

ГЛАВА 1

СПОСОБЫ АДАПТАЦИИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ ФАКТОРАМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Адаптацией называется комплекс поведенческих реакций, особенностей строения, функционирования и развития организма, направленных на повышение его устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды, либо на миграцию из зоны действия этих факторов.

Большинство обитателей Земли адаптированы к существованию либо в водной, либо в воздушной среде. Хотя имеются примеры проникновения обитателей одной среды в другую, длительное пребывание представителей литосферы в гидросфере и, наоборот, в состоянии активной жизнедеятельности является скорее исключением, чем правилом. Разница между возможной максимальной и минимальной температурами в гидросфере ограничена агрегатными состояниями воды. Кроме температуры наиболее значительным экстремальным фактором, действующим в гидросфере, является так называемая гипергалинность, то есть повышенная концентрация солей. Разница между максимальной и минимальной температурами в литосфере составляет $\sim 130^{\circ}\text{C}$. В отдельных регионах годовые колебания температуры достигают 70°C . Минимальная температура ($-85,7^{\circ}\text{C}$) зарегистрирована на станции «Восток» в Антарктиде.

Различают следующие разновидности адаптаций.

Гомеостаз - поддержание постоянства параметров внутренней среды (температура, состав и др.) при изменении параметров внешней среды в широких диапазонах. Животные, которые способны поддерживать температурный гомеостаз, называются гомойотермными (homeo – одинаковый, подобный). Пойкилотермные организмы (от греч. poikilos - изменчивый) в отличие от гомойотермных не способны поддерживать температуру тела на постоянном уровне. Наряду с пойкилотермными и гомойотермными в природе существуют так называемые гетеротермные организмы, для которых характерны суточных или сезонные колебания температуры. В благоприятных условиях они поддерживают температурный гомеостаз, а в неблагоприятных – впадают в состояние гипобиоза. В этом состоянии они, как и пойкилотермные организмы изменяют свою температуру при изменении температуры внешней среды.

Криофилия и термофилия - устойчивая адаптация организмов к существованию в условиях пониженных и повышенных температур соответственно. Для криофилов и термофилов характерна способность к стенотермии, то есть адаптированность к сравнительно узкому диапазону температур.

Эвритермия - способность живых организмов поддерживать свои функции и жизнедеятельность при изменении температуры внешней (внутренней) среды в широком диапазоне.

К адаптациям, которые позволяют организму поддерживать жизнедеятельность в экстремальных условиях, можно отнести также галофилию и ацидофилию – адаптация к повышенной солености и кислотности соответственно.

Конечно, адаптационные возможности живых организмов, направленные на поддержание жизнедеятельности в экстремальных условиях, не являются безграничными – для каждого организма существуют определенные интервалы температуры и других параметров внешней среды, за пределами которых адаптация к экстремальным факторам становится невозможной. В этом случае в действие вступают миграция и гипобиоз (анабиоз).

Гипобиоз – это состояние, при котором жизнеспособность организмов поддерживается без выраженных признаков их жизнедеятельности и отличающееся низким уровнем метаболизма. Примерами гипобиоза являются оцепенение у рыб, земноводных и пресмыкающихся, диапауза у насекомых, торпидное состояние у птиц, гибернация (зимняя спячка) и эстивация (летняя спячка) у млекопитающих, состояние самадхи у йогов и, наконец, летаргический сон.

Анабиозом называется временное обратимое прекращение процессов метаболизма в организме. Примерами анабиоза являются холодовой анабиоз растений, диапаузирующих насекомых, животных литоральной арктической зоны.

Ангидробиоз – разновидность анабиоза, который возникает в результате высушивания. Холодовому анабиозу, как правило, предшествует закаливание, то есть приобретение живыми организмами повышенной устойчивости к действию субнулевых температур под влиянием факторов внешней среды на основе генетически закрепленных особенностей развития, а ангидробиозу – цисто- и спорообразование.

1.1 РЕАКЦИИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ НА ОХЛАЖДЕНИЕ. ТЕПЛООБМЕН И ТЕПЛОВОЙ БАЛАНС

Существенную роль в реакции живых организмов на охлаждение играет терморегуляция, то есть их способность к регулируемой теплопродукции и теплоотдаче. Источником теплопродукции как гомойотермных, так и пойкилотермных животных является запасенная ими химическая (свободная) энергия усвоенных питательных веществ. Поступающая в организм свободная энергия частично запасается в форме макроэргических связей и частично преобразуется в тепло и конечные продукты обмена веществ. Использование организмом свободной энергии становится возможной благодаря энергетической сопряженности процессов, которые сопровождаются её выделением и поглощением. Примером энергетического сопряжения служит окислительное фосфорилирование, при котором за счет свободной энергии окисления происходит образование АТФ-

универсального источника физиологически полезной энергии. Переводя сказанное на язык символов, получаем:

$$\Delta F = \Delta F' + \Delta F'' + \Delta Q_1 \quad (1.1)$$

где ΔF – свободная энергия веществ, вступающих в реакцию окислительного фосфорилирования;

$\Delta F'$ – свободная энергия образующихся макроэргических связей;

$\Delta F''$ – свободная энергия конечных продуктов реакций;

ΔQ_1 – теплота, выделяющаяся в ходе реакции окислительного фосфорилирования.

Следует учитывать, что ΔQ_1 не является постоянной величиной. К ее увеличению приводит, в частности, действие разобщающих дыхание (окисление) и фосфорилирование факторов. Количество образующейся АТФ при этом уменьшается, а количество выделяющейся теплоты увеличивается. Количество выделяемой теплоты можно также увеличить, активируя процессы окисления, то есть увеличивая ΔF .

Последующее использование энергии макроэргов для совершения физиологически полезной работы, например, для мышечной деятельности, также связано с «тепловыми потерями энергии» следующим образом

$$\Delta F' = A + \Delta Q_2, \quad (1.2)$$

где A – совершенная за счет энергии распада АТФ работа;

ΔQ_2 – теплопродукция при мышечной работе.

Сохранение постоянства температуры организма обеспечивается равенством теплопродукции и теплоотдачи. Уравнение теплового баланса в этом случае имеет вид

$$q_i - q_e = 0, \quad (1.3)$$

где q_i – количество тепла, продуцируемого организмом в единицу времени (теплопродукция);

q_e – количество тепла, отдаваемое организмом в единицу времени во внешнюю среду (теплоотдача).

Теплоотдачу в первом приближении можно описать уравнением Ньютона

$$q_e = \alpha S(T_i - T_e), \quad (1.4)$$

где: α – коэффициент теплоотдачи;

S – площадь поверхности тела;

T_i – температура тела;

T_e – температура окружающей среды ($T_i > T_e$).

Из уравнения (1.4) следует, что теплоотдача растет с увеличением площади охлаждаемой поверхности, разницы температур среды и организма и с уменьшением теплоизоляции организма от окружающей среды. В живой природе используются разные способы снижения теплоотдачи. Миграция позволяет животным избегать действия слишком низких температур внешней среды. Поиск комфортных температурных условий также является одной из характерных форм поведения разнообразных организмов (от простейших до человека). К таким формам поведения могут быть отнесены простые термотаксисы и сложные миграционные процессы, поиск убежищ и различные формы группового поведения. Примером групповых действий, направленных на понижение теплоотдачи, может служить коллективное поведение пчел, которые при пониженных температурах собираются в плотную массу, тем самым уменьшая охлаждаемую поверхность, и постоянно мигрируют в этой массе, не давая переохладиться отдельным особям. Некоторые насекомые и рептилии увеличивают количество поглощенной солнечной энергии, ориентируя соответствующим образом положение тела по отношению к солнцу и даже изменяя форму его поверхности.

Гомойотермным животным уменьшить теплоотдачу позволяет хорошая теплоизоляция в виде шерсти, жира или перьев. Относительно большие размеры тела позволяют гомойотермным животным поддерживать тепловой баланс при меньшем уровне удельной теплопродукции q_i/v , где v - объем животного, за счет уменьшения поверхностно-объемного отношения. Регулировать теплоотдачу они могут путем вазомоторных реакций в периферическом русле крови, изменения глубины и частоты дыхания, позы, наклона волос шерсти (пилomotorная реакция).

Неспособность животного сохранить тепловой баланс при $T_i > T_e$ приводит к охлаждению его тела. Понижение температуры организма сопровождается биохимическими эффектами двух типов. Во-первых, при понижении температуры ослабевают гидрофобные взаимодействия ($\sim -1 \div -3$ ккал/моль), но усиливаются другие слабые связи, а именно силы Ван-дер-Ваальса (~ 1 ккал/моль), водородные связи ($\sim 3 \div 7$ ккал/моль), ионные связи (~ 5 ккал/моль). Для сравнения укажем, что средняя тепловая энергия молекул при комнатной температуре составляет $\sim 0,6$ ккал/моль, а энергия ковалентных связей является, по крайней мере, на два порядка большей. От слабых взаимодействий зависит большинство биохимических реакций, требующих высокой степени стереохимической специфичности. При усилении слабых взаимодействий следует ожидать стабилизации образуемых с их помощью структур, что отражается в изменении конформации макромолекул и кинетики реакций, в которых они участвуют. В свою очередь, ослабление гидрофобных взаимодействий может привести к распаду четвертичной структуры некоторых олигомерных белков и к обратимым конформационным перестройкам третичной структуры макромолекул. Во-вторых, уменьшение кинетической энергии хаотического движения атомов и молекул при охлаждении сопряжено с изменением скорости химических

реакций, связанных с разрывом и образованием прочных ковалентных связей. Зависимость константы скорости реакции от температуры описывается уравнением Аррениуса

$$k=C \cdot \exp(-E_A/RT), \quad (1.5)$$

где: k - константа скорости реакции;
 C – слабо зависящая от температуры константа;
 E_A – энергия активации;
 R – универсальная газовая постоянная;
 T – абсолютная температура.

1.2 УРАВНЕНИЕ АРРЕНИУСА

Физический смысл уравнения Аррениуса можно пояснить на основе простой модели реакции соединения:



где A и B – вступающие в реакцию реагенты;
 P – продукт реакции.

Скорость химической реакции (1.6), в частности, может быть рассмотрена с позиции теории столкновений. Эта теория исходит из следующего постулата: химическая реакция происходит, если суммарная относительная кинетическая энергия молекул веществ, которые сталкиваются (A и B), превышает величину активационного барьера на пути реакции, независимо от того каким способом эта кинетическая энергия распределена между молекулами означенных веществ. Таким образом, количество химических превращений, которые протекают в единице объема за единицу времени, определяется суммой числа столкновений молекул A и B между собой в этом объеме за единицу времени, на вероятность того, что суммарная кинетическая энергия этих молекул превышает активационный барьер U^+ .

