

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ МЕДИЦИНСКАЯ
АКАДЕМИЯ ИМ. И.И. МЕЧНИКОВА ФЕДЕРАЛЬНОГО АГЕНТСТВА
ПО ЗДРАВООХРАНЕНИЮ И СОЦИАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ

Доброборский Б.С.

ТЕРМОДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Учебное пособие

под редакцией профессора Е.С. Мандрыко

Санкт-Петербург
2006

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ МЕДИЦИНСКАЯ
АКАДЕМИЯ ИМ. И.И. МЕЧНИКОВА ФЕДЕРАЛЬНОГО АГЕНТСТВА
ПО ЗДРАВООХРАНЕНИЮ И СОЦИАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ

Доброборский Б.С.

ТЕРМОДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Учебное пособие

под редакцией профессора Е.С. Мандрыко

Санкт-Петербург
2006

СПбГМА им. И.И.Мечникова, кафедра медицинской и биологической физики

Доброборский Б.С. **Термодинамика биологических систем** /Под редакцией проф. Е.С.Мандрыко/- СПб: СПбГМА им. И.И.Мечникова.-2006. 52с.

В учебном пособии рассмотрены основные положения равновесной и неравновесной термодинамики, термодинамика биологических систем, основанная на работах Э.Бауэра, природа и роль биоритмов в обеспечении устойчивости неравновесного термодинамического состояния живых организмов, проблема биологических часов, теоретические основы фенотипической адаптации, способы количественной оценки воздействия на живые организмы различных нагрузок.

Учебное пособие предназначено для студентов высших медицинских учебных заведений.

РЕЦЕНЗЕНТЫ

1. Лобов Геннадий Иванович, д.м.н., проф., зав. кафедрой нормальной физиологии СПб ГМА им. И.И.Мечникова;
2. Рюмцев Евгений Иванович, д. ф-м наук, проф., заслуженный деятель наук Р.Ф., зав. каф. физического факультета СПб ГУ, директор НИИ физики СПб ГУ.

Печатается по решению Ученого совета СПбГМА им. И.И.Мечникова

© Доброборский Б.С. 2006

Введение

Биология как наука является одной из старейших в мире.

Уже в Ветхом завете, насчитывающем более 3000 лет, имеются конкретные биологические сведения о растительном и животном мире, даны рекомендации о режиме питания, применении в пищу тех или иных видов растительности. До нашего времени дошли труды многих великих ученых древности: Аристотеля, Авиценны и других, внесших огромный вклад в понимание биологических процессов. Тем не менее, за всю многовековую историю биологии из-за исключительной сложности изучаемого предмета ученым так и не удалось полностью раскрыть секреты механизмов и движущих сил, обеспечивающих жизнеспособность живых организмов.

Достаточно сказать, что даже само определение жизни до настоящего времени не однозначно. В связи с этим за все время своего становления, вплоть до начала 20-го века, биология как наука опиралась на различные гипотезы и теории, которые периодически опровергали друг друга по мере ее развития и получения новых научных данных.

Принципиально новым шагом в биологии стала работа Эрвина Симоновича Бауэра «Теоретическая биология», опубликованная в 1935 году.

В этой работе им впервые было установлено, что живые организмы всегда находятся в состоянии термодинамического неравновесия, что противоречило популярной в то время теории термодинамического равновесия (первому и второму началам термодинамики). Практически одновременно с Э. Бауэром, в 1931 г. Ларс Онсагер открыл первые общие соотношения (соотношения взаимности) неравновесной термодинамики в линейной, слабо неравновесной области. Соотношения взаимности Онсагера были первым значительным результатом в неравновесной термодинамике – термодинамике необратимых процессов.

В дальнейшем основные работы в области теории неравновесной термодинамики были выполнены бельгийским физиком и физикохимиком, лауреатом Нобелевской премии 1977г. Ильей Романовичем Пригожиным.

Тем не менее, до настоящего времени, несмотря на огромный накопленный материал, биология является в основном наукой описательной. Получение той или иной биологической информации часто достигается статистически, путем огромного количества экспериментов и наблюдений. В результате этого целый ряд важнейших научных данных до сих пор является недоступным. В качестве примера можно привести проблему количественной оценки сочетанного воздействия на живые организмы нескольких различных физических и химических нагрузок.

Поэтому одними из важнейших задач современной биологии являются определения законов, описывающих физически и математически принципы и процессы функционирования живых организмов.

В настоящем учебном пособии предлагаются новые материалы, позволяющие взглянуть на процессы, происходящие в живых организмах, как на открытые термодинамические системы, находящиеся в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии.

Глава 1

Термодинамика и «Всеобщий закон биологии» Бауэра

1.1. О становлении термодинамики как науки

Термодинамика - наука о наиболее общих свойствах макроскопических материальных систем, находящихся в различных состояниях относительно термодинамического равновесия, и о процессах переходов между этими состояниями.

К настоящему времени термодинамика содержит два основных раздела:

1. Равновесная термодинамика (термодинамика изолированных систем)

В основном разработана в середине 19-го – начале 20-го века и содержит три закона – три «Начала»:

- в середине 19-го века Ю. Р. Майером, Дж. Джоулем и Г. Гельмгольцем был сформулирован первый закон термодинамики - «Первое начало термодинамики».
- в 1850 году Р. Клаузиусом, и независимо от него в 1851 году У. Томсоном было сформулировано «Второе начало термодинамики».
- в 1906 году В. Нернст сформулировал «Третье начало термодинамики».

2. Неравновесная термодинамика (термодинамика открытых систем)

Разработана в 20-м веке. Содержит два основных подраздела:

- слабо неравновесную термодинамику, основы которой разработаны в 1931 Л. Онсагером;
- сильно неравновесную термодинамику, в основном разработанную Г. Хакеном, И. Пригожиным и Р. Томом в середине 20-го века.

Первой работой в области неравновесной термодинамики в биологии является опубликованная в 1935 году книга Э.Бауэра «Теоретическая биология», в которой был сформулирован «Всеобщий закон биологии».

1.2. Основные термины и положения термодинамики

Система – это совокупность материальных объектов (тел), ограниченных каким-либо образом от окружающей среды.

В зависимости от характера взаимодействия с окружающей средой термодинамические системы делятся на три типа:

- 1) **изолированная** – система, которая не обменивается с окружающей средой ни веществом, ни энергией;

- 2) **замкнутая** – система, которая может обмениваться с окружающей средой лишь энергией и не может обмениваться веществом;
- 3) **открытая** – система, которая обменивается с окружающей средой и энергией, и веществом.

Живые организмы являются открытыми системами.

Состояние любой термодинамической системы характеризуется двумя группами параметров:

Интенсивными термодинамическими параметрами (давление, температура и др.), не зависящими от массы или числа частиц в системе;

Экстенсивными термодинамическими параметрами (общая энергия, энтропия, внутренняя энергия), зависящими от массы или числа частиц в системе.

Изменение параметров термодинамической системы называется **термодинамическим процессом**.

Энергию системы (W) можно представить как совокупность двух частей: зависящую от движения и положения системы как целого ($W_{ц}$) и не зависящую от этих факторов (U).

$$W = W_{ц} + U \quad (1.1)$$

Вторую составляющую этой совокупности U называют **внутренней энергией** системы.

Она включает энергию теплового движения частиц, а также химическую и ядерную энергию, определяющую поступательное, колебательное и вращательное движение молекул, внутримолекулярное взаимодействие и колебание атомов, энергию вращения электронов.

Внутренняя энергия в свою очередь разделяется на **свободную энергию** и **связанную энергию**.

Свободная энергия (G) – та часть внутренней энергии, которая может быть использована для совершения работы.

Связанная энергия ($W_{св}$) – та часть энергии, которую нельзя превратить в работу.

$$U = G + W_{св} \quad (1.2)$$

Потоки и Термодинамические силы. В термодинамических системах, в которых имеются градиенты температуры, концентраций компонентов, химических потенциалов, возникают необратимые процессы теплопроводности, диффузии, химических реакций.

