен сдвигать фазу биологических ритмов.

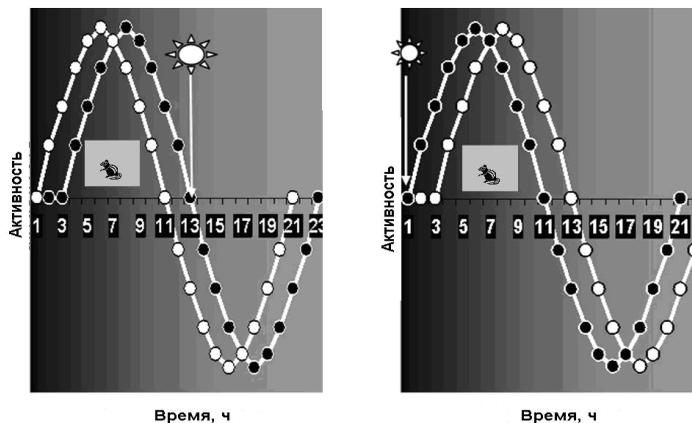


Рис. 73. Сдвиг фазы ритма суточной активности грызунов при действии яркого света. Стрелкой показано время включения света. Кривая с заштрихованными маркерами – исходная суточная активность грызунов, со светлыми маркерами – кривая активности со сдвинутой фазой ритма после воздействия светом

Во-вторых, датчик времени должен быть надежным и лишеным помех, поэтому далеко не все воспринимаемые организмом факторы могут быть датчиками времени. Эндогенные ритмы, как

правило, изолированы от воздействия факторов, ритмика которых богата помехами и неустойчива.

10.2. Основные и дополнительные датчики времени

Среди факторов, которые позволяют сверять ход биологических часов с внешними процессами, выделяют основные (свет, температура, приливы и отливы, ритм питания – кормления, социальные факторы) и дополнительные (атмосферное давление, вариации электромагнитного поля Земли, шум).

Свет – основной датчик времени практически для всех животных и растений. Сила воздействия света как датчика времени определяется амплитудой его воздействия и спектральным составом.

Суточный ритм освещенности наиболее резок и астрономически закономерен. В умеренных и тропических широтах днем освещенность на открытых местах доходит до десятков тысяч люксов, ночью же может уменьшаться до 0,001 лк. Суточные изменения света резко выражены даже в поверхностных слоях почвы. Суточные изменения освещенности могут быть достаточно четкими внутри растительных тканей, плодов, стеблей, внутри тела небольших животных и под кожей больших.

Суточные изменения претерпевает и спектральный состав света. Солнечный свет имеет максимум энергии в желто-зеленой части спектра. В сумерки, одновременно с уменьшением освещенности, увеличивается процент ультрафиолетовых лучей в общей энергии спектра.

Суточный ход освещенности закономерно изменяется от сезона к сезону, а также в зависимости от фаз Луны. Ночная освещенность в полнолуние на открытом месте доходит до десятых долей люкса, а в новолуние снижается до тысячных долей, т.е. изменяется на 2 порядка. Аперiodические нарушения суточного хода освещенности часто наступают из-за облачности, а также при таких редких событиях, как лунные и солнечные затмения. Однако амплитуда этих нарушений всегда ниже амплитуды суточного хода.

От уровня освещенности зависит активность большинства животных. Это было установлено различными методами для разных видов. Самый наглядный пример – активность животных, ведущих ночной и дневной образ жизни. Даже в пределах дневного или ночного времени каждый вид, за редким исключением, активен в определенном диапазоне освещенности. Нападение слепней, живущих в умеренной зоне, возрастает прямо пропорционально освещенности и максимально в послеполуденные часы. В тропиках же многие виды слепней активны в сумерках и ночью.

Влияние определенного уровня освещенности на активность насекомых становится очевидным в пасмурную погоду, когда прежде времени наступает активность сумеречных насекомых: раньше начинается вечерний лет совок, раньше откладывают яйца бабочки-огневки. Активность светлюбивых видов в пасмурную погоду, наоборот, заметно падает. Всем хорошо известно, что в такую погоду не увидишь дневных бабочек, резко падает активность стрекоз, снижается подвижность мух.

Своеобразный природный эксперимент, который дает уникальную информацию о влиянии естественной освещенности на суточный ритм активности живых организмов, – солнечные затмения. Во время полного солнечного затмения 30 июля 1954 г. освещенность снизилась до сумеречного уровня – 2 лк. Перестали летать дневные бабочки, но зато появились насекомые с сумеречной активностью, такие как бабочки-совки и комары. Пчелы в начале затмения возбуждаются, начинают летать вокруг улья, затем, как при наступлении вечера, коллективно уходят в улей. При увеличении освещенности они снова начинают летать как обычно.

Спектральный состав света также может выступать в качестве датчика времени. Например, у майских жуков наступление активности связано не с изменением освещенности, а с повышением доли фиолетовых и ультрафиолетовых лучей в спектре. Растения используют изменение спектрального состава солнечного света в течение суток для регуляции своих физиологических процессов с помощью пигментов.

Температура. Другим важным датчиком времени суточной и сезонной ритмики является температура. У животных в отношении температуры наблюдается довольно четкое разграничение. Многие пойкилотермные животные воспринимают температуру как основной датчик времени, а большинство гомойотермных животных – только как дополнительный. Действительно, при помощи температурного цикла удается сдвигать фазу эндогенных ритмов насекомых, ящериц. У мышей же внешний температурный цикл не влиял на фазу эндогенного ритма. Действие температуры как датчика времени зависит от экологии объекта. Если объекты живут в укрытиях, мало доступных для света, температурные циклы становятся главными датчиками времени.

Атмосферное давление в пределах суток варьирует нерегулярно. Существуют весьма регулярные полусуточные колебания давления, обусловленные собственными колебаниями атмосферы. Хотя амплитуда этих колебаний довольно мала, возможно, что такие сигналы воспринимаются некоторыми организмами.

Приливы и отливы – периодические колебания уровня моря (морские), обусловленные силами притяжения Луны и Солнца в соединении с центробежными силами, развивающимися при вращении систем Земля – Луна и Земля – Солнце. Под действием этих же сил происходят деформации твёрдого тела Земли (земные приливы) и колебания атмосферного давления (атмосферные приливы). Бóльшая из этих сил – лунная – определяет основные черты морских приливов. В большинстве регионов планеты происходит два прилива и два отлива в течение лунных суток (периода времени между двумя последовательными восходами Луны.) Поскольку Луна движется вокруг Земли в том же направлении, что и наша планета вокруг собственной оси, лунные сутки примерно на 50 минут длиннее солнечных, т.е. приливы наступают каждые 12,4 часа.