Определим число столкновений между молекулами A и B в единице объема газовой смеси или слабого раствора за единицу времени. Согласно формулы Максвелла распределение молекул по скоростям есть

$$dN_v = \frac{N}{V} \left(\frac{M}{2\pi kT} \right)^{3/2} \exp\left(-\frac{Mv^2}{4kT}\right) dv_x dv_y dv_z$$

где N – число молекул в объеме V , скорость которых находится в пределах интервалов $v_x \div v_x + dv_x, v_y \div v_y + dv_y, v_z \div v_z + dv_z$. Пусть в газе находятся два сорта молекул A и B . Рассмотрим столкновения этих молекул между собой. Выберем какую-нибудь молекулу A газа или раствора и рассмотрим движение молекулы сорта B относительно этой выбранной молекулы. То

есть для каждой молекулы сорта В будем рассматривать не ее абсолютную скорость, а скорость \mathbf{v} относительно выбранной молекулы А. Энергия относительного поступательного движения двух частей с массами M_A и M_B , как известно из механики, равняется $E = M_A M_B (v_{\text{отн}}^2 / 2) / (M_A + M_B)$. Поэтому распределение молекул газа по относительным скоростям имеет такой же вид, что и распределение по абсолютным скоростям, но только вместо M в нем фигурирует сведенная масса μ :

$$dN_v = \frac{\pi N_B}{2 V} \left(\frac{\mu}{2\pi kT} \right)^{3/2} \exp\left(-\frac{\mu v_{\text{отн}}^2}{4kT}\right) v_{\text{отн}}^2 dv_{\text{отн}}$$

Как известно из статистической физики, эффективным сечением столкновения σ_{AB} или любого другого процесса, который происходит при столкновении частиц, называется отношение числа таких столкновений за единицу времени Γ к плотности потока частиц соответствующего сорта А: $\sigma_{AB} = \Gamma / (v_{\text{отн}} N_A / V)$. Для модели твердых шаров $\sigma_{AB} = (R_A + R_B) / 2$, R_A и R_B – радиусы твердых сфер, моделирующие молекулы соответствующего сорта, которые реагируют. Таким образом, число столкновений за единицу времени в единице объема частиц сорта А и сорта В равняется

$$v_{AB} = \frac{\pi N_A N_B}{2 V^2} \left(\frac{\mu}{\pi kT} \right)^{3/2} \int_0^\infty \exp\left(-\frac{\mu v_{\text{отн}}^2}{4kT}\right) \sigma_{AB} v_{\text{отн}}^3 dv_{\text{отн}} = n_A n_B (R_A + R_B) (8kT / \mu)^{1/2} / 2$$

Для того чтобы произошла реакция $A + B \rightarrow AB$, необходимо не только чтобы столкнулись молекулы А и В. Необходимо еще чтобы столкнувшиеся молекулы преодолели энергетический барьер U^+ .

Часть молекул с относительной кинетической энергией, которая превышает размер активационного энергетического барьера U^+ , равняется так называемому множителю Больцмана

$$w^+ = \int_{\mu v^2 / 2}^\infty \frac{1}{kT} \exp\left(-\frac{E}{kT}\right) dE = \exp\left(-\frac{U^+}{kT}\right),$$

где w^+ - вероятность перехода через энергетический барьер молекул, которые сталкиваются. Вероятность w_n протекания прямой реакции $A + B \rightarrow AB$ равняется $w_n = v_{AB} w^+$. Таким образом, скорость рассмотренной прямой химической реакции есть

$$\frac{dn_A^+}{dt} = \frac{dn_B^+}{dt} = v_{AB} \exp\left(-\frac{U^+}{kT}\right).$$

Исходя из этой формулы, можно было бы ожидать, что скорость (прямой) бимолекулярной реакции при увеличении размера реагирующих

молекул, будет возрастать. В действительности обычно наблюдается обратный эффект. Это связано с тем, что для реакции необходимо, чтобы молекулы не только столкнулись, но и чтобы во время столкновения они были ориентированны определенным образом. В случае сложных молекул вероятность оптимальной ориентации при столкновении мала, что и приводит к фактическому уменьшению скорости реакции.

С учетом приведенных выше результатов, можно утверждать, что скорость прямой химической реакции рассмотренного типа, то есть уменьшение количества реагирующих молекул за счет превращения в продукт реакции равняется

$$\frac{d}{dt} n_A^+ = \frac{d}{dt} n_B^+ = -\sigma_{A+B} n_A n_B \left(\frac{8\pi kT}{\mu} \right)^{1/2} w^+.$$

Скорость же обратной реакции (т.е. увеличение количества реагирующих молекул за счет распада молекул продукта) аналогично можно представить в виде

$$\frac{d}{dt} n_A^- = \frac{d}{dt} n_B^- = -\sigma_{AB} n_{AB} \left(\frac{8\pi kT}{\mu} \right)^{1/2} w^-.$$

Общее уменьшение числа молекул сорта А или сорта В в единице объема за единицу времени за счет рассмотренной реакции есть

$$\frac{d}{dt} n_A = \frac{d}{dt} n_B = -k^+ n_A n_B + k^- n_{AB},$$

где $k^+ = -\sigma_{A+B} \left(\frac{8\pi kT}{\mu} \right)^{1/2} w^+$, $k^- = -\sigma_{AB} \left(\frac{8\pi kT}{\mu} \right)^{1/2} w^-$ - так называемые константы скорости прямой и обратной химических реакций. Как видно из проведенного анализа, константы скоростей реакций не зависят от концентраций реагирующих веществ. Именно потому их называют константами.

$$v \sim \boxed{\text{частота столкновений}} \times \boxed{\text{доля столкновений, приводящих к реакции}}$$

Таким образом, константы скорости рассмотренной реакции можно представить в виде

$$k = C \cdot \exp\left(-\frac{E_A}{RT}\right)$$

Вклад величины С в изменение скорости реакции незначителен: при понижении температуры на 200°С С увеличивается примерно в 2 раза.

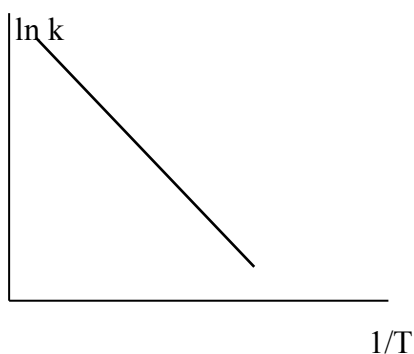
Прологарифмировав уравнение Аррениуса, получаем

$$\ln(k)=\ln(C) - E_A/RT,$$

так что энергию активации реакции можно оценить по графику зависимости $\ln k$ от $1/T$, который для реакции, «подчиняющихся закону Аррениуса», представляет собой прямую линию (рис.1.4).

Для большинства реакций значения E_A лежат в пределах от 40 до 200кДж/моль. Распространенной характеристикой зависимости скорости химической реакции от температуры является температурный коэффициент Вант Гоффа Q_{10} , равный отношению скоростей реакций при двух, различающихся на 10°C температурах.

$$Q_{10} = v_{T+10}/v_T.$$



E_A/R -определяется как наклон прямой на графике.

Рис. 1.4

Легко увидеть, что между Q_{10} и E_A существует зависимость

$$E_A = 0,1R (T+10)T \times \ln Q_{10}.$$

1.4 АКТИВНАЯ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

Поскольку теплопродукция возникает в результате химических реакций, становится очевидным, что при охлаждении организмов, не способных к активной терморегуляции, в соответствии с законом Аррениуса, должно происходить уменьшение их теплопродукции. В результате тепловой баланс должен восстановиться на более низком уровне теплообмена и при меньшей разнице температур тела и окружающей среды

Заметим, что в природе гораздо больше примеров активной терморегуляции, чем это можно было бы ожидать, следуя классификации, разделяющей животных на классы гомойотермов и пойкилотермов. Поддержание температуры тела, отличной от температуры окружающей среды, является особо трудной задачей для водных организмов, многие из которых лишены эффективной теплоизоляции и находятся в гораздо более плотной, чем воздух, и обладающей большой теплоемкостью среде. Тем не

менее, некоторым видам тунцов и крупных подвижных акул удается поддерживать температуру жизненно важных органов своего тела (глаза и головной мозг) на несколько градусов выше температуры окружающей среды. Основным источником тепла у этих рыб является диссипация энергии при совершении мышечной работы.

Некоторые виды беспозвоночных также могут, по крайней мере в активном состоянии, поддерживать повышенную относительно окружающей среды температуру тела. Так, большое количество тепла, выделяющееся в летательных мышцах, и хорошая теплоизоляция позволяют бражнику (бабочка *Manduca sexta*) при изменении температуры внешней среды от 15 до 35°C сохранять температуру в грудной области тела на уровне 41°C. У шмелей для «разогрева» грудной (летательной) мускулатуры используется «дрожь»- мышечные сокращения, не сопровождающиеся внешней работой. Сохранению тепла у шмелей способствует хорошая теплоизоляция грудного отдела. Когда шмель кормится на цветке при температуре воздуха ниже +26°C, у него возобновляется дрожь. Благодаря непрерывной дрожи шмель может поддерживать температуру грудного отдела на уровне +32 ÷ +35°C при температуре воздуха от 9 до 24°C. При повышении температуры воздуха возрастает и температура шмеля. Перед полетом шмель может «разогреться» до 45°C. У неподвижного шмеля наряду с дрожью источником тепла может быть и особое сочетание экзотермических химических реакций, представляющих собой короткозамкнутый метаболический путь.

Источники тепла, используемые для повышения температуры тела, могут быть различны. Таким активным организмам, как тунцы, летающие насекомые и птицы или бегающие млекопитающие, для этой цели бывает достаточно тепла, выделяющегося при мышечной работе. Источником тепла неподвижного животного бывает дрожь, при которой в мышцах происходит расщепление АТФ (с выделением тепла) обычной актин-миозиновой АТФ-азной системой. Однако дрожь редко используется для генерирования тепла в течение длительного времени. У млекопитающих ее заменяет термогенез, контролируемый гормонами щитовидной железы (тироксин, трийотиронин). Под воздействием этих гормонов активируется Na^+ , K^+ -АТФ-азная система мембран калоригенных тканей – печени, скелетных мышц и почек (головной мозг, половые железы и глазная мускулатура мало чувствительны к калоригенному действию гормонов щитовидной железы). Источником тепла у млекопитающих, как и у насекомых, служат богатые энергией связи АТФ.

Особую роль в термогенезе у млекопитающих (особенно зимоспящих) играет бурая жировая ткань. Она либо окружает жизненно важные органы, либо лежит на пути притекающей к ним крови. Тепло, образующееся в бурой жировой ткани, эффективно направляется к двум ключевым органам – сердцу и головному мозгу, непрерывная работа которых необходима для поддержания жизни. Для бурой жировой ткани характерно обилие округлых митохондрий с кристами усложненной конфигурации. В период акклимации к

холоду кристы бывают окружены жировыми капельками. Таким образом, эта ткань содержит как «топливо», так и «аппаратуру» для интенсивного окислительного обмена. В бурой жировой ткани окисление жирных кислот может быть не сопряжено с фосфорилированием, как в других тканях с интенсивным клеточным дыханием. Энергия, высвобождаемая при окислении ацетил-КоА, не запасается в богатых энергией связях АТФ, а рассеивается в виде тепла. Эта бурая жировая ткань находится под гормональным контролем (реагирует на катехоламины, например, адреналин). Механизм «разобщения» окислительного фосфорилирования изучен недостаточно. Предполагается, что важными разобщающими агентами могут служить свободные жирные кислоты. Тепло, порождаемое метаболизмом бурой жировой ткани, имеет для млекопитающих большое значение в ранний период постнатальной жизни, при акклимации к холоду и во время пробуждения от зимней спячки.