Эти процессы характеризуются тепловыми и диффузионными потоками, скоростями химических реакций и т.д.

Они называются общим термином «потоки» и обозначаются J_i , а вызывающие их причины (отклонения термодинамических параметров от равновесных значений) — термодинамическими силами (X_k).

Связь между J_i и X_k , если термодинамические силы малы, записывают в виде линейных уравнений:

$$J_i = \sum_{k=1}^m L_m X_k \quad (1.3)$$

где $i = 1, 2, \dots, m$

1.3. Общие сведения о равновесной термодинамике

1.3.1. Первое начало термодинамики

Первое начало термодинамики - один из трех основных законов термодинамики, представляющий собой закон сохранения энергии для систем, в которых существенное значение имеют тепловые процессы.

Согласно первому началу термодинамики, термодинамическая система (например, пар в тепловой машине) может совершать работу только за счёт своей внутренней энергии или каких-либо внешних источников энергии.

Первое начало термодинамики объясняет невозможность существования вечного двигателя 1-го рода, который совершал бы работу, не черпая энергию из какого-либо источника.

Сущность первого начала термодинамики заключается в следующем:

При сообщении термодинамической системе некоторого количества теплоты Q в общем случае происходит изменение внутренней энергии системы ΔU и система совершает работу A :

$$Q = \Delta U + A \quad (1.4)$$

Уравнение (1.4), выражающее первое начало термодинамики, является определением изменения внутренней энергии системы (ΔU), так как Q и A — независимо измеряемые величины.

Внутреннюю энергию системы U можно, в частности, найти, измеряя работу системы в адиабатном процессе (то есть при $Q = 0$): $A_{\text{ад}} = -\Delta U$, что определяет U с точностью до некоторой аддитивной постоянной U_0 :

$$U = U + U_0 \quad (1.5)$$

Первое начало термодинамики утверждает, что U является функцией состояния системы, то есть каждое состояние термодинамической системы характеризуется определённым значением U , независимо от того, каким путём система приведена в данное состояние (в то время как значения Q и A зависят от процесса, приведшего к изменению состояния системы). При исследовании термодинамических свойств физической системы первое начало термодинамики обычно применяется совместно со вторым началом термодинамики.

1.3.2. Второе начало термодинамики

Второе начало термодинамики является законом, в соответствии с которым макроскопические процессы, протекающие с конечной скоростью, необратимы.

В отличие от идеальных (без потерь) механических или электродинамических обратимых процессов, реальные процессы, связанные с теплообменом при конечной разности температур (т. е. текущие с конечной скоростью), сопровождаются разнообразными потерями: на трение, диффузию газов, расширением газов в пустоту, выделением джоулевой теплоты и т.д.

Поэтому эти процессы необратимы, то есть могут самопроизвольно протекать только в одном направлении.

Второе начало термодинамики возникло исторически при анализе работы тепловых машин.

Само название «Второе начало термодинамики» и первая его формулировка (1850 г.) принадлежат Р. Клаузиусу: «...невозможен процесс, при котором теплота переходила бы самопроизвольно от тел более холодных к телам более нагретым».

Причем такой процесс невозможен в принципе: ни путем прямого перехода теплоты от более холодных тел к более теплым, ни с помощью каких-либо устройств без использования каких-либо других процессов.

В 1851 году английский физик У. Томсон дал другую формулировку второго начала термодинамики: «В природе невозможны процессы, единственным следствием которых был бы подъем груза, произведенный за счет охлаждения теплового резервуара».

Как видно, обе приведённые формулировки второго начала термодинамики практически одинаковы.

Отсюда следует невозможность реализации двигателя 2-го рода, т.е. двигателя без потерь энергии на трение и другие сопутствующие потери.

Кроме того, отсюда также следует, что все реальные процессы, происходящие в материальном мире в открытых системах, необратимы.

В современной термодинамике второе начало термодинамики изолированных систем формулируется единым и самым общим образом как закон возрастания особой функции состояния системы, которую Клаузиус назвал энтропией (S).

Физический смысл энтропии состоит в том, что в случае, когда материальная система находится в полном термодинамическом равновесии, элементарные частицы, из которых состоит эта система, находятся в неуправляемом состоянии и совершают различные случайные хаотические движения.

В принципе можно определить общее число этих всевозможных состояний.

Параметр, который характеризует общее число этих состояний, и есть энтропия.

Рассмотрим это на простом примере.

Пусть изолированная система состоит из двух тел «1» и «2», обладающих неодинаковой температурой $T_1 > T_2$. Тело «1» отдает некоторое количество тепла Q , а тело «2» его получает. При этом идет тепловой поток от тела «1» к телу «2». По мере уравнивания температур увеличивается суммарное количество элементарных частиц тел «1» и «2», находящихся в тепловом равновесии.

По мере увеличения этого количества частиц увеличивается и энтропия. И как только наступит полное тепловое равновесие тел «1» и «2», энтропия достигнет своего максимального значения. Таким образом, в замкнутой системе энтропия S при любом реальном процессе либо возрастает, либо остаётся неизменной, т. е. изменение энтропии $\delta S \geq 0$. Знак равенства в этой формуле имеет место только для обратимых процессов. В состоянии равновесия, когда энтропия замкнутой системы достигает максимума, никакие макроскопические процессы в такой системе, согласно второму началу термодинамики, невозможны.

Отсюда следует, что энтропия - физическая величина, количественно характеризующая особенности молекулярного строения системы, от которых зависят энергетические преобразования в ней.

Связь энтропии с молекулярным строением системы первым объяснил Л. Больцман в 1887 году. Он установил статистический смысл энтропии (формула 1.6). Согласно Больцману (высокая упорядоченность имеет относительно низкую вероятность)

$$S = k \ln P, \quad (1.6)$$

где k — постоянная Больцмана, P — статистический вес.
 $k = 1.37 \cdot 10^{-23}$ Дж/К.

Статистический вес P пропорционален числу возможных микроскопических состояний элементов макроскопической системы (например, различных распределений значений координат и импульсов молекул газа, отвечающих определённому значению энергии, давления и других термодинамических параметров газа), т. е. характеризует возможное несоответствие микроскопического описания макросостояния.

Для изолированной системы термодинамическая вероятность W данного макросостояния пропорциональна его статистическому весу и определяется энтропией системы:

$$W \sim \exp (S/k). \quad (1.7)$$

Таким образом, закон возрастания энтропии имеет статистически-вероятностный характер и выражает постоянную тенденцию системы к переходу в более вероятное состояние. Отсюда следует, что наиболее вероятным состоянием, достижимым для системы, является такое, в котором события, происходящие в системе одновременно, *статистически взаимно компенсируются*.

Максимально вероятным состоянием макросистемы является состояние равновесия, которого она может в принципе достичь за достаточно большой промежуток времени. Как было указано выше, энтропия является величиной аддитивной, то есть она пропорциональна числу частиц в системе. Поэтому для систем с большим

числом частиц даже самое ничтожное относительное изменение энтропии, приходящейся на одну частицу, существенно меняет её абсолютную величину; изменение же энтропии, стоящей в показателе экспоненты в уравнении (1.7), приводит к изменению вероятности данного макросостояния W в огромное число раз.

Именно этот факт является причиной того, что для системы с большим числом частиц следствия второго начала термодинамики практически имеют не вероятностный, а достоверный характер. Крайне маловероятные процессы, сопровождающиеся сколько-нибудь заметным уменьшением энтропии, требуют столь огромных времён ожидания, что их реализация является практически невозможной. В то же время малые части системы, содержащие небольшое число частиц, испытывают непрерывные флуктуации, сопровождающиеся лишь небольшим абсолютным изменением энтропии. Средние значения частоты и размеров этих флуктуаций являются таким же достоверным следствием статистической термодинамики, как и само второе начало термодинамики.