Животные, обитающие в прибрежной полосе, дважды в течение суток затопляемой морем (в некоторых местах прилив затопляет сушу только один раз в сутки), должны были приспособиться к исключительным условиям. Одни из них должны вовремя пере-

браться в безопасную зону, другие – не пропустить благоприятное время для поиска пищи. Так, рыбу привлекает прибрежная зона в часы прилива, птицы предпочитают береговую полосу в период отлива. Для обитателей прибрежной полосы жизненно важно заранее знать о приближении прилива или отлива. Поэтому в их двигательной активности всегда наблюдается 12,4-часовой ритм, а там, где за сутки происходит всего один прилив – 24,8-часовой ритм. Многие приливные ритмы сохраняются, иногда в течение нескольких недель, даже если держать животных в аквариуме. Значит, приливные ритмы имеют эндогенную природу. Для восприятия предупреждающих сигналов (датчиков времени) у животных приливной зоны существует какой-то внутренний осциллятор, точность хода которого синхронизируется или непосредственно гравитационной силой, или факторами, очень тесно связанными с наступлением приливов и отливов, например инфразвуками.

Электромагнитное поле. Имеется в виду постоянно существующий на поверхности Земли фон электромагнитных колебаний на частотах ниже 10^3 Гц (низкие и сверхнизкие частоты). Он формируется несколькими источниками: микропульсациями геомагнитного поля, низкочастотными излучениями магнитосферы Земли, низкочастотной частью спектра излучения молниевых разрядов.

Электромагнитное поле Земли очень сильно зависит от солнечной активности и содержит множество периодов. Низкочастотные ЭМП – идеальное средство для разнообразной сигнализации, так как они проникают с малым затуханием практически всюду – в почву, толщу воды, помещения. В настоящее время выяснено, что все функции организмов любой степени сложности чувствительны к воздействию электромагнитных полей. Кажется вполне вероятным, что вариации электромагнитного поля могут использоваться организмами как дополнительный датчик времени.

Существенными датчиками времени являются некоторые периодические воздействия биологического и социального происхождения. Например, ритм кормления – питания является очень сильным датчиком времени для всех животных и человека. Пове-

дение всего коллектива – датчик времени для пчел в улье и муравьев в муравейнике, птиц в птичьих стаях. Для людей датчиком времени является социальная неделя, суточный ход шумов. В одном исследовании, проведенном NASA, две группы добровольцев, в каждой из которых было по четыре человека, находились в условиях постоянного освещения, что обеспечивало возможность свободного течения их ритмов. Поведение членов каждой из групп было синхронизировано, причем в одной группе поддерживался цикл, равный 24,4 часа, а в другой – 24,1 часа. Когда одного из испытуемых переводили из группы в группу, у него можно было наблюдать постепенное смещение фаз и синхронизацию ритмов с ритмами его новых товарищей.

В естественных условиях на организм обычно воздействуют несколько датчиков времени, как сильных, так и слабых. При комплексном воздействии между отдельными факторами устанавливаются особые отношения, при которых действие одних факторов в какой-то степени изменяет (усиливает, ослабляет, деформирует) действие других. Например, И.Ф. Миндер (1981) показала, что в ясное солнечное утро питание колорадских жуков начинается при температуре воздуха 17–21°C, в пасмурную погоду при этой же температуре жуки пассивны.

Если по какой-либо причине привычный временной ключ оказался недоступен, синхронизация осуществляется посредством другого физического фактора. Интересный пример замены одних датчиков времени другими приводит Ф. Халберг. У ослепленной мыши сначала наблюдалась десинхронизация физиологических ритмов, однако через 5 месяцев нормальная ритмика полностью восстановилась. Возможно, датчиками времени для нее стали лабораторные шумы и запахи.

Физические факторы, используемые для поддержания временной упорядоченности, могут быть разными. Все без исключения организмы нуждаются в датчиках времени, но эти датчики не могут быть одними и теми же для обитателей поверхностной пленки воды или прибрежной зоны, дна глубоководного бассейна, пещеры и почвы высокогорной долины.

10.3. Подстройка биологических часов к сигналам времени

Время потенциальной готовности. Сейчас ясно, что регулировка и подстройка часов относительно внешних периодических процессов («сигналы точного времени») может происходить не в любое время; организм должен быть готов к восприятию внешнего сигнала. Это защищает его от воздействия факторов с неустойчивой ритмикой. Рассмотрим модель простых механических часов (рис. 74). К часовой стрелке механических часов подвешен груз, который тянет стрелку вниз. На минутную стрелку не будем обращать внимание. В 12 и в 6 ч груз не будет влиять на скорость движения стрелки, но в 3 часа он может его ускорить, а в 9, напротив, замедлить. Таким образом, существуют временные зоны, когда механизм часов не чувствителен к воздействию, а также зоны, где часы могут ускорять свой ход или замедлять.

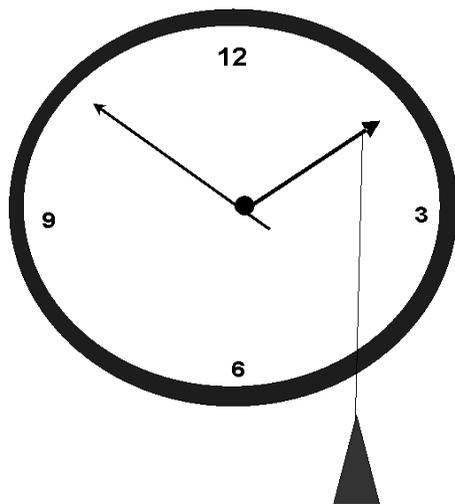


Рис. 74. Модель механических часов показывает, что под влиянием груза, прикрепленного к часовой стрелке, часы в разное время суток могут испытывать ускорение или задержку хода

В.Б. Чернышев, изучая насекомых, обратил внимание на то, что в конце каждого из состояний (активности и покоя) возникает готовность к переходу в альтернативное состояние. Только в течение этого времени внешние условия играют роль сигнала (стимула), способного задержать или ускорить переход от активности к покою или обратно. Этот интервал времени был назван им временем потенциальной готовности (ВПГ). В течение суток, соответственно числу максимумов активности, могут наблюдаться два и более ВПГ. В начале ВПГ стимул вызывает относительно слабую и растянутую реакцию, ближе к концу ВПГ она отличается высоким уровнем и резкостью. ВПГ имеет большое биологическое значение. С одной стороны, благодаря ему организм сопротивляется несвоевременным случайным изменениям условий. С другой – это своеобразный люфт, позволяющий организму лабильно приспосабливаться к конкретным условиям. А с третьей – эта же приспособительная реакция в случае патологии или стресса может вызвать обострение заболеваний, нарушение в работе любой живой системы.