1.5 БИОХИМИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ МЕТАБОЛИЗМА

Организмы, не способные эффективно сопротивляться охлаждению, вынуждены пользоваться иной стратегией адаптации. Некоторые из них обладают выраженной способностью поддерживать более или менее постоянную интенсивность обмена веществ в достаточно широком диапазоне температур внешней среды (тела). В этом случае метаболический гомеостаз (энантиостаз) поддерживается не температурным гомеостазом, а биохимическими механизмами регуляции интенсивности метаболизма. При изучении этих механизмов особое внимание исследователи уделяют активности ферментов акклимированных и неакклимированных к пониженным температурам организмов. Рассматриваются, по крайней мере, три возможные стратегии сохранения достаточно высокого уровня метаболизма при понижении температуры: увеличение количества ферментов, изменение качественного состава ферментов и регуляция активности ферментов с помощью тех или иных факторов. Каким образом можно изменить ферментативную активность ферментов? Одним из наиболее очевидных путей такой регуляции может быть изменение микроокружения ферментов. Например, если учесть, что многие важные ферментные системы ассоциированы с мембранами, становится ясным, что изменение жирнокислотного состава мембран может повлиять на активность ферментов. Имеются экспериментальные подтверждения этого утверждения: 1) степень активности ферментов в большинстве случаев пропорциональна степени ненасыщенности жирных кислот; 2) при акклимации животных к пониженным температурам наблюдается сдвиг спектра жирных кислот в сторону, соответствующую ненасыщенным жирным кислотам.

Таким образом, адаптация живых организмов к пониженным температурам может базироваться на поведенческих реакциях, механизмах,

обеспечивающих температурный гомеостаз, либо на компенсаторных изменениях в биохимии клеток.

1.6 ЖИЗНЬ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Обитатели литосферы, избегая экстремальных температур, тем не менее, способны сохранять активность при достаточно низких температурах. Основными способами сопротивления холоду в этом случае являются повышение интенсивности питания, дыхания и хорошая теплоизоляция организма. Например, заселяющие районы Арктики со среднемесячной температурой января -50°C землеройки (самые мелкие млекопитающие) обладают необычайной прожорливостью: при 17°C они поедают количество пищи, составляющее в сутки $150\div 190\%$ веса тела, а при 0°C - еще больше. Эффективный способ адаптации избран пингуинами, обитающими в исключительно суровых условиях Антарктиды. Хорошая теплоизоляция пингинов является существенным дополнением к их способности долгое время обходиться без еды.

На границах вечной снеговой линии в горах и в полярных областях в почве, во мхах и лишайниках встречаются организмы, у которых генетически выработалась способность ускоренно развиваться в течение короткого вегетационного периода, а затем переходить в состояние длительного покоя. В горах на высоте выше 4000м большинство видов насекомых остаются активными. Предпочитаемая ими температура находится в пределах $+2\div +10^{\circ}\text{C}$. Ряд видов проходят развитие и метаморфоз при температурах $+1,7\div -1,5^{\circ}\text{C}$. Их развитие протекает медленно, некоторые виды развиваются в течение нескольких лет, зимую один год в одной фазе, а следующий - в другой. Всю жизнь на ледниках проводит червь из отряда *Oligochaeta*, обнаруживаемый в больших пространствах от Орегона до Аляски. На ледниках Альп обнаружен червь *Mesenchytralus solifugus rainierensis*, личинки которого вылупляются при температуре ниже 0°C . Большинство высокогорных насекомых имеет небольшие размеры тела ($3\div 3,5\text{мм}$). Тело обитающих на снежных полях и скалах животных часто опушенное или покрыто восковым налетом.

Вблизи кромки снега в горах постоянно встречаются ногохвостки, жужелицы, чернотелки и двукрылые, питающиеся занесенными ветром и вмерзшими в лед насекомыми и другими органическими остатками. Подвижность взрослых жуков, полужесткокрылых и веснянок обнаружена ночью при температуре воздуха около $-4,5^{\circ}\text{C}$. Активность ногохвосток наблюдалась при температуре -10°C , снежной мухи *Ciona* - при -8°C . Ногохвостки, питаясь днем переносимой ветром пылью хвойных деревьев, ночью, оставаясь на поверхности Альпийских ледников, примерзали к ней. Пауки *Hypogastrura Proisotoma* на высоте 5000м охотятся за оцепеневшими

двукрылыми даже во время снегопада, а жуки *Astagobius angustratus* проявляют активность при -17°C .

В Антарктиде немногие виды активных беспозвоночных встречаются лишь в областях, где летом происходит оттаивание почвы. Это представители ногохвосток *Collembola* из семейств *Hypogastruridae*, *Onychiuridae* и *Isotomidae* и двукрылые из семейства *Chironomidae*. Ногохвостки *Isotoma klovstodi* встречаются при отрицательных температурах во мху, в скоплениях камней вместе с тихоходками (*Tardigrada*), нематодами (*Nematodes*) и простейшими. Активность этой микрофауны обычно наблюдается при температурах немного выше 0°C . Ногохвостки проявляют активность только утром до полудня при относительно высокой влажности воздуха. В Антарктиде на высоте 3600м обнаружен и описан биоценоз, состоящий из грибов, циановых водорослей, бактерий, коловраток и цист тихоходок.

В Арктике при температурах ниже 0°C большинство насекомых впадает в оцепенение, активность наблюдается в основном у двукрылых, в частности, у мух небольшого семейства *Helomyzidae*, ареал обитания которых простирается от пустынь Средней Азии и высот Памира до берегов Северного Ледовитого океана. Эти мухи подобно многим другим видам двукрылых отличаются эвритермностью и проявляют активность при температурах до -10°C .

В основе эвритермии микрофауны высокогорных областей и высоких широт и активности эвритермов при отрицательных температурах может лежать, по крайней мере, два механизма. Первый предполагает нагрев тела (например, под влиянием солнечной радиации или мышечной деятельности), в результате которого скорость биохимических реакций в организме возрастает до необходимого физиологического уровня. Второй механизм может быть связан с наличием в составе мембран молекул холестерина, разжижающих липидные бислои при пониженных температурах и компактизирующих их при повышенных температурах. В свою очередь, криофилия может быть объяснена, главным образом, наличием в составе мембран повышенного содержания ненасыщенных жирных кислот.

Криоустойчивость некоторых видов криофилов и эвритермов имеет в своей основе иные механизмы, связанные, по-видимому, с их способностью избегать или переносить замерзание воды в организме. Важно подчеркнуть, что криофилия практически всегда сопряжена с холодной стенотермией (от греч. «узкий» и «тепло»), то есть существуют в условиях слабых колебаний температуры. Особо узок температурный оптимум ногохвосток ($0 \div +5^{\circ}\text{C}$). При температурах выше $+10^{\circ}\text{C}$ они погибают. Наряду с ногохвостками наиболее стенотермны клещи. Далее следуют веснянки, некоторые двукрылые, жужелицы и полужесткокрылые. Тот факт, что температурный оптимум стенотермов высокогорья и высоких широт всегда ниже, чем температурный оптимум тех же видов равнинных животных, предполагает существование механизмов холодной адаптации стенотермов. Одним из

таких механизмов может быть регулирование ими жирнокислотного состава мембран.

Обитатели гидросферы демонстрируют не менее впечатляющие примеры адаптации, чем представители литосферы. Например, множество пресноводных организмов погибает при повышении “солености”, что происходит миллионы лет в устьях рек, впадающих в моря. Но в гипергалинных (от греч. ”сверх” и “соленый”) озерах при почти предельном насыщении солями существуют и развиваются (да еще в огромных количествах!) листоногий рачок *Artemia salina* и служащее ему пищей жгутиковое *Dunaliella*. Громадное количество животных может существовать только при достаточном насыщении среды кислородом. Есть и такие животные, которые не переносят даже небольшого снижения концентрации кислорода, например, турбуллярии *Planaria alpina* и ракообразное *Bythotrephes* - стенооксибионтные организмы. Но имеются примеры способности некоторых животных из разных групп существовать и при малом количестве кислорода или без него – некоторые водные личинки двукрылых, некоторые низшие ракообразные, нематоды и др. В арктических морях обитает немало представителей животного мира, вся жизнь и размножение которых протекает при температуре около 0°C, а иногда на 1,5-1,8°C ниже нуля, например, моллюск *Portlandia arctica*, офиуры *Ophiopleura borealis* и *Gorgonocephalus arcticus*, звезды *Asterias panopla* и *Pentaster temispinus*, креветка *Sclerocrangon ferox*, морской таракан *Mesidothea sabini*. В то же время коралловые рифы не могут развиваться при температурах ниже +21,5°C. И те и другие стенотермны. Существует и фауна горячих источников - это животные, жизнедеятельность которых может протекать при температурах 40÷50°C и выше (нематоды, личинки мух, брюхоногие моллюски и др.). Термофилы в отличие от криофилов преимущественно содержат насыщенные жирные кислоты и поэтому не могут функционировать при пониженных температурах из-за перехода мембранных липидов из жидкокристаллического в твердое гелеобразное состояние. Криофилы, в свою очередь, могут погибать при повышенных температурах из-за чрезмерного «разжижения» мембран, которое приводит к термоденатурации связанных с мембранами белков.

Корреляции между предпочитаемой криофилами температурой и их холодоустойчивостью не обнаружено. Зимующие в высокогорье семиточечные божьи коровки *Coccinella septempunctata* не переносят замораживания ниже -10 ÷ -12°C. Встречающаяся на льду и на снегу водоросль *Clamidomonas (sphaerella) nivalis* (красный налет) развивается при +5°C и выдерживает замораживание до -36°C. Обнаруженные в Арктике ногохвостки *Gomphiocephalus hadgsoni*, проявляющие активность при температурах выше 0°C, переносят замораживание до -20 ÷ -28°C.

1.7 ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ

В основе холодоустойчивости многих пойкилотермных организмов лежит их способность переносить полное или частичное замерзание тела или эффективно переохлаждаться в отсутствие льдообразования. В качестве основного показателя холодоустойчивости принято рассматривать температуру, которую данный организм переносит в течение определенного ($12 \div 24$, $48 \div 72$ ч) периода времени.

При анализе данных литературы о холодоустойчивости различных организмов следует учитывать следующее. Исследования в природных условиях не всегда могут дать информацию о предельной холодоустойчивости организмов, способных переносить достаточно низкие температуры. Например, если сообщается, что организм способен переносить температуру -35°C в течение 72 часов, это не всегда означает, что он не может переносить более низкие температуры, которые не наблюдались в ходе исследований. В свою очередь исследование в лабораторных условиях позволяет установить пределы холодоустойчивости организмов, однако, оно не всегда дает возможность учесть те условия, которые формируют эту устойчивость в природе. Вместе с тем на основании накопленных к настоящему времени данных все же можно сделать следующие заключения.

- Холодоустойчивость может формироваться не только в зоне действия низких температур, но и в засушливых регионах.

Так, однократное замораживание в лабораторных условиях образцов почв пустыни, содержащих водоросли, до -79°C и -196°C не отражалось ни на обилии, ни на видовом составе водорослей. Только после нескольких процедур замораживания – оттаивания количество водорослей уменьшилось, но оставшиеся давали рост в культуре.

- Холодоустойчивость организмов данного вида тем выше, чем более низкие температуры действуют в ареале их обитания.