Буквальное применение второго начала термодинамики ко Вселенной как целому, приведшее Клаузиуса к неправильному выводу о неизбежности «тепловой смерти Вселенной», является неправомерным, так как в природе в принципе не может существовать абсолютно изолированных систем. Как будет показано далее, в разделе 1.4, процессы, протекающие в открытых системах, подчиняются другим законам и имеют другие свойства.

1.3.3. Третье начало термодинамики

Третье начало термодинамики - закон термодинамики, сформулированный В. Нерстом в 1906 году (тепловой закон Нерста), согласно которому энтропия S любой системы стремится к конечному для неё пределу, не зависящему от давления, плотности или фазы, при стремлении температуры (T) к абсолютному нулю.

Третье начало термодинамики позволяет находить абсолютное значение энтропии, что нельзя сделать на основе первого и второго начал термодинамики. В классической термодинамике (первого и второго начал) энтропия может быть определена лишь с точностью до произвольной аддитивной постоянной S_0 , что практически не мешает большинству термодинамических исследований, так как реально измеряется разность энтропий (S_0) в различных состояниях. Согласно третьему началу термодинамики при $T \rightarrow 0$ значение $\Delta S \rightarrow 0$.

Макс Планк в 1911 году дал другую формулировку третьего начала термодинамики - как условие обращения в нуль энтропии всех тел при стремлении температуры к абсолютному нулю:

$$\lim_{T \rightarrow 0} S = 0 \quad (1.8)$$

Отсюда $S_0 = 0$. Это даёт возможность определять абсолютные значения энтропии и других термодинамических потенциалов.

Формулировка Планка соответствует определению энтропии в статистической физике через термодинамическую вероятность (W) состояния системы $S = k \ln W$.

При абсолютном нуле температуры система находится в основном квантово-механическом состоянии, если оно невырождено, для которого $W = 1$ (состояние реализуется единственным микрораспределением). Следовательно, энтропия S при $T = 0$ равна нулю. В действительности при всех измерениях стремление энтропии к нулю начинает проявляться значительно раньше, чем может стать существенной при $T \rightarrow 0$ дискретность квантовых уровней макроскопической системы, приводящая к явлениям квантового вырождения.

Из третьего начала термодинамики следует, что абсолютного нуля температуры нельзя достигнуть ни в каком конечном процессе, связанном с изменением энтропии, к нему можно лишь асимптотически приближаться.

1.4. Общие сведения о неравновесной термодинамике

Как было указано выше, классическая термодинамика (ее три «начала») изучает термодинамические равновесные, обратимые процессы. Для неравновесных процессов она устанавливает лишь неравенства, которые указывают возможное направление этих процессов. Фундаментальными работами И.Р.Пригожина установлено, что вся термодинамика делится на три большие области: *равновесную*, в которой производство энтропии, потоки и силы равны нулю, *слабо неравновесную*, в которой термодинамические силы «слабы», и энергетические потоки линейно зависят от сил, и *сильно неравновесную*, или *нелинейную*, где энергетические потоки нелинейны, а все термодинамические процессы носят необратимый характер. Основная задача неравновесной термодинамики - количественное изучение неравновесных процессов, в частности определение их скоростей в зависимости от внешних условий. В неравновесной термодинамике системы, в которых протекают неравновесные процессы, рассматриваются как непрерывные среды, а их параметры состояния — как полевые переменные, то есть непрерывные функции координат и времени.

Слабо неравновесная (линейная) термодинамика рассматривает термодинамические процессы, происходящие в системах в состояниях, близких к равновесию. Таким образом, линейная термодинамика описывает стабильное, предсказуемое поведение систем, стремящихся к минимальному уровню активности. Первые работы в этой области принадлежат Ларсу Онсагеру, который в 1931 году впервые открыл общие соотношения неравновесной термодинамики в линейной, слабо неравновесной области - «соотношения взаимности». Суть их чисто качественно сводится к следующему: если сила «один» (например, градиент температуры) для слабо неравновесных ситуаций воздействует на поток «два» (например, на диффузию), то сила «два» (градиент концентрации) воздействует на поток «один» (поток тепла).

Таким образом, в слабо неравновесной области практически действуют законы равновесной термодинамики, система ни к чему не стремится и ее поведение в большинстве случаев вполне предсказуемо.

Сильно неравновесная термодинамика рассматривает процессы, происходящие в системах, состояние которых далеко от равновесия.

Когда термодинамические силы, действуя на систему, становятся достаточно большими и выводят ее из линейной области в нелинейную, устойчивость состояния системы и ее независимость от флуктуации значительно уменьшается.

В таких состояниях определенные флуктуации усиливают свое воздействие над системой, вынуждая ее при достижении точки бифуркации – потери устойчивости, эволюционировать к новому состоянию, который может быть качественно отличным от исходного. Происходит самоорганизация системы. Причем считается, что развитие таких систем протекает путем образования нарастающей упорядоченности. На этой основе и возникло представление о самоорганизации материальных систем.

Все материальные системы, от самых малых до самых больших, считаются открытыми, обменивающимися энергией и веществом с окружающей средой и находящимися, как правило, в состоянии, далеком от термодинамического равновесия.

Это свойство материальных систем позволило в свою очередь определить целый ряд новых свойств материи.

Вот некоторые из них.

- все процессы необратимы, так как они всегда сопровождаются потерями энергии;
- энтропия S в открытых системах имеет две составляющие: deS – характеризует обмен энтропией с внешним миром; diS – характеризует необратимые процессы внутри;
- материя обладает свойством самоорганизации.

Исследования И. Пригожиным живой материи как открытых материальных систем были в основном сосредоточены на сравнительном анализе организации структур живой и неживой материи, термодинамическом анализе реакций гликолиза и ряде других работ.

1.5. «Всеобщий закон биологии» Бауэра

Наряду с теоретическими работами физиков над проблемами законов термодинамики, этой же проблемой, но применительно к биологии, в начале 20-го века занимался биолог-теоретик Эрвин Симонович Бауэр.

В то время биология как наука еще не была достаточно развита. Еще не был известен состав клеток и их основные функции, и было общепринятым считать, что жизнь – это некоторое вещество с особыми свойствами.

В микроскоп живое вещество различных живых организмов выглядело практически одинаково в виде клеток с желеобразной массой (которая получила название протоплазма).

Основной задачей, которую поставил перед собой Э. Бауэр - определить основные термодинамические свойства живых веществ, за которое он принимал молекулы белков в особом, неравновесном состоянии.

Несмотря на целый ряд ошибочных предположений, принципиальным научным достижением Э. Бауэра в этой работе является неопровержимое доказательство того, что живые организмы могут находиться только в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии. Э. Бауэром был сформулирован «Всеобщий закон биологии» в следующей редакции:

«Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянную работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях».

По существу этот закон является первым законом термодинамики биологических систем.

Э. Бауэром также был сформулирован «Принцип устойчивого неравновесия живых систем»:

«Для живых систем характерно именно то, что они за счет своей свободной энергии производят работу против ожидаемого равновесия».

Позже теория Э. Бауэра была полностью подтверждена работами И. Пригожина, Г. Хакена и Р. Тома. Как утверждает И. Пригожин: «...и биосфера в целом, и ее различные компоненты, живые или неживые, существуют в сильно неравновесных условиях. В этом смысле жизнь, заведомо укладывающаяся в рамки естественного порядка, предстает перед нами как высшее проявление происходящих в природе процессов самоорганизации».

Глава 2

Биологические ритмы как способ существования живой материи

2.1. Историческая справка

О существовании биологических ритмов людям известно с древних времен.

Уже в «Ветхом Завете» даны точные указания о правильном образе жизни, питании, чередовании фаз активности и отдыха. Об этом писали многие выдающиеся ученые древности: Гиппократ, Авиценна и другие.

Основателем хронобиологии – науки о биоритмах, принято считать немецкого врача Христофора Вильяма Гуфелянда, который в 1797 году обратил

внимание коллег на универсальность ритмических процессов в биологии: каждый день жизнь повторяется в определенных ритмах, а суточный цикл, связанный с вращением Земли вокруг своей оси регулирует жизнедеятельность всего живого, включая организм человека.