В поведении животных ВПГ часто четко выражено. По наблюдениям Е.С. Ходжсона (1955), активные днем муравьи-листоеды по утрам скапливаются у выхода из гнезда. Они выходят наружу при определенной освещенности и в определенное время. В начале ночи даже яркий свет не может выманить их из гнезда. У комаров (*Chironomus*) наблюдались два ВПГ в течение суток в соответствии с разными сигнальными стимулами. Эти комары роются утром и вечером. В лабораторных условиях удается вызвать роение утром только путем повышения освещенности в определенном интервале, а вечером – только путем ее понижения. В другое время суток вызвать роение оказалось невозможно.

Недавние клинические наблюдения выявили существование утренних и вечерних переходных зон у человека. Показано, что обострения целого ряда сердечно-сосудистых заболеваний, а именно: инфаркт миокарда, внезапная сердечная смерть, переходящая миокардиальная ишемия, аритмии, цереброваскулярные нарушения и гипертонические кризы чаще приходятся на утренние

часы, когда происходит подготовка или переход организма от покоя к активности, переход из горизонтального положения в вертикальное. также увеличение их количества наблюдается после обеда, например, гипертонические кризы чаще происходят не только в утренние, но и в вечерние часы (18–21 ч). Эти обострения наблюдаются синхронно по местному времени в далеко отстоящих друг от друга географических пунктах.

Что такое время потенциальной готовности? По сути это отрезок времени, в течение которого система совершает переходный процесс. К моменту переходов очень многие функциональные показатели принимают экстремальные значения, т.е. находятся в максимуме либо в минимуме. У организмов с развитой нервной системой при переходе к активности происходит переключение вегетативной регуляции от парасимпатической к симпатической, а при переходе к покою – наоборот.

Для систем, совершающих переходы, свойственно коллективное поведение составляющих их элементов вследствие образования длинноволновых корреляций между отдельными пространственными областями системы, т.е. даже сложный организм в такие моменты ведет себя как единое целое. А если это так, то изменение в одной части системы приведет к изменениям во всех других. Это коллективное поведение действует как своеобразный усилитель, поэтому даже очень небольшие по интенсивности изменения в системе, совершающей переход, могут вызвать сильную реакцию, подобную резонансу. Вероятно, поэтому у людей с несбалансированной нейрогуморальной регуляцией при переходе от покоя к активности и от активности к покою часто возникает риск обострений в работе сердечно-сосудистой системы. Способствовать возникновению обострений может «вегетативная буря», развивающаяся в переходной парадоксальной фазе сна перед пробуждением (см. гл. 7). В это время отмечается максимум секреции кортизола, который приходится на ранние утренние часы (~ 6–8 ч), предшествующие пробуждению. Такой характер секреции кортизола (и других кортикостероидов) создает условия для высокой активности здорового организма человека сразу после пробуждения.

10.4. Десинхроноз временной организации биологических систем

Десинхроноз – состояние организма в период рассогласования нормальных фазовых отношений циркадианных ритмов, их взаимной десинхронизации.

Принято различать состояние внутреннего и внешнего десинхроноза. Первый возникает при отсутствии согласования фаз между ритмами внутри организма, второй – при фазовом рассогласовании между ритмами организма и датчиками времени. Как правило, внешний десинхроноз приводит к появлению внутреннего. Явление десинхроноза изучено в основном на человеке.

Десинхроноз делят на острый и хронический. После быстрого однократного сдвига фазы датчика времени относительно ритма сна – бодрствования развивается острый десинхроноз. Он возникает при трансмеридиональных перелетах. Когда человек переезжает в другой часовой пояс, его ритм сна – бодрствования подстраивается под новую фазу датчика времени со скоростью два-три часа в сутки, т.е. к разнице в 6 часов он приспособляется только через два-три дня. Другие ритмы организма из-за разной скорости и инертности постепенно и не одновременно приходят в соответствие с новым положением фазы датчика времени. Вследствие этого в первые дни после прибытия на новое место люди часто испытывают физический и психический дискомфорт: ночью не спится, а днем одолевает сонливость, исчезает аппетит, появляется раздражительность.

В ряде стран людям, отправляющимся в деловые поездки, не рекомендуется принимать ответственные решения в первые три дня после прибытия в новый часовой пояс. Спортсменам к месту соревнования также необходимо прибывать заранее, чтобы успеть адаптироваться к сдвигу фазы ритма «сон – бодрствование». В то время как подвижные ритмы уже пришли в соответствие с новым режимом жизни, инертные только начинают перестраиваться, сохраняя прежнее положение фаз. В результате естественная взаимосвязь циркадианных ритмов организма, их взаимная синхрониза-

ция утрачивается. До тех пор пока инертные ритмы не завершат перестройку на новую фазу, десинхронизация не исчезает.

Различают явный и скрытый десинхроноз. В стадии скрытого десинхроноза самочувствие и работоспособность нормализуются, однако ритмы в это время продолжают перестраиваться, что требует от организма мобилизации функциональных резервов.

Длительность периодов явного и скрытого десинхроноза определяется величиной фазового сдвига. При максимально возможном сдвиге фазы ритма «активность – покой», равном 12 ч (инверсия), явный десинхроноз продолжается в среднем, без учета индивидуальных вариаций, около 10–15 дней. Скрытый десинхроноз пока изучен мало, и данные по нему разноречивы. В работах по изучению психофизиологических эффектов переезда из западных районов средней полосы нашей страны в районы Крайнего Севера и Севера, а также в Антарктиду, элементы десинхроноза констатировались в течение длительных сроков – от полутора месяцев до полутора лет.

При определении сроков десинхронозов, связанных с перелетами через несколько часовых поясов, нужно иметь в виду направление сдвига фазы. По мнению большинства исследователей, после перелета в восточном направлении период десинхроноза длится примерно на 2 суток дольше, чем после перелета на запад. В случае частых повторных сдвигов, характерных для работы в гражданской авиации на трансмеридиональных линиях, десинхроноз принимает хроническую форму, так как при частом изменении фазы ритма «сон – бодрствование» циркадианные ритмы остальных жизненно важных функций не успевают перестраиваться вслед за ним.