Обнаруженные в Антарктике ногохвостки переносили замораживание до $-20^{\circ}\text{C} \div 28^{\circ}\text{C}$. В то же время ногохвостки, обнаруженные на участке вечной мерзлоты в районе Железноводска в составе криофильного биоценоза, состоящего из личинок, червей, моллюсков, взрослых жуков, двукрылых и даже лягушек, замерзали и погибали при температурах ниже -5°C .

- В основе криоустойчивости и криофилии лежат разные механизмы, что определяет различную криоустойчивость разных видов криофилов.

Высокогорные божьи коровки не переносят замораживания ниже $-10 \div -12^{\circ}\text{C}$. Высокогорная водоросль *Chlamidomonas* выдерживает замораживание до -36°C , а ногохвостки Антарктиды до $-20^{\circ}\text{C} \div -28^{\circ}\text{C}$.

- Пресноводные обитатели высоких и средних широт обладают разной криоустойчивостью.

Обитатели пресных водоемов умеренной климатической зоны (насекомые, различные членистоногие, моллюски и др.) высокой

криоустойчивостью не обладают. Моллюски, например, погибают при замораживании до $-1 \div -2^{\circ}\text{C}$. В то же время пресноводные личинки хирономид и некоторые другие пресноводные обитатели Арктики приспособлены к замерзанию: вмерзшие в лед личинки и ракообразные адаптированы к зимовке при температурах $-20^{\circ}\text{C} \div -24^{\circ}\text{C}$. Более того, личинки хирономид способны переносить многократное замораживание-оттаивание.

- Холодоустойчивость морских обитателей высоких широт (Арктика) коррелирует со степенью воздействия на них атмосферного холода.

Рыбам и беспозвоночным, все время находящимся в морской воде, нет необходимости развивать повышенную холодоустойчивость. Частично соприкасающиеся с воздухом во время отлива моллюски сублиторальной зоны *Lacuna vincta* переносят замораживание только до -6°C . Сублиторальные моллюски *Cardium edule*, зарывающиеся в песок и полностью защищенные от действия атмосферного холода слоем воды, не переносят охлаждения ниже $-1,9^{\circ}\text{C}$. В то же время литоральные животные, которые во время отлива длительное время подвергаются действию атмосферного холода ($-20^{\circ}\text{C} \div -25^{\circ}\text{C}$) в течение 6 \div 8 месяцев могут находиться без особого вреда для себя при температурах до -30°C в замерзшем или частично замерзшем состоянии. Температура воды в арктических водах достигает $\sim -1,9^{\circ}\text{C}$. Некоторые морские беспозвоночные и рыбы имеют точку замерзания крови и тканей несколько выше этой температуры и замерзают при соприкосновении со льдом. Мелководные рыбы, имеющие более низкую точку замерзания за счет повышенного содержания в организме солей и антифризных белков, имеют ничтожные шансы замерзнуть даже при соприкосновении с кристаллами льда.

- Холодоустойчивость арктических рыб и литоральных животных подвержена сезонным колебаниям.

Температуры замерзания крови трески *Gadus Ogas* и бычка *Muoxoscephalus scorpius* летом находится в пределах $-0,77^{\circ}\text{C} \div -0,87^{\circ}\text{C}$, а зимой при температуре воды $-1,7^{\circ}\text{C}$ - в пределах $-1,47^{\circ}\text{C} \div -1,5^{\circ}\text{C}$. Многощетинковые колчэнцы *Spirorbis* в зимнее время переносят температуры $-12^{\circ}\text{C} \div -14^{\circ}\text{C}$ в течение 72 часов и $-18^{\circ}\text{C} \div -20^{\circ}\text{C}$ в течение 12 часов; в летнее время большинство этих червей повреждается температурами $-12 \div -14^{\circ}\text{C}$ в течение 12 часов. Яйца с зародышами и молодь брюхоногих моллюсков *Lacuna pallidula* и *Littorina obstusata*, развивающиеся на литорали, выдерживают зимой и летом температуры $-12^{\circ}\text{C} \div -13^{\circ}\text{C}$ в течение 76 и 12 часов соответственно.

- Холодоустойчивость насекомых изменяется в пределах вида: она связана с климатическими факторами и, по-видимому, закреплена наследственным отбором.

В умеренном поясе зимующие близко к поверхности почвы недостаточно адаптированные к холоду беспозвоночные часто массово гибнут в суровые зимы при отсутствии снегового покрова. В то же время

некоторые виды приспособились к низким температурам, зимую на небольшой глубине в почве, например, луговой мотылек *Loxostege sticticalis*. Температуры до -30°C и ниже хорошо переносят древесные жуки, например, древооточцы *Diarisia virginata*, *Synchroa punctata*, *Polygraphys*, перепончатокрылые *Bracon cephu*, *Eurytova gigantea*, *Eurostasalidaginis* (среди двукрылых). Высокой устойчивостью к холоду обладают многочисленные бабочки. Наибольшей холодоустойчивостью характеризуются личинки, затем яйца и куколки, меньшей – имаго. Имеются свидетельства об «успешной» зимовке личинок короеда *Seolytus multistriatus* (под корой в переохлажденном или частично замерзшем состоянии) и гусениц озимой совки *Mamestra* sp. (на коре в замерзшем состоянии) при температурах, достигавших -55°C и длительное время не опускавшихся ниже -40°C . Диапаузирующие гусеницы кукурузного мотылька *Pyrusta nubilalis* из районов Украины, Ставрополя и Северного Кавказа, зимующие в полостях крупностебельчатых растений, переносят не только длительное замораживание до -30°C , но и многократное замораживание-оттаивание. В то же время гусеницы лугового мотылька из южных Штатов Америки, отличающихся короткими теплыми зимами, подобной холодоустойчивости не проявляют.

1.8 МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ (ЗИМОСТОЙКОСТЬ) РАСТЕНИЙ

1.8.1 Годичный цикл развития древесных растений.

Морозоустойчивость

В условиях умеренного климата древесные растения выработали годичный цикл развития, включающий четыре основных периода: рост побегов, скрытый рост, глубокий покой и вынужденный покой.

В период роста побегов, особенно в его начале, в тканях растений активируется метаболизм ростовой направленности:

- в результате интенсивного сокодвижения ткани насыщаются водой;
- начинается синтез нуклеиновых кислот, белков и фосфолипидов;
- в почках, коре и растущих листьях происходит значительное накопление структурных белков;
- в меристемальных тканях отмечается высокий уровень РНК и метаболитов (моносахаридов, аминокислот);
- наблюдаются высокий уровень аэробного дыхания, высокая активность цитохромоксидазы;
- о повышении интенсивности использования энергии макроэргов свидетельствуют пониженный уровень АТФ и высокая активность АТФ-азы.

Период роста побегов у зимостойких растений, как правило, более короткий, чем у незимостойких, и соответствует климату региона. У незимостойких рост начинается позже и происходит менее интенсивно.

Повышенное содержание воды в тканях растений в период роста побегов снижает их морозоустойчивость.

Для периода скрытого роста характерны затухание или прекращение видимого роста побегов и их рост в толщину, закладка, дифференциация и рост генеративных почек.

В листьях, вегетативных почках и коре побегов происходит значительное снижение интенсивности фотосинтеза и дыхания, активности АТФ-азы и цитохромоксидазы, снижается содержание РНК, фосфолипидов, растворимых и структурных белков.

Метаболическая активность в течение этого периода перемещается из вегетативных органов в репродуктивные – генеративные почки и формирующиеся плоды.

Период скрытого роста у зимостойких пород начинается и завершается значительно раньше, чем у незимостойких. В частности, дифференциация генеративных почек озимого типа может происходить у зимостойких растений в августе при температуре воздуха выше $+15^{\circ}\text{C}$, а у незимостойких – в сентябре при температуре около 0°C . В связи с тем, что закладка и дифференциация генеративных почек у каждого данного сорта растений в значительной степени определяется температурой воздуха, а начальные стадии дифференциации происходят при среднесуточной температуре не выше $18^{\circ}\text{C} \div 20^{\circ}\text{C}$, закладка почек озимого типа в северных районах начинается раньше, чем в южных. К концу периода скрытого роста активность физиологических процессов в тканях растений снижается, и все ростовые процессы прекращаются. Прекращение роста того или иного органа сопряжено с повышением содержания в нем сахарозы.

Период глубокого покоя отличается тем, что почки растений, вошедших в этот период, не способны возобновить рост даже при самых благоприятных внешних условиях. Для большинства древесных пород средней полосы глубокий покой начинается в августе – сентябре, а завершается в ноябре – декабре. В отличие от покоя древесных растений тропиков это не только период годового цикла, в течение которого протекают процессы, создающие потенциал физиологической активности для вегетации в следующем году, но и период формирования зимостойкости.

В условиях умеренного климата нормальному прохождению и завершению глубокого покоя способствуют пониженные температуры и анаэробизм, создающийся в результате осеннего листопада. К внутренним факторам, влияющим на глубокий покой можно отнести изменение соотношения гормонов роста и ингибирования.

Ранее существовала точка зрения, что в этот период подготовка растений к зиме связана, преимущественно, с распадом сложных органических соединений и накоплением низкомолекулярных веществ, создающих «осмотический актив», повышающий морозоустойчивость

клеток. Но затем было установлено, что во время глубокого покоя в почках и ветках древесных растений происходит накопление биополимеров и других высокомолекулярных органических соединений (РНК, белков, фосфолипидов, олигосахариридов, кислоторастворимых фосфорно-органических соединений и др.). С одной стороны, этому способствует отток этих веществ из листьев в зимующие органы, с другой – синтез новых соединений. Своевременный листопад не только обеспечивает наземные органы растений различными метаболитами, но и создает условия для синтеза высокомолекулярных органических соединений, ограничивая доступ кислорода в ткани. Условия анаэробноза расширяют возможности синтеза и других соединений, в частности, этилового спирта. Во время глубокого покоя происходит и образование комплексов высокомолекулярных соединений. Накопление сложных органических соединений и их комплексов сопровождается увеличением водоудерживающей способности тканей и повышением их морозоустойчивости.

Морозоустойчивость зимостойких растений повышается, начиная с августа, и достигает высокого уровня уже в октябре. Так, если в начале августа все клетки веток погибают при -5°C от внутриклеточного льда, то в сентябре способность растений предотвращать внутриклеточное кристаллообразование повышается, а с октября и далее к зиме внутриклеточный лед не образуется даже при сравнительно быстром охлаждении. Уменьшение вероятности внутриклеточного образования может быть связано: а) с ускорением процессов обезвоживания в результате увеличения проницаемости протопластов для воды; б) с нарушением связей между клетками, осуществляемых плазмодесмами, что исключает распространение внутриклеточного льда от клетки к клетке (см. далее); в) с приобретением цитоплазмой свойств достаточно устойчивого геля. Одновременно возрастает и устойчивость клеток к обезвоживанию, чему способствует, в частности, освобождение протопластов от связей с клеточной стенкой – втягивание плазмодесм.

Период глубокого покоя, как и период роста побегов, характеризуется низким уровнем АТФ и высокой АТФ-азной активностью. Максимум содержания АТФ отмечен только в январе, когда биосинтетические процессы прекращаются.

Таким образом, в период глубокого покоя в зимующих органах древесных растений происходят сложные структурно - метаболические изменения, повышающие зимостойкость и создающие резерв для более интенсивного роста в новом годичном цикле.