Первые серьезные научные исследования в этой области начали проводиться в начале 20-го века, в том числе российскими учеными И.П. Павловым, В.В. Вернадским, А.Л. Чижевским и другими.

К концу 20-го века факт ритмичности биологических процессов живых организмов стал считаться одним из фундаментальных свойств живой материи и сущностью организации жизни.

Однако природа биоритмов до последнего времени была неясна.

Как бывает в таких случаях, исследования биоритмов представляли собой процесс накопления информации, выявления свойств и закономерностей методами статистики, рассматривались вопросы практического использования.

В результате в науке о биоритмах возникло два научных направления: хронобиология и хрономедицина.

Одной из основных работ в этой области можно считать разработанную Ф. Хальбергом в 1964 году классификацию биологических ритмов.

В соответствии с этой классификацией все биоритмы подразделяются следующим образом:

- ультрадианные ритмы с периодом меньше 20 часов;
- циркадианные - с периодом 24 ± 4 часов;
- инфрадианные - с периодом больше 28 часов.

Среди последних следует выделять:

- циркасемисептанные ритмы с периодом примерно $3 \pm 0,5$ сут;
- циркасеptанные ритмы с периодом 7 ± 3 сут.;
- циркадисептанные - с периодом 14 ± 3 сут.;
- циркавигинтанные - с периодом 21 ± 3 сут.;
- циркатригинтанные - с периодом 30 ± 5 сут.;
- цирканнуальные - с периодом 1 год $\pm$ 2 месяца

По поводу природы биоритмов был высказан целый ряд гипотез, производились многочисленные попытки определить их новые закономерности.

Вот некоторые из них.

В 1959 году Юрген Ашофф, директор Института физиологии поведения имени Макса Планка в Андексе (Германия) обнаружил закономерность, которая была названа "Правилom Ашоффа" (Под этим названием оно вошло в хронобиологию и историю науки).

Правило гласит: *"У ночных животных активный период (бодрствование) более продолжителен при постоянном освещении, в то время как у дневных животных бодрствование более продолжительно при постоянной темноте"*. И действительно, как впоследствии установил Ю. Ашофф, при длительной изоляции человека или животных в темноте цикл "бодрствование - сон" удлинится за счет увеличения продолжительности фазы бодрствования. Из

правила Ашоффа предполагается следствие, что именно свет определяет циркадные колебания организма.

Шведский исследователь Фольсгрен в опытах на кроликах обнаружил суточный ритм гликогена и желчеобразования.

Советские ученые Е.Е. Введенский, А.И. Ухтомский, И.П. Павлов и В.В. Парина осуществили попытку теоретически обосновать механизмы возникновения ритмических процессов в нервной системе и показали, что ее (т.е. нервной системы) ритм определяет прежде всего ритм возбуждения и торможения. Известные российские ученые Ф.И. Комаров и С.И. Рапопорт в своей книге «Хронобиология и хрономедицина» дают следующее определение биоритмов: «Ритм представляет собой характеристику периодической временной структуры. Ритмичность характеризует как определенный порядок временной последовательности, так и длительность отрезков времени, поскольку содержит чередование фаз различной продолжительности».

Таким образом, до последнего времени природа и основные физиологические свойства биологических ритмов были не выяснены, хотя понятно, что они имеют в процессах жизнедеятельности живых организмов очень большое значение. Природу биоритмов и их основные свойства удалось установить только в результате термодинамического анализа процессов, происходящих в биологических системах.

2.2. Природа биоритмов. Анализ термодинамических свойств биологических систем

Возвращаясь к работам Э. Бауэра, рассмотренным в главе 1, отметим, что, теоретически предположив наличие структур, обеспечивающих термодинамическое неравновесие, Э. Бауэр не установил, каким образом живые организмы постоянно поддерживают это неравновесное термодинамическое состояние. Неравновесие означает, утверждает Э.Бауэр, что все структуры живых клеток на молекулярном уровне заранее заряжены "лишней", избыточной по сравнению с такой же неживой молекулой энергией, что выражается в неравенстве потенциалов, в созданном химическом или электрическом градиенте, тогда как в неживой замкнутой системе любые градиенты распределяются в соответствии с правилом энтропии равномерно. Эту "лишнюю" энергию, существующую в живых клетках на любом уровне, Бауэр называет «структурной энергией» и понимает как деформацию, неравновесие в строении живой молекулы.

Для определения того, каким образом живыми системами обеспечивается состояние устойчивого неравновесия, проведем анализ термодинамических процессов, происходящих в живых организмах.

Как известно из биологии, получение свободной энергии из продуктов питания и ее потребление для обеспечения своей жизнедеятельности живые организмы осуществляют с помощью биохимических реакций метаболизма, представляющих собой циклы обмена веществ.

Реакции метаболизма, непрерывно происходящие в клетках, представляют собой комплексы разнообразных биохимических реакций расщепления и синтеза веществ различными метаболическими путями.

Поскольку обмен веществ происходит циклами, то в клетках в соответствии с этими циклами происходят непрерывные периодические изменения концентраций веществ, участвующих в многочисленных биохимических реакциях. На рис. 2.1 в качестве примера представлен график внутриклеточных колебаний концентрации кальция.

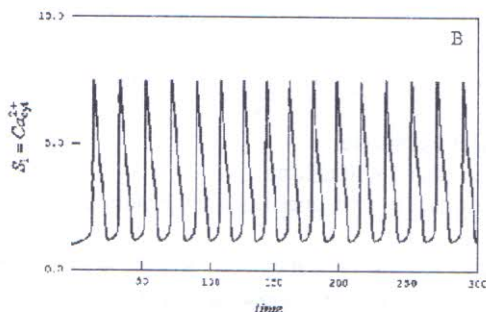


Рис. 2.1. График внутриклеточных колебаний кальция.

Как видно из рис. 2.1, внутриклеточные колебания кальция представляют собой непрерывный периодический процесс.

Среди всех биохимических реакций особую роль играют реакции синтеза из молекул углеводов и жиров, содержащихся в питательных веществах, аденозинтрифосфата (АТФ), сопровождающихся потреблением энергии, и реакции его последующего расщепления, сопровождающиеся выделением энергии.

Структура АТФ показана на рис. 2.2.

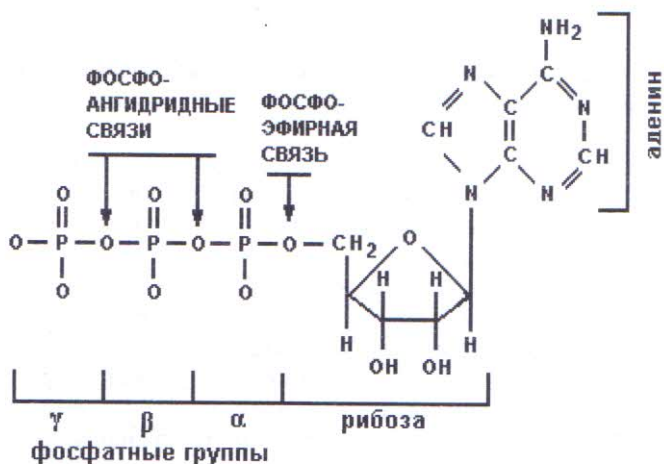
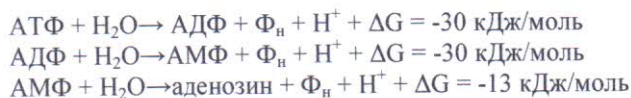


Рис. 2.2. Структура АТФ

Как видно из рис. 2.2, АТФ состоит из трех фосфатных групп (α , β и γ), остатков азотистого основания (аденина) и остатка сахара (рибозы).