Частые смены фаз ритма «сон – бодрствование» наблюдаются на производстве со сменной организацией труда. Сменная работа, особенно при нерациональном чередовании смен, также может повлечь за собой возникновение хронического десинхроноза с характерной для него триадой симптомов: стойкими нарушениями сна, желудочно-кишечными расстройствами, невротами и т.д.

Десинхронозы наблюдаются на полюсах во время арктических и антарктических экспедиций, у спортсменов в состоянии перетренированности.

Еще одной причиной десинхроноза может быть изоляция от датчиков времени в пещерах и специальных бункерах. В этих условиях сон в полной темноте становится фрагментарным, поверхностным, в нем доминирует медленноволновая фаза. Человек перестает ощущать сон как глубокое отключение.

Десинхроноз часто сопутствует стрессу. Вместе с тем некоторая доля дезорганизации всегда присутствует и необходима в нормально работающем организме как отражение постоянно протекающих переходных процессов, возникающих в ходе адаптации к постоянно меняющейся среде.

10.5. Десинхроноз, обусловленный нарушением естественного фотопериода

Чередование циркадианного цикла дня и ночи – наиболее важный регулятор разнообразных физиологических ритмов у всех живых организмов, включая человека. Изобретение электричества и искусственного освещения кардинально изменило как световой режим, так и продолжительность воздействия света на человека. Воздействие света в ночное время, часто называемое световым загрязнением, увеличилось и стало существенной частью современного образа жизни, что сопровождается множеством серьезных расстройств поведения и состояния здоровья, включая преждевременное старение, сердечно-сосудистые заболевания и рак.

В настоящее время убедительно доказано, что нарушение нормального светового режима приводит к сокращению продолжительности жизни и более быстрому развитию спонтанных опухолей. При этом патологические изменения в первую очередь появляются в репродуктивной системе. Неоднократно было показано, что при содержании лабораторных крыс и мышей в условиях круглосуточного освещения по сравнению с обычным световым режимом у большинства грызунов очень быстро наступает состояние, эквивалентное климаксу у женщин. В яичниках таких животных обнаруживают кисты и гиперплазию клеток, продуцирующих

половые гормоны. Вместо циклической секреции гонадотропинов, пролактина, эстрогенов и прогестерона, характерной для нормального репродуктивного периода, эти гормоны образуются ациклически, вызывая гиперпластические процессы в молочных железах и матке. Эпидемиологические данные подтверждают полученные на животных результаты. Частота развития рака груди у женщин, длительно (> 10 лет) работающих в ночную смену, в среднем на 60% выше, чем у женщин, работающих днем. В 2009 г. исследователи из Университета Хайфы (Израиль) и из Университета Коннектикута (США) сопоставили данные Международного агентства по заболеваемости раком простаты в 164 странах мира с уровнями ночного освещения в этих странах, определенными по спутниковым снимкам. Оказалось, что в странах с низким уровнем ночного освещения раком простаты заболевает 66,77 человек из ста тысяч. При средней ночной освещенности заболеваемость возрастает на 30% (87,11 случаев на сто тысяч человек), а при высокой – на 80% и составляет 157 случаев на сто тысяч человек.

Воздействие света в ночные часы нарушает эндогенный циркадианный ритм, подавляет ночную секрецию мелатонина эпифизом, что приводит к снижению его концентрации в крови. Этот нейрогормон, в свою очередь, оказывает значительное влияние на многие физиологические функции организма. Так, у животных с развитой нервной системой и у человека негативные эмоции могут быть пусковым механизмом развития стресса. Мелатонин способствует ослаблению эмоциональной реактивности.

Существует целая серия доказательств неблагоприятного влияния хронического стресса на иммунную систему. В частности, у лиц, длительное время переживающих психотравмирующую ситуацию, снижается уровень Т-лимфоцитов в крови. В этой ситуации мелатонин оказывает как прямое действие на иммунокомпетентные клетки, так и опосредованное, через гипоталамус и другие нейроэндокринные структуры. Мелатонин подавляет продукцию свободных радикалов кислорода и активирует антиоксидантную защиту. Основная направленность такого действия гормона – защита ядерной ДНК, протеинов и липидов, которая проявляется в

любой клетке живого организма и в отношении всех клеточных структур. Антиоксидантная активность мелатонина связана с его способностью нейтрализовать свободные радикалы, в том числе образующиеся при перекисном окислении липидов, а также с активизацией глутатионпероксидазы – мощного эндогенного фактора ферментативной защиты от радикального окисления. В ряде экспериментов доказано, что мелатонин нейтрализует гидроксильные радикалы активнее, чем такие антиоксиданты, как глутатион и маннитол, а в отношении пероксильных радикалов он в два раза сильнее, чем витамин Е.

В опытах на животных с индуцированным химическим канцерогенезом он тормозил рост опухолей различной локализации (молочной железы, шейки матки и влагалища, кожи, подкожной клетчатки, легких, эндометрия, печени, толстой кишки), что говорит о широком спектре его антиканцерогенного действия. На генетическом уровне мелатонин подавляет действие мутагенов, а также экспрессию онкогенов. Уменьшение концентрации мелатонина в организме при постоянном освещении стимулирует канцерогенез.

В последние годы показано, ритмическая работа «часовых» генов (*Per1*, *Per2*, *Per3*, *Cry1*, *Cry2*, *Clock*, *Bmal1/Mop3*, *Tim* и др.) может нарушаться при непрерывном освещении, так как свет напрямую воздействует на экспрессию некоторых из этих генов. «Часовые» гены в свою очередь контролируют гены, кодирующие множество белков, включая ферменты метаболизма, ионные каналы, транскрипционные факторы, различные стадии клеточного деления и гены апоптоза. *Аноптоз* – явление программируемой клеточной смерти, сопровождаемой набором характерных цитологических признаков и молекулярных процессов, имеющих различия у одноклеточных и многоклеточных организмов.

Регуляция экспрессии генов, находящихся под контролем циркадианных, представляет собой механизм, посредством которого молекулярные биологические часы управляют физиологическими процессами в организме и адаптируют их к изменяющимся условиям внешней среды. Так, на уровне генетических механизмов

становится понятной связь между нарушением циркадианного ритма и возникновением опухолей, опосредованным изменением процессов клеточной пролиферации.