Вынужденный покой растений поддерживается, главным образом, условиями внешней среды. Изменение этих условий способно спровоцировать преждевременный выход растений из состояния покоя. Морозоустойчивость древесных растений в этот период максимальна. В надземных органах зимостойких растений в этот период отмечается высокий уровень содержания биополимеров и других сложных соединений (белков (особенно структурных и глютенинов, ферментов, РНК, фосфолипидов,

олигосахаридов и др.), а также высокое содержание комплексных соединений (белок – углеводные комплексы, комплексы РНК – белок, РНК – липиды и др.). Высокая водоудерживающая способность и развитая эндоплазматическая сеть в тканях зимостойких растений – еще одна из важных их особенностей.

Подводя итог вышесказанному, отметим, что в основе адаптации растений того или иного региона лежит соответствие их годовых ритмов климатическим условиям ареала обитания. Так, древесные растения умеренного климата, ритмы которых синхронизованы с сезонными изменениями в средних широтах, могут не только оказаться беззащитными перед климатическими условиями Севера, но и быть бесплодными в регионах, где среднесуточная температура зимой не опускается ниже +10°C

1.8.2 Вне- и внутриклеточное кристаллообразование в растительных клетках

Повреждение растительных клеток связывают, главным образом, с действием двух факторов, а именно с внеклеточным и внутриклеточным льдообразованием. Сообщалось также, что не устойчивые к холоду растения могут повреждаться и без замерзания в них воды, причем, тем быстрее, чем ниже температура. Морозостойкие растения используют пониженные температуры для повышения устойчивости к замораживанию. Непосредственное влияние температуры может быть связано с коррекцией метаболизма и повышением чувствительности охлаждаемых протопластов к действию других повреждающих факторов.

Наблюдения за процессами кристаллообразования в тканях растений проводятся методом криомикроскопии. Срезы тканей при этом помещают в воду или масло. Основная сложность таких наблюдений – наличие нескольких слоев клеток. В частности, наблюдать за клетками паренхимы приходится через клетки эпидермиса, которые мешают наблюдению. С понижением температуры клетки паренхимы видны лучше, благодаря тому, что толщина клеток эпидермиса уменьшается вследствие дегидратации их льдом, образующимся в межклетниках. Наблюдения показывают, что в процессе внеклеточного кристаллообразования:

- клетки паренхимы (в частности листьев) сжимаются, а межклетники расширяются;
- разрастание льда из межклетников между клетками эпидермиса и паренхимы отделяет их друг от друга;
- разъединение клеток разрастающимся внеклеточным льдом наблюдается и в листочках мха *Pterydophyllum lucens*, которые не имеют межклетников, т.к. состоят всего их одного слоя клеток;
- образование льда на поверхности клеток наблюдается также при замораживании меристемальных тканей;

- при отогреве живые клетки полностью восстанавливают свои размеры и форму, а погибшие и поврежденные клетки расправляются не полностью.

Некоторые исследователи считают, что в целых растениях и в их органах внеклеточный лед быстро распространяется по сосудам и межклетникам. Разрастание внеклеточного льда происходит за счет удаляемой из клеток воды. Закаливание растений способствует лучшей отдаче клетками воды. Поэтому закаленные клетки скорее погибнут от внеклеточного льда, чем от внутриклеточного.

Обезвоживание внеклеточным льдом и высушивание растительных клеток приводит к следующим эффектам:

- уменьшается содержание воды в протопластах, то есть сокращается объем вакуолей и происходит обезвоживание самой протоплазмы;
- сжатие протопластов, соединенных с клеточными стенками, приводит к развитию механических напряжений (в результате растяжения);
- при отделении клеток, первоначально соединенных плазмодесмами, друг от друга может происходить нарушение проницаемости клеточных мембран.

При закаливании плазмодесмы втягиваются внутрь клеток, что повышает устойчивость последних к внеклеточному кристаллообразованию. Втягивание плазмодесм происходит в результате дегидратирующего действия концентрированных соков при пониженных температурах. В искусственных условиях плазмолиз (дегидратация растительных клеток) можно вызвать обработкой гипертоническими растворами непроникающих в клетку веществ, например сахарозой. Обработка растворами сахарозы при пониженных температурах может быть использована, в частности, на этапе подготовки меристемальных тканей к криоконсервированию.

Плазмолизирующие растворы типа сахарозы оказались, однако, неэффективными при замораживании клеток листовой паренхимы. Эти клетки погибали при осмотическом отнятии у них воды при той же степени обезвоживания, которая возникает при дегидратации внеклеточным льдом. При искусственном плазмолизе протопласт отделяется от стенок, однако плазмодесмы могут оставаться внутри стенок даже при сильном плазмолизе.

Интересно провести аналогию между ростом кристаллов на поверхности клеток и замораживанием гелей: при медленном охлаждении до субнулевых температур кристаллы льда не проникают в глубь геля желатина, а растут на их поверхности.

Механизмы повышения устойчивости растительных клеток к внеклеточному кристаллообразованию пока не вполне ясны. Возможно, определенную роль здесь играет как структурирование протоплазмы клеток с повышением их водоудерживающей способности, так и накопление в клетках криозащитных веществ типа глицерина. Вместе с тем очевидна роль внеклеточного кристаллообразования в защите клеток от появления в них кристаллов внутриклеточного льда.

С образованием льда внутри клеток связана, прежде всего, гибель не устойчивых к холоду и незакаленных растений. Закаливание приводит к повышению устойчивости клеток к быстрому замораживанию. Так, если в тканях незакаленных растений внутриклеточный лед образуется при охлаждении со скоростями выше 0,1°С/мин, то для появления внутриклеточного льда в тканях закаленных растений требуются скорости выше 1°С/мин и даже 10°С/мин. Для примера приведем скорости охлаждения, выше которых становится возможным образование внутриклеточного льда в различных биологических объектах (в отсутствии переохлаждения): амебы -1°С/мин, яйца морского ежа - 1°С/мин, дрожжи – 10, 20 ÷ 50°С/мин; кишечная палочка – 50 ÷ 100°С/мин, эритроциты человека - 4000°С/мин. Скорости охлаждения, необходимые для предотвращения внутриклеточного кристаллообразования в клетках растений весьма различны и зависят от размеров клеток и вакуолей, проницаемости протопластов для воды, концентрации клеточного сока и т.д.

Для образования внутриклеточного льда в тканях закаленных растений требуются не только скорости охлаждения большие, чем для его образования в незакаленных, но и большие величины переохлаждений.

Не исключено, что внутриклеточный лед может возникать при большом переохлаждении в вакуоли или цитоплазме растительных клеток путем спонтанного зародышеобразования. «Затравкой» для внутриклеточного льда, по-видимому, может служить и внеклеточный лед. Существуют и экспериментальные доказательства проникновения внутриклеточного льда по соединяющим клетки плазмодесмам через поры в клеточных стенках.

Растительный объект*	Скорость охлаждения, приводящая к внутриклеточной кристаллизации, °/мин
Паренхима коры бузины	
закаленная	15
незакаленная	0,3
Кладофора	3 ÷ 5
Эпидермис краснокочанной капусты	1
традесканция	
тычиночные волоски	0,1
листовой эпидермис	0,02
Молодые листочки мха	
<i>Mnium undulatum</i>	0,05

*Если при криомикроскопических исследованиях растительные ткани находятся в воде, скорости охлаждения, требуемые для внутриклеточного кристаллообразования, в 2 ÷ 4 раза выше, чем если он находятся в масле (по-видимому, масло затрудняет дегидратацию клеток внеклеточным льдом).

Клеточные стенки и мембраны протопластов являются барьерами для льда (по крайней мере, до определенной степени переохлаждения). На задержку клеточными стенками и мембранами проникновения льда указывают, в частности, следующие наблюдения. При криомикроскопических исследованиях отмечается последовательное «потемнение» контактирующих клеток в ходе замораживания (это потемнение связывают с рассеянием света, образовавшимся внутри клеток, кристалликами льда). Каждая клетка темнела за время порядка $1/10$ с, а время между потемнениями соседних клеток составляло от 1 до 10с. Такое последовательное потемнение можно наблюдать, например, на клетках внутреннего эпидермиса чешуи лука. Наблюдаемое вслед за потемнением просветление связывают с рекристаллизацией, приводящей к укрупнению кристаллов. Сообщалось, что кристаллы внутриклеточного льда могут расти не только в результате перекристаллизации, но и за счет воды соседних незамерзших клеток.

Иногда внутриклеточный лед может появляться между клеточной стенкой и протопластом, что должно приводить к обезвоживанию последнего. Подобное явление наблюдали, в частности, на препаратах листовой паренхимы бегонии. Объем и конфигурация клеток при этом изменялись мало, а протопласты начинали быстро сжиматься, отделяясь от стенок. После оттаивания отмечалась деградация протопластов. Подобные явления характерны и для других клеток, но не всегда сопровождаются их гибелью.

При достаточно медленном охлаждении лед в отдельных клетках может отсутствовать, хотя они окружены клетками со льдом, которые по свидетельству ряда авторов могут увеличиваться в объеме за счет дегидратации соседних клеток.

Еще одним барьером для льда является мембрана тонопласта: проникновение льда в вакуоль происходит с задержкой. Сообщалось и о барьерных свойствах клеточного ядра. Имеются сообщения о более медленном росте льда в цитоплазме, чем в вакуоли, и о появлении льда сначала в протопласте, а затем в плазмолитике.

При закаливании происходит увеличение проницаемости протопластов для воды. Увеличение скорости обезвоживания – один из механизмов защиты клеток от внутриклеточного льда. Защитой ото льда, появляющегося между мембраной протопласта и клеточной стенкой, может быть втягивание клеткой на этапе закаливания плазмодесм и освобождение протопласта от связи с клеточной стенкой. Нельзя исключать и такую возможность защиты от образования внутриклеточного льда, как структурирование протоплазмы – образование в ней прочной гелеподобной структуры.

1.9 АНАБИОЗ И ГИПОБИОЗ

Среди приспособлений (адаптаций), при помощи которых живые организмы переживают неблагоприятные для них условия существования, видное место занимает переход в состояние полного или относительного покоя. Явление полного обратимого прекращения обменных процессов в организме получило название анабиоз, а существенное замедление этих процессов – гипобиоз.

Многие пресноводные микроскопические животные (коловратки, листоногие, ветвистоусые ракообразные и др.) образуют покоящиеся или зимние яйца, способные переносить высыхание или зимние низкие температуры. Например, низшие ракообразные *Entomostaca* – водяные блохи (род *Daphnia*) способны откладывать как летние, так и зимние яйца. Последние имеют более прочную оболочку. Интересно заметить, что для некоторых видов ракообразных высыхание или замерзание яиц является необходимым условием продолжения их развития. Длительное время могут находиться во внешней среде яйца некоторых паразитических червей. По меньшей мере 9 лет могут сохранять жизнеспособность яйца рачка *Artemia salina*. Сходные стадии покоя присущи пресноводным губкам и мшанкам (геммулы и статобласты), но это не яйца, а многоклеточные комплексы.