При разрыве фосфоангидридных и фосфоэфирной связей выделяется энергия. Фосфатные группы могут быть постадийно отщеплены путем растворения в воде (гидролиза) и образования ортофосфата или неорганического фосфата и аденозиндифосфата АДФ, а затем, после расщепления АДФ, и аденозинмонофосфата с выделением энергии на каждой стадии:



Здесь: $\text{P}_\text{н}$ - неорганический фосфат;

H^+ - положительный ион водорода;

ΔG - изменение свободной энергии, выделяемой при отрыве концевой фосфатной группы.

Обычно клетки извлекают энергию из АТФ во время клеточного дыхания, отщепляя от его молекулы только одну фосфатную группу.

На рис. 2.3 приведен пример упрощенного графика циклов синтеза-расщепления АТФ.

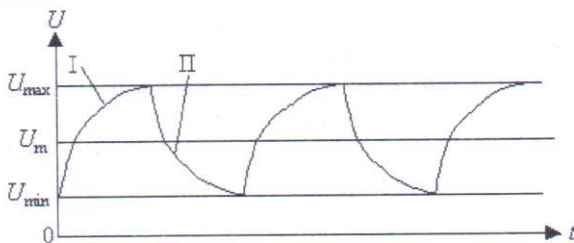


Рис. 2.3. Упрощенный график синтеза-расщепления АТФ.

U - количество АТФ в клетке; I – процесс синтеза; II – процесс расщепления.

Как видно из графика на рис. 2.3, изображенные на нем процессы синтеза АТФ (кривая I), и расщепления АТФ (кривая II) представляют собой непрерывную последовательность циклов, причем оба процесса протекают по законам, близким к экспонентам.

Верхние и нижние границы концентрации биохимических веществ U_{max} и U_{min} определяются положительной и отрицательной обратными связями, имеющимися в клетках, о которых будет указано ниже.

Скорость протекания биохимических реакций регулируется соответствующими биохимическими катализаторами, ускоряющими эти реакции, и ингибиторами, замедляющими их, как это видно из рис. 2.4, где представлен пример схемы работы механизма регуляции ферментативных реакций.

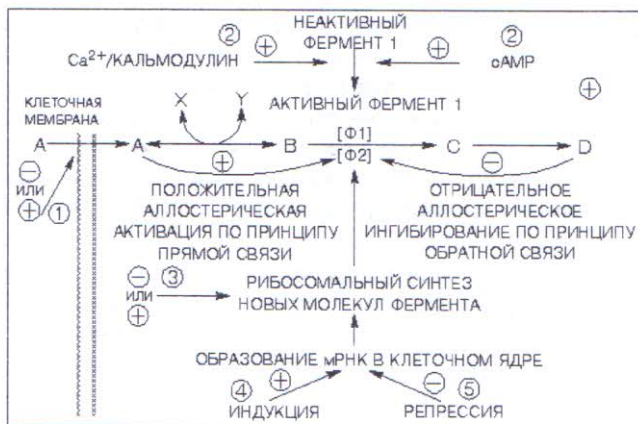


Рис. 2.4. Пример схемы регуляции ферментативных реакций

Цифры, заключенные в кружки, указывают вероятные участки действия гормонов. 1 - изменение проницаемости мембраны; 2 - переход фермента из неактивной формы в активную; 3 - изменение скорости трансляции мРНК на рибосомальном уровне; 4 - индукция образования новой мРНК; 5 - репрессия образования мРНК.

Графики чередований синтеза и расщепления АТФ и соответствующих им чередований затрат и выделения энергии представлены на рис. 2. 5.

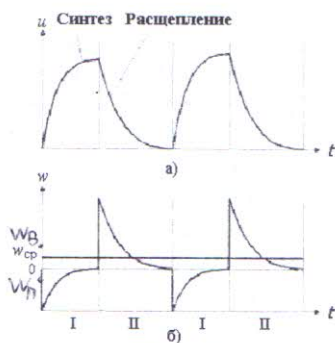


Рис.2.5.

- а) График чередования фаз синтеза и расщепления веществ;
б) График чередования фаз потребления и выделения энергии;

I – фаза потребления энергии;

II - фаза выделения энергии.

W_H – среднее значение потребляемой энергии при синтезе АТФ;

W_B – среднее значение выделяемой энергии при расщеплении АТФ;

$W_{ср}$ – среднее результирующее значение выделяемой энергии;

Как видно из рис. 2.5, в результате последовательных чередований циклов биохимических реакций синтеза и расщепления АТФ, при которых соответственно происходят термодинамические процессы затрат и выделения энергии, количество выделяемой энергии больше потребляемой. Среднее значение разницы между выделяемой и потребляемой энергией равно $W_{\text{ср}} > 0$.

Величина энергии $W_{\text{ср}}$ непосредственно зависит от реакции клетки на воздействия внутренней и внешней среды в виде ферментативной регуляции процессов синтеза и расщепления АТФ.

Датчиками, определяющими скорость и характер метаболических процессов в клетках, являются аллостерические модуляторы и гормоны, непрерывно контролирурующие их термодинамическое состояние.

Устойчивость неравновесного термодинамического состояния клеток обеспечивается следующим образом:

- при минимальном значении неравновесного термодинамического состояния клетки датчики включают режим расщепления АТФ, в результате чего их энергетика начинает возрастать, достигая некоторого максимального значения;
- при максимальном значении неравновесного термодинамического состояния клетки датчики включают режим синтеза АТФ, при котором энергетика организма начинает уменьшаться.

Таким образом, принцип обеспечения устойчивости неравновесного термодинамического состояния клеток заключается в том, что величина их неравновесного термодинамического состояния всегда непрерывно колеблется в пределах, определяемых аллостерическими модуляторами и гормонами.

Рассмотрим термодинамические процессы на уровне органов, систем и организма в целом на примере организма человека.

Поскольку каждая клетка представляет собой полноценный микроорганизм, находящийся в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии, образуемые этими клетками органы, системы и целостные организмы также находятся в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии. Причем, поскольку все биохимические процессы в этих клетках взаимосвязаны, то функционирование органов, систем и целостных организмов обеспечивается путем соответствующих совокупных синхронных интегральных колебаний неравновесного термодинамического состояния клеток.

Это находит свое выражение в периодических колебаниях физиологических параметров (функциональных сдвигов) органов, систем и целостного организма. Наглядным примером здесь может служить последовательность сокращений и расслаблений сердечной мышцы: при сокращении сердечной мышцы у входящих в нее клеток происходят синхронные процессы расщепления АТФ, а при расслаблении – процессы синтеза АТФ. Причем при последовательных циклах сокращения и расслабления сердечной мышцы в этих процессах статистически достоверно одновременно, интегрировано и синхронно производят соответствующие биохимические реакции огромное количество клеток, каждая из которых в составе сердечной мышцы выполняет свою роль.

Второй закон термодинамики биологических систем

Устойчивость неравновесного термодинамического состояния биологических систем обеспечивается непрерывным чередованием фаз потребления и выделения энергии посредством управляемых реакций синтеза и расщепления АТФ соответственно

Из этого закона вытекают следующие следствия:

1. *В живых организмах ни один процесс не может происходить непрерывно, а должен чередоваться с противоположно направленным: вдох с выдохом, работа с отдыхом, бодрствование со сном, синтез веществ с расщеплением и т.д.*
2. *Состояние живого организма никогда не бывает статическим, а все его физиологические и энергетические параметры всегда находятся в состоянии непрерывных колебаний относительно средних значений, как по частоте, так и по амплитуде.*

Описанные выше физиологические колебания живых организмов, уже многие тысячи лет наблюдаемые человечеством, и являются биоритмами.

Таким образом, природой биоритмов являются непрерывные чередования фаз потребления и выделения энергии посредством управляемых реакций синтеза и расщепления АТФ, направленные на обеспечение устойчивого неравновесного термодинамического состояния биологических систем.