В экспериментах *in vitro* на клеточных культурах различных органов и на клиническом материале (онкологические больные) было показано, что повышенная экспрессия гена *Per1* индуцирует апоптоз в клетках, имеющих повреждения ДНК, а сниженная экспрессия генов *Per1* и *Per2* приводит к неконтролируемой пролиферации таких клеток. Эти данные свидетельствуют о том, что гены *Per* являются потенциальными супрессорами опухолевого роста и снижение их экспрессии может влиять на возникновение опухолей.

Мутации в некоторых «часовых» генах драматически сказываются на многих функциях организма и приводят к развитию различных патологических процессов (табл. 13). Американские исследователи М. Хард и М. Ральф обнаружили, что золотистые хомячки с особой мутацией в гене *Tau*, отвечающем за генерацию ритмических сигналов в супрахиазматическом ядре гипоталамуса, жили на 20% меньше, чем контрольные. Когда же в головной мозг мутантных хомячков имплантировали клетки гипоталамуса от здоровых зверьков, нормальная продолжительность жизни восстанавливалась.

Т а б л и ц а 13

Основные эффекты мутаций в часовых генах

Гены	Основные эффекты
<i>Per2</i>	Уменьшение продолжительности жизни, преждевременные нарушения репродуктивной функции, увеличение частоты опухолей
<i>Clock</i>	Ожирение, метаболический синдром, преждевременные нарушения репродуктивной функции. У мышей отмечена редукция тревожности, депрессивных состояний, повышенный аппетит
<i>Bmal1</i>	Уменьшение продолжительности жизни, увеличение перекисного окисления липидов, катаракта, уменьшение мышечной массы, расстройства цикла «сон – бодрствование»
<i>Cry1/Cry2</i>	Не влияет на продолжительность жизни и развитие опухолей
<i>Timeless</i>	Нарушения цикла «сон – бодрствование»

При ряде заболеваний наблюдаются фундаментальные изменения функции СХЯ и эпифиза. Так, результаты посмертных анатомических исследований мозга больных с болезнью Альцгеймера, страдающих грубыми нарушениями цикла «сон – бодрствование», показали изменения у них функции главного водителя циркадианного ритма. У этих больных не обнаружено никаких различий между дневным и ночным временем суток в экспрессии «часовых» генов *Bmal1*, *Cry1*, *Per1*, мелатонина, β 1-адренергических рецепторов, ответственных за циркадианный контроль концентрации мелатонина в эпифизе, что свидетельствует о нарушении циркадианной стимуляции эпифиза из СХЯ.

Таким образом, изменение ритма естественной освещенности, ритма сна – бодрствования, функций СХЯ и эпифиза является причиной многих нарушений в организме. В связи с этим изучение механизмов, закономерностей и условий возникновения десинхроноза, наряду с теоретической ценностью, имеет большое значение в экспериментальной и клинической медицине, для организации режимов труда и отдыха людей разных профессий, проведения профилактических мероприятий, лечения болезней.

Контрольные вопросы и задания

1. Назовите требования, предъявляемые к датчикам времени.
2. Какие датчики времени принято считать основными, а какие дополнительными?
3. Как осуществляется подстройка биологических часов к сигналам времени?
4. Что такое десинхроноз?
5. Какие виды десинхроноза различают?
6. Какие причины могут вызвать десинхроноз?
7. К чему приводит систематическое нарушение естественного фотопериода и почему?
8. Перечислите основные последствия мутаций часовых генов.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

К введению

- Доскин В.А., Лаврентьева Н.А. Ритмы жизни. М. : Медицина, 1980. 112 с.
- Иваницкий Г.Р. Мир глазами биофизика. М. : Педагогика, 1985. 128 с.
- Календарные обычаи и обряды народов Восточной Азии. Годовой цикл. М. : Наука, 1989. 360 с.
- Романов Ю.А. Проблемы хронобиологии. М. : Знание, 1989. 64 с.
- Цыбульский В.В. Лунно-солнечный календарь стран Восточной Азии с переводом на даты европейского календаря. М. : Наука, 1987. 384 с.

К главе 1

- Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов : пер. с англ. М. : Мир, 1976. 755 с.
- Думенко В.Н. Феномен пространственной синхронизации между потенциалами коры головного мозга в широкой полосе частот 1–250 Гц // Журнал высшей нервной деятельности. 2007. Т. 57, № 5. С. 520–532.
- Бриллинджер Д. Временные ряды. Обработка и теория : пер. с англ. М. : Мир, 1980. 536 с.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Шушпанова Н.Ф. Анализ и прогноз временных рядов методом главных компонент. Новосибирск : Наука, 1988. 71 с.
- Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М. : Наука, 1976. 736 с.
- Кратин Ю.Г. Принцип фильтрации и резонансной настройки циклических нервных контуров в теории высшей нервной деятельности // Успехи физиологических наук. 1986. Т. 17, № 2. С. 31–55.
- Моисеева Н.И., Сысуев В.М. Временная среда и биологические ритмы. Л. : Наука, 1981. 128 с.
- Рубин А.Б. Биофизика : в 2 кн. Кн. 1 : Теоретическая биофизика. М. : Высш. шк., 1987. 319 с.
- Сарычев В.Т. Спектральное оценивание методами максимальной энтропии. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1994. 256 с.
- Смоленцев Н.К. Основы теории вейвлетов. Вейвлеты в MATLAB. 3-е изд., перераб. и доп. М. : ДМК Пресс, 2008. 448 с.
- Федотчев А.И., Бондарь А.Т. Неспецифические механизмы адаптации ЦНС к прерывистым раздражениям, спектральная структура ЭЭГ и оптимальные параметры ритмических сенсорных воздействий. // Успехи физиологических наук. 1996. Т. 27, № 4. С. 44–59.

- Хронобиология и хрономедицина. М. : Медицина, 1989. 400 с.
- Чернышёв М.К. Резонансно-поисковые методы анализа скрытых колебательных процессов в живых системах // Теоретические и прикладные аспекты анализа временной организации биосистем. М. : Наука, 1976. С. 11–34.
- Черепанов В.И. Резонансные методы исследования вещества // Соросовский образовательный журнал. 1997. № 9. С. 87–90.

К главе 2

- Бэр К.М. История развития животных. Наблюдения и размышления. М. : АН-СССР, 1950. Т. 1. 470 с.; 1953. Т. 2. 668 с.
- Бушов Ю.В., Ходанович М.Ю., Иванов А.С., Светлик М.В. Системные механизмы восприятия времени. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2007. 150 с.
- Вернадский В.И. Проблема времени в современной науке // Известия АН СССР. Сер. VII. Отд. матем. и естествен. наук. 1932. № 4. С. 511–541.
- Леонов А.А., Лебедев В.Н. Психологические особенности деятельности космонавтов. М. : Наука, 1971. 253 с.
- Ларичев В.Е. Сотворение Вселенной: Солнце, Луна и Небесный дракон Новосибирск : Наука, 1993. 287 с.
- Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации. М. : Мир, 1975. 415 с.
- Подольный Р.Г. Освоение времени. М. : Изд-во политической литературы, 1989. 142 с.
- Уинфри А.Т. Время по биологическим часам. М. : Мир, 1990. 208 с.