Многие пресноводные простейшие (корненожки, инфузории) и микроскопические многоклеточные (тихоходки, нематоды, коловратки и др.) при наступлении неблагоприятных условий преобразуются в цисты. У паразитических простейших образование цист связано с их выходом во внешнюю среду. Дизентерийная и другие формы амёб, паразитирующие в кишечнике человека, будучи выведены во внешнюю среду (воду, почву) в активном состоянии быстро погибают и не могут служить источником заражения. Заражение осуществляется особыми формами существования амёб – цистами. Образование цист происходит при попадании амёб в нижние отделы кишечника и прямую кишку. Амёбы втягивают псевдоподии, выбрасывают пищевые частицы, округляются. Затем эктоплазма выделяет тонкую, но прочную оболочку. Этот процесс носит название инцистирование. Одновременно с образованием оболочки ядро дважды последовательно делится, причем деление ядра не сопровождается делением цитоплазмы. Таким образом, образуются характерные для дизентерийной амёбы четырехядерные цисты, которые обладают большой стойкостью и, попадая в воду или почву, сохраняют жизнеспособность в течение до 2 – 3 месяцев. Но нагревание или высушивание для этих цист губительно.

Другие паразиты человека – лямблии, живущие в верхних отделах тонкого кишечника, также могут инцистироваться: теряют жгутики и выделяют оболочку.

Паразиты лягушек опалины (*Opalina*) образуют цисты, которые покоятся на дне водоемов, пока не проглатываются головастиками.

Особый вид цист образуют грегарины (*Gregarina*), относящиеся к типу споровиков. Отряд грегариин представляет собой 500 видов паразитов беспозвоночных. Наибольшее число из них обитает в кишечнике членистоногих и насекомых, некоторые паразитируют в кольчатых червях,

иглокожих и оболочниках. Размножаются грегарины половым путем: достигнув предельного роста, теряют эпимерит и соединяются попарно. Вокруг такой пары выделяется общая оболочка – циста. В процессе многократных делений внутри цисты образуется множество мелких одноядерных клеток. Некоторые грегарины дают начало женским (неподвижным) и мужским (подвижным) гаметам. Образующиеся в результате оплодотворения (слияния) зиготы сразу же покрываются оболочкой, принимая при этом веретенообразную, а нередко бочкообразную форму. Оболочка цисты в этот период развития еще не разрушается: многочисленные ооцисты лежат в оболочке цисты. На этой стадии, а иногда несколько позже, происходит выход цисты с ооцистами во внешнюю среду. Каждая ооциста в последующем образует 8 спорозоидов – очень маленьких, червеобразной формы клеток. В дальнейшем из каждого спорозоида в организме «хозяина» развивается грегарина.

Паразиты рыб – инфузории ихтиофтириус, выходя из тканей рыб в воду и оседая на неподвижных предметах, образуют оболочку. Циста тотчас начинает ряд последовательных делений (10-11раз), образуя ~2000 мелких округлых, покрытых ресничками особей.

Приведенные примеры показывают, что не все цисты можно рассматривать как стадии покоя, некоторые выступают, скорее, в роли определенных стадий развития, не устойчивых к действию экстремальных факторов. Тем не менее, многие цисты демонстрируют примеры высокой устойчивости. Цисты коловраток, например, способны переносить не только замораживание в широком диапазоне температур, но и кратковременный (5 мин) нагрев до 100°C. Во льду Гренландии обнаружены цисты инфузорий *Colpoda*, оказавшиеся жизнеспособными. Опыты с циклическим изменением температуры в течение суток +25 → -20 ÷ -30 → +25°C показали, что инфузории *Colpoda taupast* в течение первых суток преобразуются в цисты и сохраняются в последующем в такой форме. Интересно, что при таком температурном режиме бактерии *Micococcus luteus* и ряд других, в частности, выделенные из почв Антарктиды, успевали размножаться, хотя и менее интенсивно, чем в термостате.

К перечисленным стадиям покоя можно добавить споры и семена растений. Устойчивость стадий покоя во многом определяется способностью обратимо терять воду и переходить в состояние ангидробиоза. Например, оплодотворенные покоящиеся яйца артемий способны к обратимой потере практически всей воды. Способностью к высыханию обладают яйца ногохвосток и коловраток, семена растений и даже некоторые целые растения.

Образование цист также может быть связано с потерей воды, сопровождающейся реструктуризацией цитоплазмы. Имеются свидетельства о «загустевании» и уплотнении цитоплазмы клеток коловраток и других животных при переходе в состояние ангидробиоза. Наблюдение процессов высушивания коловраток и тихоходок выявляет их заметное съеживание и уплотнение. Черепашья пиявка *Ozobranchus jantscanus* превращается при

высушивании в пуговкообразную, твердую, как дерево, черную сухую пластинку, уже не похожую на червя. Протоплазма сухих семян приобретает свойства твердого геля. Вакуоли в клетках высушенных растений (например, папоротника *Ceterach*) превращаются в «твердые тела».

Ангидробиоз представляет собой чрезвычайно распространенное явление в жизни многих организмов. Иллюстрацией тому является фауна и флора пересыхающих водоемов. При увлажнении сухого ила, сохранявшего влажность $1,7 \div 4\%$ в течение $1 \div 10$ лет, в нем обнаружены в жизнеспособном состоянии многочисленные представители животного мира (инфузории- парамеции; сувойки; корненожки; ракообразные – жаброногие, ветвистоусые, ракушковые, веслоногие; коловратки и др.), а также разнообразные водоросли (зеленые, диатомовые, эвгленовые). Сообщалось о возможности высыхания личинок комара *Polypedilum vanderplanki* Hint, обитающего в Нигерии и Уганде. В соляных пластах на глубине 209м обнаружены два вида галобактерий *Pseudomonas halocrenae*, просуществовавших в ангидробиотическом состоянии 180 млн. лет. В нерастворимых остатках ископаемых калийных солей обнаружены водоросли в возрасте 350 млн. лет. Синезеленая водоросль *Nostoc commune* 107лет сохраняла жизнеспособность в гербарии. Некоторые виды синезеленых водорослей *Cyanophyte* из степных областей под водой образуют студенистую массу, а на суше превращается в сухую черную корочку, которую «оживляют» дожди. Способностью к ангидробиозу обладают некоторые зеленые водоросли, покрывающие зеленым налетом нижнюю часть елей, некоторые виды мхов, лишайники – ягель (олений мох) и парамелия высыхают так, что при растирании пальцами превращаются в пыль, но после увлажнения «оживают». Из высших растений способностью к ангидробиозу обладают бронец (*Selaschnella lepidophyla*) – представитель прерий Американского континента и геберлея (*Heberlea rhodopensis*) – реликт третичного периода, цветок, похожий на примулу. Первое сохраняло жизнеспособность в течение 11 лет в гербарии, второе в высушенном состоянии сохраняло жизнеспособность свыше 2 лет. Семена злаков сохраняли всхожесть на протяжении 50 лет, а семена сорняков – 100 лет.

Важным звеном в переходе к онтогенетическому анабиозу является образование оболочек у спор микроорганизмов, цист многоклеточных организмов, семян высших растений и зимних яиц. Достаточно высокая механическая прочность, плохая проницаемость и устойчивость оболочек к внешним воздействиям обусловлены их структурой и составом. Оболочки цист эмбрионов *Artemia salina* составляют около 20% массы цист, а оболочки зрелых цист амебы *Acanthamoeba sp.* - около 37%. Часто оболочки бывают многослойными. Споры бактерий содержат 2-3 внешних слоя и 2-3 внутренних, оболочка цист *Acanthamoeba* - двухслойная.

Другим важным условием длительного сохранения жизнеспособности при прекращении процессов метаболизма является дегидратация. Дегидратация приводит, с одной стороны, к увеличению вязкости η среды по закону $\eta \sim \exp(E_A/k_0T)$ в результате чего замедляются транспорт метаболитов и

биохимические реакции; с другой – к сближению структур и их дезорганизации в результате нарушения гидрофильных связей. Адаптированные к высушиванию организмы для предотвращения негативных последствий высушивания используют стратегию замещения воды на потерявших ее поверхностях фосфолипидами, стеринами, сахарами и т.д. Возможно, благодаря именно этой стратегии происходит ингибирование части ферментов, наблюдаемое, в частности, при ангидробиозе семян. В связи с тем, что быстрая потеря воды при переходе в состояние анабиоза (ангидробиоза) может быть причиной чрезмерных механических деформаций и привести к повреждению клеток, в ходе эволюции наряду с развитием соответствующих особенностей строения выработались приспособления, обеспечивающие постепенное высушивание. У коловраток и тихоходок в начале высушивания происходит образование плотной, бочкообразной конфигурации, нематоды сворачиваются в плотную спираль, что уменьшает поверхность испарения. От слишком быстрого высушивания предохраняет образование цист, имеет значение и наличие в окружении высушающихся организмов мха и песка.

При переходе от анабиоза к жизнедеятельности восстановление прежних размеров и формы организма сопровождается восстановлением структуры и содержимого клеток. Твердая структура цитоплазматического геля по мере увеличения содержания воды претерпевает характерные для набухающего геля изменения: увеличивается размер промежутков в остове геля, повышается количество свободной воды, усиливается связь между отдельными частями набухающей гелевой структуры. В зоне критической влажности наблюдается скачкообразное изменение ряда физических характеристик (электропроводности, диэлектрических свойств и др.). Для семян пшеницы критическая влажность составляет 14÷15%, для дрожжей – около 10%. При возвращении к жизнедеятельности неактивные ферменты переходят в активное состояние, вероятно, освобождаясь от ингибиторов. Происходят и другие изменения. Например, в покоящихся цистах эмбрионов артемий содержится большое количество глицерина (2÷6% сухой массы) и трегалозы. При выходе из анабиотического состояния количество глицерина сначала медленно уменьшается по мере формирования личинки (науптилуса), а при высвобождении науптилуса из цисты оно резко падает до очень низкого уровня. Подобная динамика характерна и для разнообразных ингибиторов.

Продолжительность возвращения высохших организмов к жизнедеятельности определяется, вероятно, особенностями их строения, развития и обмена веществ. Тихоходки начинают первые движения через 5 ÷ 20 мин после смачивания водой и полностью восстанавливают жизнедеятельность через 22 ÷ 35 мин. Полная влагонасыщенность высохших лишайников достигается через 30 ÷ 55 мин после погружения в воду. К этому же времени возобновляется жизнедеятельность лишайников, в частности, фотосинтез. Личинки нематод из однолетних пшеничных галл

становились подвижными через 4 ÷ 6 часов после помещения в воду. Цисты эмбрионов *Artemia salina* возобновляли обмен веществ менее чем через час после погружения в 0,5М NaCl, но потребовалось 24 часа для того, чтобы из 50% цист вылупились личинки. Для высушенных семян продолжительность перехода к активной жизнедеятельности (прорастание) иногда составляет десятки часов. Так, протоплазма семян гороха только через 8 ÷ 10 часов пребывания семян в воде приобретает жидкие свойства, но полное разжижение происходит лишь при прорастании, которое может лимитироваться малой скоростью обменных процессов и наличием ингибиторов роста.

В отличие от ангидробиоза, стратегия холодого анабиоза ориентирована не на удаление воды из организма, а на ее иммобилизацию в форме, например, кристаллов льда, концентрированных растворов и, возможно, устойчивых гелей.