2.3. Собственная и принудительная частота биоритмов

В живых организмах жизнедеятельность каждой клетки, каждого органа, каждой системы и целостного организма характеризуются соответствующими комплексами биологических ритмов, параметры которых находятся в тесной взаимосвязи и определяются как внутренними свойствами соответствующих элементов организма, так и их ролью в составе того или иного органа или системы, а также средой обитания. Например, частота сердечных сокращений у человека в спокойном состоянии составляет 58 – 75 уд/мин., а при большой нагрузке может достигать до 160 и более, циклы биохимических реакций, связанных с перевариванием пищи, происходят, например, от 3 до 5 раз в сутки, в зависимости от режима питания и т.д. Поскольку каждый живой организм по-своему уникален, для него будет характерен соответствующий только ему оптимальный образ жизни: время сна и бодрствования, режим и состав питания, соответствующая окружающая среда, необходимые физические нагрузки и многое другое. В связи с этим для такого живого организма будут характерны и соответствующие только ему биологические ритмы физиологических параметров.

Однако в реальной жизни такой режим невозможен, так как он не может существовать в отрыве от условий окружающей его обстановки.

Каковы же условия этой обстановки?

Одним из основных условий является период цикла сон-бодрствование равный 24 часам. Это условие определяется периодом вращения Земли вокруг своей оси. Другим основным условием является то, что человек живет в обществе, в связи с чем должен подчиняться его правилам, в частности режиму дня, времени работы и отдыха, времени приема пищи и т.д.

Поэтому в большинстве случаев определенные параметры биоритмов каждого организма являются принудительными.

На рис. 2.6 представлен пример идеализированных типовых колебаний функциональных сдвигов организма человека, являющихся обобщением биоритмов таких физиологических параметров, как температура тела, артериальное систолическое и диастолическое давление, реакции на свет и звук, частота сердечных сокращений.

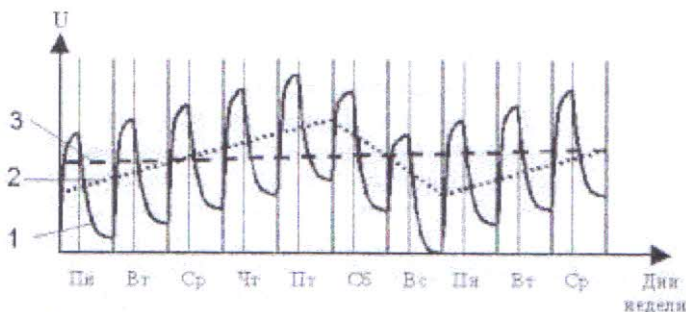


Рис. 2.6. Идеализированные типовые колебания функциональных сдвигов организма человека

1 — суточные колебания функционального сдвига; 2 — недельное среднее колебание функционального сдвига; 3 — среднее значение функционального сдвига

Как видно из рис. 2.6, обобщенные периодические колебания функциональных сдвигов организма человека носят как суточный, так и недельный характер.

Каким же образом в организме человека происходит согласование собственных и принудительных параметров биоритмов?

Здесь необходимо обратить внимание на то, что все процессы, происходящие в организме человека в условиях собственных биоритмов, являются абсолютно необходимыми для его жизнедеятельности, так как иначе будет происходить накопление значений невосстанавливающихся функциональных сдвигов, что может привести к потере работоспособности, заболеваниям и гибели.

В качестве примеров можно привести график изменений функциональных сдвигов, приведенный на рис. 2.6, на котором отражены накопления остаточных функциональных сдвигов и их восстановление за дни отдыха, либо широко

известные случаи потери работоспособности в результате длительного отсутствия сна, сильного физического или умственного переутомления и другие.

Поэтому принудительные периоды биоритмов организации биохимических процессов циклов сна и бодрствования, режима труда и отдыха, режима питания и других циклов корректируются организмом таким образом, чтобы все необходимые для его жизнедеятельности функции укладывались в эти принудительные рамки. В частности, человек определяет для себя вид трудовой деятельности, время и продолжительность сна, вид отдыха, ассортимент продуктов питания, занятия спортом и многое другое. Кроме того, указанная коррекция в значительной степени происходит также за счет способности организма к фенотипической адаптации. Как показывают многочисленные исследования в области хронобиологии и хрономедицины, свойства живых организмов, и в частности человека, к коррекции собственных биоритмов очень индивидуальны.

2.4. О проблеме биологических часов

В 1729 году де Мэран, ученый секретарь Парижской Королевской Академии наук, заметил, что листья фасоли движутся независимо от времени суток и освещенности. В 1758 году Дюмель повторил опыты де Мэрана, поместив растения в глубокую пещеру - во мрак, где температура была неизменна и днем и ночью. Движения листьев продолжались, однако через много дней эти движения затухали, но от вспышки света движения возобновлялись по прежнему. Это свойство живой природы изменять свою околосуточную активность жизнедеятельности ученые назвали биологические часы. С тех пор исследованием природы биологических часов занимались и занимаются многие известные ученые: Фриш, Бюннинг, Питендрич, Хастингс, Халберг и другие. Ими считается, что в каждой клетке животных и растений имеются некие гены, определяющие околосуточную (циркадную) периодичность жизнедеятельности. Внутриклеточные "часы" подстраивают свой ход к периодам светлого и темного времени суток и мало зависят от изменений температуры. Причем в центральной нервной системе животных находятся "главные" часы, управляющие часами других клеток. Однако до сих пор эти часы так и не обнаружены. Анализируя эту проблему с точки зрения неравновесной термодинамики, получим следующее.

Живые организмы для обеспечения своей жизнедеятельности всегда должны находиться в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии, любые изменения параметров внешней среды немедленно вызывают определенные изменения в протекании в них биологических процессов. Однако работа биологических часов, по представлениям приверженцев этой гипотезы, не должна зависеть от воздействия параметров внешней среды, что может привести к потере устойчивости неравновесного термодинамического состояния биологических систем. Таким образом, гипотеза существования биологических часов по всей видимости ошибочна.

Глава 3

Теоретические основы адаптации

3.1. Общие сведения об адаптации

Адаптация – приспособление живого организма к постоянно изменяющимся условиям существования во внешней среде, выработанного в процессе эволюционного развития.

Проблемам адаптации посвящено большое количество работ, в основном содержащих факты либо различные теории, предлагающие те или иные научные объяснения наблюдаемым процессам, в том числе П.К. Анохиным, Ф.З. Меерсоном и другими.

Известно два типа адаптации: генотипическая и фенотипическая.

По определению Большой медицинской энциклопедии (БМЭ): «...генотипическая адаптация возникает вследствие отбора клеток с определенным генотипом, обуславливающим выносливость». Это определение не безупречно, так как оно не отражает того, к какому виду нагрузок относится выносливость, так как в большинстве случаев, приобретая одни преимущества, живые организмы теряют другие. Если, например, растение хорошо переносит жаркий засушливый климат, то, скорее всего, оно будет плохо переносить холодный и влажный.

Что же касается фенотипической адаптации, то к настоящему времени нет строгого определения этого термина.

По определению БМЭ «... фенотипическая адаптация возникает как защитная реакция на действие повреждающего фактора».

По определению Ф.З. Меерсона «Фенотипическая адаптация – развивающийся в ходе индивидуальной жизни процесс, в результате которого организм приобретает отсутствующую ранее устойчивость к определенному фактору внешней среды и таким образом получает возможность жить в условиях, ранее не совместимых с жизнью, ...».

Известны также аналогичные определения адаптации и других авторов.

Однако ни определение, данной в БМЭ, ни определение Ф.З. Меерсона не отражает в полной мере свойства живых организмов к фенотипической адаптации.

Если проанализировать определение фенотипической адаптации, данной в БМЭ, то становится очевидным, что ограничение процесса адаптации только наличием повреждающего фактора, по всей видимости, необосновано.

Действительно, если действует неповреждающий фактор, например питьевая вода с другим содержанием солей, к которой нужно привыкнуть, либо переезд в зону другого часового пояса, то в этих случаях организм также перестраивается благодаря свойствам фенотипической адаптации. Что касается определения, данного Ф.З. Меерсоном, то оно также недостаточно широко охватывает область, в которой проявляется фенотипическая адаптация.