К главе 3

- Абдусаматов Х.И. О долговременных вариациях потока интегральной радиации и возможных изменениях в ядре Солнца // Кинематика и физика небесных тел. 2005. Т. 21, № 6. С. 471–477.
- Борисенков Е. Колебания климата за последнее тысячелетие. Л., 1988. 275 с.
- Владимирский Б.М., Нариманский В.Я., Темурьянц Н.А. Космические ритмы. Симферополь, 1996. 176 с.
- Владимирский Б.М., Темурьянц Н.А. Влияние солнечной активности на биосферу-ноосферу (Гелиобиология от А.Л. Чижевского до наших дней). М. : Изд-во МНЭПУ, 2000. 374 с.
- Владимирский Б.М., Темурьянц Н.А., Мартынюк В.С. Космическая погода и наша жизнь. Фрязино : Век 2, 2004. 224 с.
- Дубов Э.Е., Хромова Т.В. Индексы солнечной и геомагнитной активности // Биофизика. 1992. Т. 37, вып. 4. С. 785–804.
- Лосев К.С. Климат вчера, сегодня... и завтра? Л. : Гидрометеоздат, 1985. 175 с.
- Мирошниченко Л.И. Солнечная активность и Земля. М. : Наука, 1981. 144 с.

- Солнечная и солнечно-земная физика. Иллюстрированный словарь терминов / под ред. А. Бруцека, Ш. Дюрана. М. : Мир, 1980. 254 с.
- Флуктуации электромагнитного поля Земли в диапазоне СНЧ. М. : Наука, 1972. 193 с.
- Eddy J.A. The Maunder minimum // Science. 1976. Vol. 192. P. 1189–1202.
- Molchanov A.M. The Reality of Resonances in the Solar Systems // ICARUS. 1969. Vol. 11. P. 104–110.

К главе 4

- Бродский В.Я., Нечаева Н.В. Ритмы синтеза белка. М. : Наука, 1988. 239 с.
- Владимирский Б.М., Кисловский Л.Д. Археoaстрономия и история культуры. М. : Знание, 1989. 64 с.
- Владимирский Б.М., Сидякин В.Г., Темурьянц Н.А., Макеев В.Б., Самохвалов В.П. Космос и биологические ритмы. Симферополь, 1995. 206 с.
- Владимирский Б.М., Темурьянц Н.А. Влияние солнечной активности на биосферу-ноосферу (Гелиобиология от А.Л. Чижевского до наших дней). М. : Изд-во МНЭПУ, 2000. 374 с.
- Ковальчук А.В. Космически обусловленные многодневные ритмы физиологических процессов // Космос и эволюция организмов. М. : Наука, 1974. С. 133–179.
- Моисеева Н.И., Любичский Р.Е. Воздействие гелиогеофизических факторов на организм человека. Л. : Наука, 1986. С. 92–100. (Сер. Проблемы космической биологии. Т. 53.)
- Опритов В.А., Пятагин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектрогенез у высших растений. М. : Наука, 1991. 214 с.
- Чижевский А.Л. Земное эхо солнечных бурь. М., 1973. 348 с.
- Ягодинский В.Н. Гелиогеофизические факторы развития эпидемического процесса. М. : Наука, 1973. С. 47–67. (Сер. Проблемы космической биологии. Т. 18.)

К главе 5

- Ананьева Н.Б. К изучению симпатрических видов (на примере рептилий) // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л. : Наука, 1981. С. 15–26.
- Бертон Р. Чувства животных. М. : Мир, 1972. 197 с.
- Иваницкий В.В. Кто дирижирует ансамблем певчих птиц? // Природа. 2002. № 6. С. 203–213.
- Дан С. Ежедневные приспособительные стратегии поведения // Биологические ритмы : в 2 т. / пер. с англ. М. : Мир, 1984. Т. 1. С. 315–344.
- Детари Л., Карцаги В. Биоритмы. М. : Мир, 1984. 160 с.
- Джиммер П. Структура сообщества и экологическая ниша. М. : Мир, 1988. 184 с.

- Константинов А.И., Мовчан В.Н. Звуки в жизни зверей. Сер. Жизнь наших птиц и зверей. Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1985. 304 с.
- Ланда С.Б., Дробченко Е.А., Большаков В.Ю. Анализ механизмов световой коммуникации светляков *Luciola mingrelica* (Coleoptera, Lampyridae). I. Феноменология светового поведения // Сенсорные системы. 1994. Т. 8, № 1. С. 5–14.
- Ланда С.Б., Грибакин С.Г., Шуколюков С.А. Анализ механизмов световой коммуникации светляков *Luciola mingrelica* {Coleoptera, Lampyridae}. II. Модификация спектральной чувствительности глаза // Сенсорные системы. 1994. Т. 8, № 1. С. 15–19.
- Ланда С.Б., Дробченко Е.А., Большаков В.Ю. Анализ механизмов световой коммуникации светляков *Luciola mingrelica* {Coleoptera, Lampyridae}. III. Принципы распознавания коммуникативных световых сигналов // Сенсорные системы. 1996. Т. 10, № 3. С. 65–78.
- Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М. : Изд-во МГУ, 1984. 216 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М. : Мир, 1981 400 с.

К главе 6

- Тыщенко В.П., Горышина Т.К., Дольник В.Р. Сезонные ритмы // Проблемы космической биологии. Биологические ритмы. М. : Наука, 1980. С. 238–289.
- Детари Л., Карцаги В. Биоритмы. М. : Мир, 1984. 160 с.
- Кулаева О.Н. Как свет регулирует жизнь растений // Соросовский образовательный журнал. 2001. Т. 7, № 4. С. 6–12.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М. : Мир, 1988. 568 с.