К понижению скорости обменных процессов при холодом анабиозе могут приводить повышение вязкости концентрируемых вымораживанием воды растворов, ингибиторы метаболизма и, наконец, понижение температуры как таковое. К примерам холодого анабиоза можно отнести вынужденный покой растений, зимовку диапаузирующих насекомых и животных арктической литорали, зимний покой семян, спор, цист и зимних яиц. Состояние анабиоза у насекомых и арктических животных, по – видимому, временами сменяется состоянием гипобиоза, которому присуще не прекращение, а замедление метаболических реакций. Например, яйца, личинки и куколки насекомых могут продолжать дыхание и при отрицательных температурах. Полное прекращение потребления кислорода у насекомых наступает лишь при температурах около -16°C . Оценка влияния температуры на интенсивность метаболизма (без учета концентрирования тканевых жидкостей при вымораживании воды) может быть осуществлена на основе уравнения Аррениуса. Посмотрим, во сколько раз изменится скорость реакции при понижении температуры от $+20^{\circ}\text{C}$ до -20°C , учитывая, что энергии активации большинства реакций лежат в пределах $40000 \div 200000$ Дж/моль, и принимая во внимание, что $R = 8,31$ Дж/моль.

$$K_{293\text{K}}/K_{253\text{K}} = \exp(E_A/8,31 \times 293) / \exp(E_A/8,31 \times 253) = \exp(E_A/616012)$$

Подставляя в полученное выражение крайние значения энергии активации, увидим, что скорости реакции могут уменьшаться при понижении температуры от $+20$ до -20°C от ~ 12 до $4,3 \times 10^5$ раз.

Гибернация (зимняя спячка) является одной из разновидностей гипобиоза. Состояние гибернации характерно для многих пойкилотермных и гомойотермных организмов. Так, садовые улитки *Helix pomatia* и *H. Lucorum* в долгий подготовительный период накапливают питательные вещества, в октябре выкапывают норки и закупоривают их, зимуют при $+7 \div +8^{\circ}\text{C}$ по апрель, при недостатке питательных веществ в организме или при похолодании опускаются ниже. Потеря веса улиток за время гибернации

составляет до 20%. Пробуждаются улитки при $+8 \div +10^{\circ}\text{C}$ после первых дождей и начала развития растительности. Водяные улитки (прудовики) зимуют, зарываясь в ил на дне водоемов. Самцы высших ракообразных (*Malacostraca*) – речной, болотный и озерный раки - зимуют группами в глубоких ямах на дне водоемов, самки с оплодотворенными яйцами (от 50 до 500 штук) - в норах.

Насекомые (класс *Insecta*) впадают в диапаузу, зимуют в виде яиц, личинок, куколок и имаго (взрослых форм). Убежища насекомые находят под опавшей листвой, корой деревьев. Продолжительность диапаузы зависит от запасов жира в организме. У некоторых насекомых жир составляет 18% веса. Пчелы, запасы жира которых не превышают $1,5 \div 2\%$, в продолжительную диапаузу не впадают. Обменные процессы во время диапаузы замедляются, развитие практически прекращается. Скорость потребления кислорода у диапаузирующих насекомых снижена в $10 \div 15$ раз. В период подготовки к диапаузе в тканях насекомых накапливается глицерин, что, в частности, позволяет 50% гусениц лугового мотылька переносить замораживание до -79°C . Выход или, по крайней мере, скорость выхода из диапаузы зависит от продолжительности светового дня.

Земноводные летом накапливают питательные вещества. При температуре днем $8 \div 12^{\circ}\text{C}$, ночью $3 \div 5^{\circ}\text{C}$ отправляются к местам зимовки, иногда за несколько километров. Потребление кислорода у земноводных в период зимовки снижено в $2 \div 3$ раза, они могут медленно расти и развиваться. При групповой зимовке (группы до 20 и даже 100 особей) уровень обмена может быть на 40% ниже, чем при одиночной. Места залегания – подводные впадины и пустоты. Дыхание осуществляется через кожу, пульс замедленный, сон неглубокий.

Пресмыкающиеся зимуют под старыми пнями, в щелях в скалах и т.п. На севере зимовка может продолжаться до $7 \div 8$ месяцев, а южнее даже зимой можно встретить пресмыкающихся, греющихся на солнце. Итак, общим для гибернации пойкилотермных животных является накопление в подготовительный период питательных веществ, а иногда антифризов. Сигналами к спячке являются понижение температуры и уменьшение продолжительности светового дня. Уровень обменных процессов в период гибернации снижен.

Большинство птиц избегает неблагоприятных условий путем перелетов, но еще в IV веке Аристотель писал о способности птиц впасть в зимнюю спячку, а в 1735 г. Карл Линей отмечал, что «осенью, когда наступает похолодание, ласточки, не находя достаточно насекомых для пропитания, начинают искать убежище для зимовки». Почти 200 лет эти утверждения игнорировались орнитологами. Обнаруженное в последующем торпидное состояние (оцепенение) козодоя, птенцов ласточек и колибри заставило ученых пересмотреть свои позиции, однако данные о возможной гибернации птиц до сих пор довольно скудны. В частности, нам не встречались данные о длительности «спячки» птиц, расходовании ими

запасов питательных веществ и т.д. Некоторые исследователи считают, что торпидное состояние лучше характеризовать как гипотермию, а не как гибернацию.

Гибернация млекопитающих связана со сложными процессами метаболической перестройки в организме под влиянием как внешних (температура, продолжительность светового дня, наличие пищи), так и внутренних (терморегуляция, эндокринная и нервная деятельность) факторов. Физиологическая подготовка млекопитающих к зимней спячке заключается в накоплении жира (до 25% веса тела). Летучие мыши накапливают гликоген, а у хомяков накопленный жир составляет до 40% веса тела. Главным источником энергии у гибернирующих млекопитающих (особенно важным в период пробуждения) является бурая жировая ткань. Места залегания (убежища) – норы, чердаки, пещеры и берлоги. Некоторые млекопитающие перед тем, как впасть в спячку, делают пищевые запасы, которые потребляют, периодически просыпаясь. К таким животным относится, в частности, хомяк обыкновенный. Температура тела гибернирующих животных понижается почти до уровня окружающей среды и часто изменяется с ее колебаниями, однако при понижении температуры среды ниже $1 \div 5^{\circ}\text{C}$ включается механизм регулирования температуры и при дальнейшем похолодании температура тела животного остается постоянной. Сильное похолодание, требующее больших энергетических затрат, может привести к пробуждению или гибели животного в результате истощения. Ниже приведены некоторые физиологические показатели бодрствующих и гибернирующих животных.

	Внутренняя температура тела ($^{\circ}\text{C}$)		Число сердечных сокращений (в минуту)		Дыхание (вдохов в минуту)	
	Актив.	гиберн.	актив.	гиберн.	актив.	гиберн.
Суслик *	35÷39	1÷13	200÷400	5÷19	100÷300	1÷15
Тринадцатиполосый суслик*	39÷41	1÷5	100÷120	5÷20	100÷200	1÷3
Хомяк обыкновенный ⁺	36	4÷5	200÷650	12÷15	35÷80	8
Золотистый хомяк ⁺	36÷39	0,5÷1	300÷600	6÷10	33÷127	7÷10
Еж *	33,7÷35	1,8÷4,3	190	15÷25	40÷50	5÷9
Летучая мышь	37,3÷38,1	2,2÷4,1	420	15÷18	96÷100	5÷15
Сурок *	33÷37	3÷11	68÷140	3÷15	20÷24	2÷3
Черный медведь	38	22÷25	-	-	8÷14	2÷3

барибал °						
Ехидна	-	5,5	70	7	-	-
Орешниковая соня *	38	3	-	-	-	-

* -глубокий сон

+ -периодически прекращающийся сон

° - легкий сон

В период спячки уровень метаболизма снижается в 10÷20 раз. В гибернации задействованы почти все железы внутренней секреции. Особенно важна в ней роль гипоталамуса - части ядра промежуточного мозга. При удалении передней доли гипоталамуса суслики не могут выйти из состояния спячки, а после повреждения задней части гипоталамуса золотистый хомяк не впадал в спячку. Ехидна впадает в спячку при пониженных температурах только при недостатке пищи. Пробуждение гибернирующих животных связано с огромными затратами энергии и расходом бурой жировой ткани, а иногда и тканей внутренних органов. Так, сурок за время спячки теряет 99% жировой ткани, 59% веса печени, 45% легких, 30% мышц, 27% сердца и 12% скелета. Еж за день после пробуждения съедает больше пищи, чем весит сам. Черный медведь барибал мышцы во время спячки не расходует, а после пробуждения 2 недели не испытывает голода. Гипобиоз возможен не только при пониженных, но и при повышенных температурах внешней среды. Летнюю спячку называют эстивацией (от греч. *aestas*- лето).

Некоторые насекомые впадают в тепловую диапаузу при высоких температурах, сочетающихся с пониженной влажностью.

Эстивация рыб связана с их способностью использовать для дыхания атмосферный воздух. Такой способностью обладают американский чешуйчатник и африканский протоптер (двоякодышащие рыбы), а в средней полосе - вьюн. Протоптер обитает в Центральной Африке в притоках Белого Нила, Конго и Замбези. Для дыхания, кроме жаберной системы, он использует парный плавательный пузырь, играющий роль легких (стенки пузыря пронизаны множеством капилляров). В длину протоптер достигает 2м, на месте гибких плавников у него находятся твердые отростки, напоминающие ножки. При высыхании водоема протоптер закапывается в ил на глубину 0,5÷1м и, сворачиваясь в клубок, формирует капсулу (кокон), склеивая стенки капсулы слизью, напротив рта оставляет узкий проход и переходит на легочное дыхание. Протоптер живет за счет предварительно накопленного жира, может находиться в состоянии эстивации 5 ÷ 6 месяцев (с августа по декабрь). Местные жители ловят протоптеров лопатой, обнаруживая их по звуку дыхания. Перевезенный в коконе в Европу протоптер прожил в аквариуме несколько лет. Пробуждение протоптера от спячки - достаточно продолжительный процесс, быстрое пробуждение для него опасно. Американский чешуйчатник, как и протоптер, перед спячкой

накапливает жир, а при высыхании водоема зарывается в ил и дышит атмосферным воздухом, но, если водоем не пересыхает, в спячку не впадает. Вьюн при пересыхании водоема зарывается в ил. Атмосферный воздух в период спячки проходит через насыщенный капиллярами кишечный тракт, где и осуществляется газообмен, и выходит через анальное отверстие. При этом потребление кислорода является незначительным, накопленный ранее жир расходует медленно. Найденный замурованным в сухой ил вьюн выглядел окаменелостью.

Земноводные (лягушки, тритоны, саламандры) во время засухи зарываются в ямы в почве, прячутся под корни и камни. В этот период они не питаются, обмен веществ у них замедлен. Длительность летней спячки земноводных на Яве достигает 5 ÷ 6 месяцев.

У пресмыкающихся, в частности, змей, обмен веществ в период засухи замедляется, а потребление кислорода минимально.

Анаконды (до 11 м длиной) и крокодилы (рептилии) на период засухи зарываются в ил. В состоянии эстивации впадают среднеазиатские ящерицы и черепахи.

Характерно это состояние и для гомойотермных животных – туркестанского и североамериканского сусликов, сенегальского ежа и др. Например, обитающий в пустыне Мохаве (Калифорния) суслик в лабораторных условиях периодически (от нескольких часов до нескольких суток) впадает в спячку при комнатной температуре в период с августа по март, несмотря на обилие пищи. Дыхание и пульс во время спячки у него замедлены, температура тела чуть выше комнатной, источником жизни служит накопленный жир. Исследования, проведенные с мохавеским сусликом показали, что у гибернации и эстивации гораздо больше общего, чем различий.