Основная причина неоднозначности определений генотипической и фенотипической адаптации заключается в том, что при определении этих понятий

отсутствует основной критерий жизнеспособности организмов – устойчивость их неравновесного термодинамического состояния.

Поэтому предлагается следующая редакция определения генотипической и фенотипической адаптации:

Генотипическая адаптация - изменение генофонда вида путем естественного отбора по показателю максимальной устойчивости неравновесного термодинамического состояния.

Фенотипическая адаптация - свойство организма изменять свои биологические параметры при постоянно изменяющихся условиях внешней среды для обеспечения устойчивости неравновесного термодинамического состояния.

В настоящем учебном пособии генотипическая адаптация рассматриваться не будет. Что же касается фенотипической адаптации, то ее процессы условно могут быть разделены на два вида:

1. Оперативную фенотипическую адаптацию, в результате которой организм путем соответствующих оперативных физиологических реакций непрерывно реагирует на все кратковременные факторы, влияющие на его жизнедеятельность, не меняя при этом средние значения показателей его функциональных систем.

2. Устойчивую фенотипическую адаптацию, в результате которой при длительных воздействиях на организм факторов окружающей среды произошли такие изменения средних значений его функциональных систем, в результате которых организм стал более приспособлен к этим факторам.

Ниже будут рассмотрены вопросы определения природы адаптации и ее основных законов путем анализа биологических процессов исходя из принципов жизнедеятельности живых организмов как открытых термодинамических систем, находящихся в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии.

3.2. Сущность процессов фенотипической адаптации

Как было установлено вторым законом биологии, устойчивость неравновесного термодинамического состояния биологических систем обеспечивается непрерывным чередованием фаз потребления и выделения энергии посредством управляемых реакций синтеза и расщепления АТФ.

Однако наряду с реакциями синтеза и расщепления АТФ в живых организмах происходит большое количество и других жизненно важных биохимических реакций в виде циклов метаболизма.

Время выполнения полного цикла биохимических реакций определяется наименьшим средним значением скорости реакции в каждой фазе цикла. Причем параметры процессов биохимических реакций в клетках не являются постоянными. Наоборот, они непрерывно меняются как по каким-либо внутренним причинам, так и из-за внешних воздействий окружающей среды.

При любом воздействии на клетку: изменении параметров окружающей среды, состава продуктов питания и других, в ответ в ней происходят многочисленные изменения в биохимических реакциях и физическом состоянии, направленные на поддержание ее жизнеспособности – обеспечения устойчивости ее неравновесного термодинамического состояния. В частности, это выражается в изменениях скоростей чередования циклов метаболических процессов, объемов веществ, вступающих в реакции, скорости поступления продуктов питания и других ингредиентов, периода деления клеток, энергетического потенциала, среднего времени жизни, содержания и скоростей выполнения других жизненных процессов, а также массы и геометрических параметров.

Такие реакции в ряде случаев могут обеспечивать жизнеспособность живых организмов при изменениях параметров внешней среды в очень больших пределах: на высоте более 80 километров и на одиннадцатикилометровой глубине в океане при давлении в тысячу атмосфер, в шахтах на глубине 4 километра, в безжизненных пустынях и в самом соленом из озер - Мертвом море, в контурах ядерных реакторов, при очень низких концентрациях питательных веществ и других условиях.

Следует отметить, что плазматическая мембрана, органы и другие элементы клеток по своим физическим характеристикам достаточно пластичны. Поэтому в процессе жизнедеятельности при воздействии нагрузок их размеры и формы непрерывно меняются в определенных пределах.

Свойства фенотипической адаптации многоклеточных живых организмов определяются совокупными свойствами клеток, органов и систем, из которых они состоят, реагировать на те или иные нагрузки. Например, в результате тренировок организма человека у последнего может значительно увеличиться мышечная масса, физическая сила и выносливость, при смене места жительства происходит привыкание к другому климату, смене часовых поясов и другим нагрузкам.

Исходя из изложенного, можно сформулировать сущность свойства живых организмов к фенотипической адаптации в следующей редакции:

Свойство фенотипической адаптации живых организмов основано на периодичности чередования фаз выделения и потребления энергии и заключается в физических и биохимических изменениях в клетках, органах и организме в целом, направленных на сохранение устойчивого неравновесного термодинамического состояния при изменениях параметров внешней среды

3.3. Работа механизма фенотипической адаптации

Для анализа работы механизма фенотипической адаптации рассмотрим в качестве примера поведение клетки при воздействии на нее некоторой нагрузки. При этом для сохранения устойчивости своего неравновесного термодинамического состояния клетке будет необходимо увеличить объем и скорости синтеза и расщепления АТФ. (Одновременно с этими изменениями реакций в клетках изменяются и многие другие, включенные в соответствующие метаболические пути).

При воздействии на клетку такой нагрузки в ней будут активизированы ферменты, повышающие скорость биохимических реакций в первой фазе – фазе поступления питательных веществ и синтеза из них АТФ. Эта фаза под действием ферментов будет происходить в ускоренном режиме до достижения увеличенного количества синтезированного АТФ. При достижении в клетке критического количества АТФ фаза синтеза АТФ за счет действия обратных связей переключится на фазу расщепления АТФ. При фазе расщепления АТФ идут совершенно другие биохимические реакции, в основном реакции гидролиза, в результате которых АТФ превращается в АДФ с выделением энергии. Эти реакции также будут идти в ускоренном режиме до достижения минимального количества АТФ. Указанные реакции, проходящие при участии и под контролем ферментов, будут также сопровождаться усиленным синтезом последних. Изменения в ходе биохимических реакций приводят к биологическим и к физическим изменениям клетки: скоростей и объема реакций, массы, формы, геометрических размеров. На рис. 3.1 и 3.2 приведены графики изменений массы нейтрофилов и спектральной плотности массы клетки (данные *Всероссийского научно-исследовательского института оптико-физических измерений*).

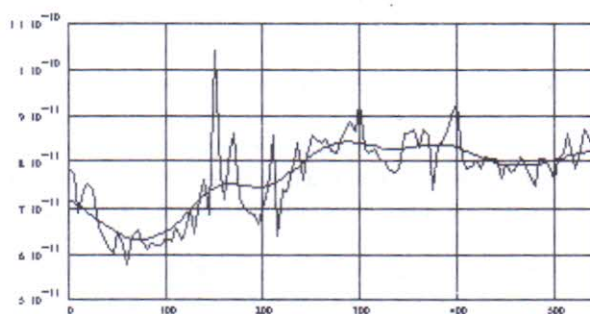


Рис. 3.1. График изменения массы нейтрофила.

Ось абсцисс: минуты; ось ординат: граммы

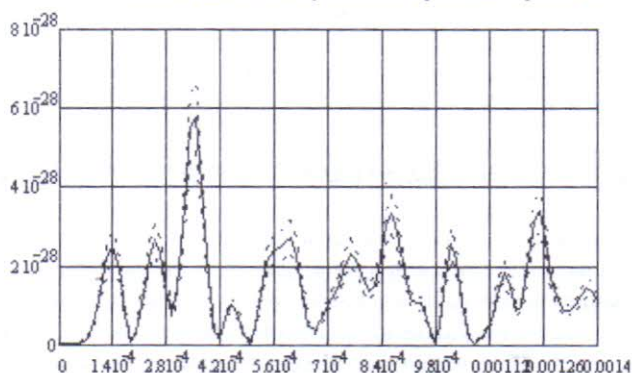


Рис. 3.2. График спектральной плотности массы клетки.

Ось абсцисс: Гц; ось ординат: гр²/Гц

В том случае, если нагрузка невелика и действует на клетку незначительное время, то после ее снятия все параметры клетки (как параметры биохимических реакций, так и физические), быстро вернутся к исходному состоянию. Как было указано выше, такой вид фенотипической адаптации является оперативным.

На рис. 3.3 представлен пример оперативной фенотипической адаптации.