К главе 7

- Вейн А.М. Бодрствование и сон. М. : Наука, 1970. 126 с.
- Ковальзон В.М. Природа сна // Природа. 1999. № 8. С. 172–179.
- Ковальзон В.М. Стресс, сон и нейропептиды // Природа. 1999. № 5. С. 63–79.
- Ковальзон В.М. Марья Михайловна Манасина-Коркунова: штрихи к портрету // Материалы 5-й Российской (с международным участием) школы – конференции «Сон – окно в мир бодрствования» и междисциплинарного семинара «Нейробиологические основы цикла сон – бодрствование». М., 2009. С. 6–14.
- Ковальзон В.М. Центральные механизмы бодрствования – сна // Материалы 5-й Российской (с международным участием) школы – конференции «Сон – окно в мир бодрствования» и междисциплинарного семинара «Нейробиологические основы цикла сон-бодрствование». М., 2009. С. 30–41.
- Ковальзон В.М., Дорохов В.Б., Логинов В.В. Влияние воздействий, вызывающих диффузные повреждения мозговой ткани, на структуру сна у лабораторных

- крыс // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2009. Т. 59, № 2. С. 221–227.
- Куприянович Л.И. Биологические ритмы и сон. М. : Наука, 1976. 119 с.
- Лямин О.И. Сон китообразных: феноменология, механизмы, происхождение и эволюция наиболее необычного из всех известных паттернов сна у позвоночных // Материалы 5-й Российской (с международным участием) школы – конференции «Сон – окно в мир бодрствования» и междисциплинарного семинара «Нейробиологические основы цикла сон – бодрствование». М., 2009. С. 42–47.
- Мухаметов Л.М., Сигал Д.М. Избирательная депривация билатерально медленно-волнового и парадоксального сна у северных морских котиков // Материалы 5-й Российской (с международным участием) школы – конференции «Сон – окно в мир бодрствования» и междисциплинарного семинара «Нейробиологические основы цикла сон – бодрствование». М., 2009. С. 124–125.
- Начала физиологии : учебник для вузов / под ред. А.Д. Ноздрачева. СПб. : Лань, 2001. 1088 с.
- Пигарев И.Н., Пигарева М.Л. Сон и процессы висцеральной регуляции // Материалы 5-й Российской (с международным участием) школы – конференции «Сон – окно в мир бодрствования» и междисциплинарного семинара «Нейробиологические основы цикла сон – бодрствование». М., 2009. С. 48–55.
- Шепард. Г. Нейробиология : в 2 т. М. : Мир, 1987. Т. 2. 368 с.
- Уэбб У., Дьюб М. Временные характеристики сна // Биологические ритмы : в 2 т. / пер. с англ. М. : Мир, 1984. Т. 2. С. 189–218.
- Datta S., MacLean R.R. Neurobiological mechanisms for the regulation of mammalian sleep–wake behavior: Reinterpretation of historical evidence and inclusion of contemporary cellular and molecular evidence // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 2007. Vol. 31. P. 775–824.

К главе 8

- Писарук А.В. Молекулярно-генетический механизм онтогенетических часов // *Успехи геронтологии*. 2010. Т. 23, № 4. С. 527–535.
- Суточные ритмы // Кафедра информационной биологии ФЕН НГУ Институт цитологии и генетики СО РАН. Лаборатория теоретической генетики. URL: <http://www.bionet.nsc.ru/chair/works/dubovenko/pos.html>
- Чернышев В.Б. Суточные ритмы активности насекомых. М. : Изд-во МГУ, 1984. 216 с.
- Шноль С.Э. Биологические часы (краткий обзор хода исследований и современного состояния проблемы биологических часов) // *Соросовский образовательный журнал*. 1996. № 7. С. 26–32.
- Dunlap J.C. Molecular Bases for Circadian Clocks // *Cell*. 1999. Vol. 96. P. 271–290.

- Hastings M. The brain, circadian rhythms and clock genes. // *BMJ*. 1998. Vol. 317. P. 1704–1707.
- Hughes M.E., DiTacchio L., Hayes K.R. et al. Harmonics of Circadian Gene Transcription in Mammals // *PLoS Genetics*. 2009. Vol. 5, № 4. e 1000442.
- Merrow M., Roenneberg T. The circadian cycle is the whole greater than the sum of its parts? // *Trends in genetics*. 2001. Vol. 17. P. 4–7.
- Panda S., Hogenesch J.B., Kay S.A. Circadian rhythms from flies to human // *Nature*. 2002. Vol. 417. P. 329–334.
- Takahashi J.S. Finding new clock components: past and future // *J. Biol. Rhythms*. 2004. Vol. 19, № 5. P. 339–347.
- Young M.W. The molecular control of circadian behavioral rhythms and their entrainment in *Drosophila* // *Annu. Rev. Biochem.* 1998. Vol. 67. P. 135–152.

К главе 9

- Агаджанян Н.А., Губин Д.Г. Десинхроноз: механизмы развития от молекулярно-генетического до организменного уровня // *Успехи физиологических наук*. 2004. Т. 35, № 2. С. 57–72.
- Анисимов В.Н. Эпифиз, биоритмы и старение организма // *Успехи физиологических наук*. 2008. Т. 39, № 4. С. 40–65.
- Арушанян Э.Б. Комплексное взаимодействие супрахиазматических ядер гипоталамуса с эпифизом и полосатым телом – функционально единая система регуляции суточных колебаний поведения // *Журнал высшей нервной деятельности*. 1996. Т. 46, вып. 1. С. 15–21.
- Замощина Т.А., Саратиков А.С. Участие супрахиазматических ядер гипоталамуса и моноаминэргических структур мозга в организации циркадианной системы млекопитающих // *Успехи современной биологии*. 2000. Т. 120, № 3. С. 137–145.
- Ковальзон В.М. Стресс, сон и нейропептиды // *Природа*. 1999. № 5. С. 63–79.
- Мур-Ид М., Салзмен Ф. Внутренняя временная упорядоченность // *Биологические ритмы* : в 2 т. М. : Мир, 1984. Т. 1. С. 226–275.
- Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. М. : ГЭО ТАР – МЕД, 2001. 272 с.
- Arendt J., Skene D.J. Melatonin as a chronobiotic // *Sleep Med. Rev.* 2005. Vol. 9, № 1. P. 25–39.
- Balsalobre A. Clock genes in mammalian peripheral tissues // *Cell Tissue Res*. 2002. Vol. 309, № 1. P. 193–199.
- Buhr E.D., Yoo S.-H., Takahashi J.S. Temperature as a Universal Resetting Cue for Mammalian Circadian Oscillators // *Science*. 2010. Vol. 330. P. 379–385.
- Buij R.M., Eden C.G., Goncharuk V.D., Kalsbeek A. The biological clock tunes the organs of the body timing by hormones and the autonomic nervous system // *Journal of endocrinology*. 2003. Vol. 177. P. 17–26.