Гипотермия, в отличие от гибернации, не является наследственно закрепленной адаптацией, и для многих млекопитающих она может закончиться гибелью в результате неадекватной реакции организма на охлаждение. К гипотермии можно отнести шоковое состояние рыб, которые при резком охлаждении перестают дышать и двигаться и выглядят как мертвые. Кратковременное оцепенение (торпидность) присуще птенцам черного стрижа и колибри, которых на некоторое время оставляют родители. Черные стрижи могут покидать птенцов (например, в период приближения циклона) на 7 ÷ 12 дней. В торпидном состоянии температура тела птенцов черного стрижа снижается с 37 до 20°C, пульс и дыхание замедлены. В результате родителям приходится их отогревать теплом своего тела. Птенцы колибри впадают в торпидность, если самка задерживается более чем на 10 мин. Торпидное состояние (особенно в холодные ночи) характерно и для некоторых видов взрослых колибри. Это состояние сопровождается значительным уменьшением частоты сердечных сокращений (с 1000 сокр./мин до ~ 60 сокр./мин) и понижением температуры тела до ~9°C. Восстановлению нормальной физиологической активности в этом случае

способствует, вероятно, повышение температуры воздуха и нагрев организма извне.

Особый интерес представляет для криобиологии и криомедицины гипотермия человека. Известно, например, что через 5 ÷ 6 мин после остановки сердца клетки мозга гибнут от гипоксии. В то же время, в опытах на лабораторных животных показано, что охлаждение до 30°C может отсрочить гибель клеток мозга на 15 мин. Гипотермия снижает потребность организма в кислороде, снижая скорость обменных процессов. Известны случаи 38 и 40 минутного нахождения людей подо льдом, не закончившиеся летально. В опытах на лабораторных животных показано, что охлаждение до 28°C снижает потребность в кислороде на 50%, охлаждение до 24°C - на 70%, а охлаждение до 20°C - на 85%. Гипотермия снижает чувствительность организма и к действию физических факторов. При охлаждении до 22÷28°C животные (крысы) легче переносят нагрузки 30g, а при охлаждении до 5÷8°C способны переносить 5 минутное действие ускорения 70 ÷ 80 g (кровь при этом в 5 ÷ 6 раз тяжелее ртути).

Первый опыт охлаждения людей был связан с попыткой лечения рака. На основании наблюдений, что опухоль образуется в частях человеческого тела с более высокой температурой, а локальное охлаждение способно задержать рост опухоли, была применена сложная и не совсем безопасная методика охлаждения больных. После блокирующего центра терморегуляции в гипоталамусе наркоза (вводили барбитураты) больного охлаждали в ванне с температурой -4°C до 28 ÷ 29°C, заворачивали в одеяло и обкладывали резиновыми подушками со льдом. В результате резко падал пульс больного, замедлялось дыхание, перестали функционировать почки, сильно снизился обмен веществ. В таком состоянии больные находились до двух недель и более с интервалами. Применялось искусственное питание. Отогрев сопровождался продолжительным массажем, больным давали теплый кофе. После такой процедуры больные ничего не могли вспомнить, не испытывали неприятных ощущений. Но и заметного эффекта такое лечение не дало.

В последующем (в 1950-1960г.г.) гипотермия нашла применение в операциях на «сухом сердце». Кровообращение отключали на 7-8 минут. Затем стали применять более безопасную методику - охлаждение не всего тела, а только головы - кранио-церебральную гипотермию, которая обеспечивает перерыв в кровообращении до 30 мин. Рекорд искусственного охлаждения человека под наркозом - охлаждение в 1958 г. больной за 1 час до 9°C. Охлаждение человека без фармакологической поддержки чревато остановкой его сердца при 25°C.

Вместе с тем имеются примеры выживания «замерзших» людей. В 1960 г. в Казахстане 29 летний тракторист 3-4 часа пролежал на морозе. В истории болезни записано: «...окоченевшее тело, полностью обледенело... постукивание по телу вызывает глухой звук, как от ударов по дереву. Температура на поверхности тела ниже 0°C. Глаза широко открыты, на них

образовалась ледяная корочка. Пульс и дыхание не прослушиваются. Диагноз: общее замерзание, клиническая смерть.» Доктор П.С.Абрамян, применив согревание теплой водой, стимулирование сердечной деятельности, искусственное дыхание и массаж сердца, через 1,5 часа «оживил» пациента. Однако пришлось ампутировать пальцы рук. В этом случае, вероятно, имела место остановка сердца, однако охлаждение сохранило мозг. В 1967 г. в Токио шофер рефрижератора оказался внутри холодильной камеры с сухим льдом (СО₂) при температуре -10°С. Считают, что его спасло сочетание двух факторов: гипотермия, предохранившая нервные клетки от гипоксии, и высокая концентрация СО₂, оказавшая наркотическое действие и повысившая степень приспособления организма к кислородному голоданию.

В опытах на лабораторных животных (крысах) установлено, что если в обычных условиях они переносят охлаждение до 15÷16°С, то при повышенной концентрации СО₂ в атмосфере животных можно охладить до 1÷2°С.

При гипотермии многие физиологические показатели демонстрируют, что это состояние можно классифицировать как гипобиотическое. Так, у замерзшей в Чикаго женщины температура внутренних органов была 18°С, паузы между сердечными сокращениями достигали 8 сек, частота сердечных сокращений упала до 12–20, а частота дыхания до 3–5 вдохов за минуту. Женщину удалось спасти, ограничившись ампутацией пальцев рук и ног. Гипотермия не является единственным способом избежать гибели клеток мозга от гипоксии. Примером тому является гипобиоз йогов.

В 1837г. йог Харид демонстрировал свои уникальные способности магарадже Рунжиту Сингу. Перед 42-дневным сном в течение 7 дней находился на молочной диете, накануне сна промыл желудочно – кишечный тракт. Впадая в состояние самадхи, принял позу расслабления, опустил голову на грудь, монотонно повторял одни и те же слова. После засыпания ему залепили воском нос, уши, рот и глаза (от насекомых), зашили в мешок, мешок положили в сундук и выставили охрану. В установленный срок йога нашли в состоянии оцепенения: руки сморщились, на ощупь казались деревянными, голова лежала на плече, пульс не прослушивался. Йога обрызгивали теплой водой, растирали руки, голову завернули в разогретое тесто из пшеничной муки, тампоны удалили, рот насильно открыли, вытянули язык. После длительного массажа йог начал дышать. После того, как ему в рот влили масло и заставили проглотить, открыл глаза. По телу прошли судороги. Пробуждение заняло 0,5 часа. Первые слова йога были обращены к магарадже: «Ну а теперь ты мне веришь?».

Предполагают, что первые йоги появились в высокогорьях Тибета и на склонах Гималаев. На высоте 2000 м существует нехватка кислорода, обычная реакция организма в этих условиях – усиление вентиляции легких. Йоги, напротив, волевым усилием уменьшают вентиляцию легких. В результате происходит привыкание к нехватке кислорода на уровне тканей.

Тайна гипобииоза йогов может скрываться в суммарном действии нескольких взаимосвязанных факторов, в частности, дозированного голодания, расслабления мышц и замедления дыхания.

Периодическое достаточно продолжительное голодание считают своего рода гимнастикой мозга и тела: ЦНС все более замедляет расход энергетических запасов организма. При дозированном голодании понижается газообмен, организм удовлетворяется меньшим количеством кислорода. Поверхностное дыхание при голодании способствует расслаблению мышц. Расслабление мышц снижает их потребность в кислороде, больше кислорода в условиях его нехватки достается мозгу. Так, у тюленей под водой мышечный тонус снижается на 33%. У животных, находящихся в состоянии гибернации, мышцы расслаблены, сердце едва бьется, дыхание поверхностное.

При обследовании двух пилотов в 1930 году установлено, что после вдыхания чистого кислорода они смогли задержать дыхание на 14 и 15 мин соответственно. После получасового вдыхания кислорода один из ловцов жемчуга находился под водой без акваланга в течение 13 мин. За 3-4 года тренировки группа из 36 человек научилась за 15 мин понижать потребность в кислороде на 16%. Заметим, что во время сна потребность в кислороде снижается всего на 8%. Установлено, что замедление дыхания (не более 4 вдохов в минуту) с задержкой на вершине вдоха облегчает приток венозной крови к сердцу. Накопление в организме CO_2 улучшает питание мускулатуры сердца. Если после задержки дыхания сделать максимально глубокий вдох, можно резко замедлить сокращение сердца. Так некоторые йоги и факиры «останавливают сердце».

После соответствующих тренировок можно понизить частоту сердечных сокращений с 72 до 42 в мин. В 1904 г. русский академик И.Р.Тарханов описал случай с английским полковником Таусендом, который демонстрировал способность «останавливать сердце» на несколько часов. «Он впадал в бессознательное состояние, тело коченело, глаза становились неподвижными...». Однажды после такого сеанса полковник умер. Известный факир Ивон Ива так описывал «остановку» своего сердца: «Я зажимаю сонную артерию и чувствую, что теряю сознание... впадаю в полуплетаргию, пульс у меня почти не прослушивается. Только так можно выдержать («погребение») под землей и не задохнуться». После одного из сеансов пульс факира достиг 250 ударов в мин, опыты пришлось прекратить. Йоги сонную артерию не зажимают. Ритм дыхания они замедляют постепенно и постепенно увеличивают паузу между дыхательными движениями. Наблюдения за 32-летним йогом в 1957 г. позволили наблюдать за процессом «остановки сердца». При полном выдохе он прижимал к груди подбородок и в течение 15с максимально напрягал мышцы груди и живота. В результате резко повышалось внутригрудное давление, затруднялось сокращение сердечной мышцы. Рентген показал уменьшение диаметра сердца на 1 см. После этого сердечные тоны не прослушивались, но электрическая активность сердечной мышцы сохранялась. Полной остановки

сердечной деятельности в данном случае не было, но сокращения становились настолько слабы, что не было никакой возможности определить их на слух. В других исследованиях йоги демонстрировали полное прекращение всяких жизненных проявлений, кроме электрической активности ЦНС. Они показали способность быстро снижать потребность организма в кислороде на 50 %. Понижение температуры тела для йогов не обязательно. В некоторых опытах она, наоборот, повышалась.

Летаргическим сном называют болезненно сонное состояние, не поддающееся насильственному прекращению. Проявления жизни во время летаргического сна ослаблены. Он сопровождается неподвижностью, значительным понижением обмена веществ, отсутствием реакций на внешние воздействия. Легкая степень летаргии характеризуется неподвижностью больного, расслаблением его мускулатуры (иногда наблюдается дрожь или движение глазных яблок), равномерным дыханием, возможностью приема пищи. При тяжелой степени летаргии наблюдается картина мнимой смерти: кожа холодная и бледная, реакция зрачков отсутствует, дыхание и пульс почти не прослушиваются. При этом может сохраняться сознание и способность воспринимать впечатления. Состояние летаргии наступает и исчезает внезапно и продолжается от нескольких часов (дней) до нескольких недель (и более). Его можно вызвать с помощью гипноза. При летаргии сохраняется постоянная температура тела и нервно-мышечная возбудимость при воздействии электрическим током. Имеются все основания считать летаргию следствием аномалий функционирования ЦНС.