- Hastings M. A gut feeling for time // *Nature*. 2002. Vol. 417. P. 391–392.
- Menaker M. Circadian Photoreception // *Science*. 2003. Vol. 299. P. 213–214.
- Reiter R.J. Melatonin: clinical relevance // *Best Pract. Res. Clin. Endocrinol. Metab.* Vol. 17, № 2. P. 273–285.

К главе 10

- Агаджанян Н.А., Губин Д.Г. Десинхроноз: механизмы развития от молекулярно-генетического до организменного уровня // *Успехи физиологических наук*. 2004. Т. 35, № 2. С. 57–72.
- Алякринский Б.С., Степанова С.И. По закону ритма. М. : Наука, 1985. 176 с.
- Анисимов В.Н. Эпифиз, биоритмы и старение организма // *Успехи физиологических наук*. 2008. Т. 39, № 4. С. 40–65.
- Гриневич В. Биологические ритмы здоровья // *Наука и жизнь*. 2005. № 1. С. 28–34.
- Чернышев В.Б. Суточные ритмы // *Проблемы космической биологии. Биологические ритмы*. М. : Наука, 1980. Т. 41. С. 186–229.
- Уинфри А.Т. Время по биологическим часам. М. : Мир, 1990. 208 с.
- Шишко Е.Д., Гамалея Н.Ф., Минченко А.Г. Суточный ритм, циркадианные гены и злокачественные новообразования (обзор) // *Онкология*. 2010. Т. 12, № 4. С. 316–320.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Колебательные ритмические процессы – фундаментальное свойство всех природных процессов	3
1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ О БИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМАХ.	
МЕТОДЫ ХРОНОБИОЛОГИИ	10
1.1. Основные понятия	10
1.2. Синхронизация и резонанс	21
1.3. Классификации биологических ритмов	26
1.4. Методы организации исследования биоритмов	27
1.5. Временные ряды. Анализ временных рядов	28
Контрольные вопросы и задания	29
2. ПРОБЛЕМА БИОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ	31
2.1. Четыре физические концепции времени	31
2.2. Существует ли специфичность биологического времени?	33
2.3. Ощущение времени человеком в историческом аспекте	35
2.4. Психофизиологические особенности восприятия времени человеком	38
Контрольные вопросы и задания	42
3. РИТМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ	44
3.1. Цикличность движения небесных тел. Схема Солнечной системы	44
3.2. Солнце и солнечная активность	50
3.3. Циклы солнечной активности	54
3.4. Солнце – планеты	59
3.5. Солнечный ветер и межпланетное магнитное поле	60
3.6. Солнечно-земные связи	63
3.7. Электромагнитный фон среды обитания и его вариации	67
3.8. Электрическое поле атмосферы	73
3.9. Динамика озоносферы и вариации приземного ультрафиолетового излучения	74
3.10. Цикличность климата на Земле	78
3.11. Инфразвуковые колебания в атмосфере	83
3.12. Сейсмическая активность и ее цикличность	85
Контрольные вопросы и задания	87

4. КОСМИЧЕСКИЕ РИТМЫ В БИОСФЕРЕ. СОПОСТАВИМОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМОВ С РИТМАМИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ	89
4.1. Многолетние циклы	89
4.2. Ритмы от суток до года	99
4.3. Ритмы с периодами короче суток	104
Контрольные вопросы и задания	108
5. АДАПТИВНАЯ РОЛЬ СУТОЧНЫХ РИТМОВ (на примере животных)	109
5.1. Ночной и дневной образ жизни	111
5.2. Приуроченность поведения к определенному времени суток влияет на важные моменты жизни организма	129
5.3. Роль индивидуального опыта в суточном поведении	136
Контрольные вопросы и задания	139
6. СЕЗОННЫЕ РИТМЫ	141
6.1. Сезонная периодичность различных факторов среды	141
6.2. Адаптивная роль сезонных биологических ритмов	142
6.3. Эндогенная природа сезонных ритмов	149
6.4. Регуляция сезонных ритмов – фотопериодизм	152
6.5. Организмы короткого и длинного дня	154
6.6. Механизм фотопериодической чувствительности	157
Контрольные вопросы и задания	159
7. РИТМ «СОН – БОДРСТВОВАНИЕ»	161
7.1. Биоэлектрические характеристики сна	162
7.2. Депривация сна	167
7.3. Центры бодрствования и медленного сна	170
7.4. Назначение медленной фазы сна	172
7.5. Парадоксальный сон	177
7.6. Назначение быстрой фазы сна	177
7.7. Сон у животных	180
7.7. Гипотеза о причине появления в процессе эволюции парадоксального сна	184
Контрольные вопросы и задания	188
8. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЦИРКАДИАННЫЕ ЧАСЫ	189
8.1. Современное состояние проблемы биологических часов	189

8.2. Этапы поиска внутриклеточных биологических часов	195
8.3. Гены биологических часов	198
Контрольные вопросы и задания	206
9. РЕГУЛЯТОРЫ ЦИРКАДИАНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМОВ	207
9.1. Устройство основных узлов фотопериодической системы	211
9.2. Функциональное взаимодействие СХЯ и эпифиза	227
Контрольные вопросы и задания	230
10. ДАТЧИКИ ВРЕМЕНИ. ДЕСИНХРОНОЗ	232
10.1. Требования к датчикам времени	232
10.2. Основные и дополнительные датчики времени	234
10.3. Подстройка биологических часов к сигналам времени	239
10.4. Десинхроноз временной организации биологических систем	242
10.5. Десинхроноз, обусловленный нарушением естественного фотопериода	244
Контрольные вопросы и задания	248
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	249

Учебное издание

Людмила Петровна Агулова

ХРОНОБИОЛОГИЯ

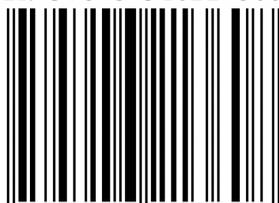
Учебное пособие

Редактор А.Н. Миронова
Оригинал-макет А.И. Лелоюр
Дизайн обложки А.В. Бабенко

Подписано к печати 27.02.2013 г. Формат 60x84¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Усл. печ. л. 15,1.
Тираж 100 экз. Заказ № 229.

Отпечатано на оборудовании
редакционно-издательского отдела
Томского государственного университета
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Корп. 4. Оф. 011
Тел. 8+(382-2)-52-98-49

ISBN 978-5-94621-360-8



9 785946 213608 >