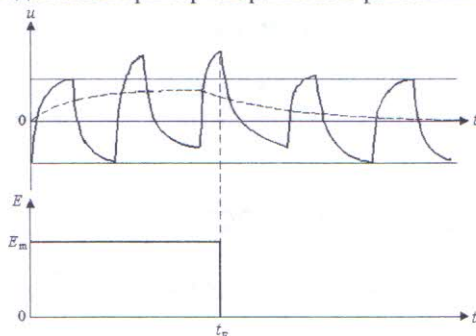


Рис. 3.3. Пример оперативной фенотипической адаптации.

Как видно из рис. 3.3, в течение времени t_F действия нагрузки E_m происходит функциональный сдвиг процесса колебаний физиологического параметра u . После прекращения действия нагрузки функциональный сдвиг восстанавливается в исходное состояние. Но если нагрузка действует длительное время, то, благодаря циклическому характеру процессов обмена веществ, в клетке постепенно произойдут устойчивые изменения ее физических и биохимических параметров: изменятся геометрические размеры и масса, пределы регуляции биохимических реакций, скорость деления и другое.

При снятии после этого нагрузки на длительный срок, благодаря тому же циклическому характеру процессов обмена веществ, в клетке за достаточно длительное время произойдет устойчивый возврат к исходным параметрам.

В этом нетрудно убедиться на примере тренировок спортсменов. В результате длительных тренировок практически всегда наблюдается значительное увеличение мышечной массы. Однако, если тренировки прекращаются, то мышечная масса со временем возвращается к своим прежним параметрам.

При биохимических и физических изменениях в клетках, не превышающих предельно допустимые, фенотипические адаптационные процессы в них можно считать условно обратимыми. Это связано с тем, что, как было указано в главе 1, вся материя представляет собой открытые системы и все процессы, происходящие в материальном мире, необратимы.

Действительно, возврат организма к исходным параметрам в принципе может произойти и происходит, но уже при другом его состоянии. За время фенотипической адаптации и ее возвращения к исходным параметрам организм в определенной степени изменится, в частности, станет старше. В его органах и системах произошли определенные изменения, биохимические реакции стали происходить иначе из-за приема другой пищи, погоды и массы других параметров внешней среды, которые непрерывно меняются.

Рассматривая процессы перестройки многоклеточных организмов, необходимо отметить, что они в той или иной степени, но всегда затрагивают все органы и системы. Так же следует отметить, что органы и системы обладают самыми разными свойствами реакций на нагрузки. Некоторые органы и системы реагируют на воздействие нагрузок очень быстро, например сердечно-сосудистая система, а некоторые очень медленно, например уже упоминавшийся процесс изменения мышечной массы. Поэтому объем процессов перестроек в организме под действием нагрузок в значительной степени зависит как от длительности воздействия этих нагрузок, так и от их характера.

3.4. Основные закономерности реакций на нагрузки

3.4.1. Реакции на одиночную нагрузку

Как было указано выше, воздействия на клетки различных нагрузок приводят к соответствующим изменениям в ходе происходящих в них биохимических реакций, а также к биологическим и физическим изменениям: скорости и величине реакций, массы, объема, формы, геометрических размеров.

Для определения закономерности зависимости таких реакций от нагрузки рассмотрим воздействие на организм одиночной нагрузки в виде прямоугольного импульса.

На рис. 3.4 представлен упрощенный график закономерности изменений некоторого функционального сдвига u при воздействии на организм импульсной нагрузки E_1 прямоугольной формы, действующей в течение промежутка времени $T = t_2 - t_1$.

Здесь следует отметить, что на самом деле живой организм всегда реагирует не только на величину нагрузки, но и на скорость ее нарастания. Кроме того, в природе в принципе не бывает импульсов абсолютно прямоугольной формы - всегда есть передний и задний фронты, меняющиеся по определенным законам, с определенными конечными параметрами. В данном случае для упрощения задачи эти вопросы не рассматриваются.

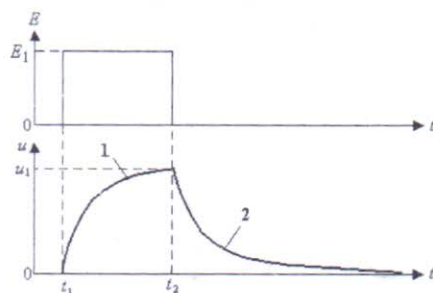


Рис. 3.4. Упрощенный график закономерности изменений функционального сдвига u при воздействии импульсной нагрузки прямоугольной формы E_1

Как видно из рис. 3.4, при воздействии на организм нагрузки E_1 длительностью $T = t_2 - t_1$, в организме возникает и начинает нарастать некоторый функциональный сдвиг u , который достигает своего максимального значения u_1 в момент прекращения действия нагрузки t_2 (кривая 1).

После снятия нагрузки E_1 функциональный сдвиг u восстанавливается до исходного значения по закону, близкому к экспоненте (кривая 2).

Наблюдаемая закономерность изменений функционального сдвига, изображенного на графике рис. 3.4 является результатом большого комплекса биохимических ферментативных реакций, вызванных воздействием нагрузки E_1 .

Попытка математического описания таких реакций была предпринята еще в 1913 году немецкими учёными Л. Михаэлисом и М. Ментеном.

В результате проведенных исследований ими были выведен закон, описывающий кинетику изменения субстрата в ферментативной реакции:

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{\mu_0 s}{K_m + s} \quad (3.1)$$

где:

s - концентрации субстрата;

μ_0 - максимальная скорость;

K_m - константа Михаэлиса - численно равна концентрации субстрата, при которой скорость реакции составляет половину максимально возможной.

График зависимости скорости реакции как функции начальной концентрации субстрата s представлен на рис.3.5.

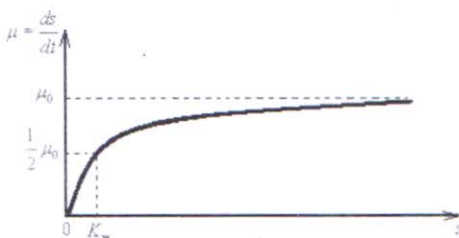


Рис.3.5. Закон Михаэлиса - Ментен.

Зависимость скорости реакции как функции начальной концентрации субстрата s .

μ_0 - максимальная скорость, K_m - константа Михаэлиса.

Однако закон Михаэлиса-Ментен описывает только одну каталитическую реакцию, и то при нескольких не совсем реальных допущениях, в частности таких, как отсутствие в растворе других форм фермента.

В нашем же случае необходимо анализировать закономерность изменений функционального сдвига как конечного совокупного результата всего комплекса биохимических реакций, участвующих в его формировании.

В связи с этим для описания совокупного процесса реакций организма на некоторую единичную нагрузку (рис.3.4), выражающуюся в росте соответствующего функционального сдвига и реакции восстановления этого сдвига после снятия нагрузки, могут быть использованы математические формулы, составленные по результатам практических исследований этих процессов и построения соответствующих графиков.

В частности, закономерность нарастания функционального сдвига u (рис.3.4, кривая 1) может быть описана формулой (3.2.)

$$u = u_1(1 - e^{-kt}), \quad (3.2)$$

а процесс восстановления функционального сдвига u_1 в сторону исходного состояния (рис.3.4, кривая 2) может быть описана формулой (3.3):

$$u = u_1 e^{-kt}. \quad (3.3)$$

Как видно из формулы (3.3), $u \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$. Отсюда, следует, что определить точное время восстановления функционального сдвига t , при котором $u = 0$, невозможно. При определенных изменениях величины нагрузки E_1 и длительности ее воздействия T соответствующим образом будет меняться закономерность роста и восстановления функционального сдвига u , так как при этом в биохимических реакциях будет принимать участие различное количество ингредиентов с соответствующей динамикой концентрации.

Рассмотрим зависимость изменений функциональных сдвигов u от изменения величины нагрузки E . На рис. 3.6 показаны закономерности изменений функциональных сдвигов u при разной абсолютной величине нагрузки E .

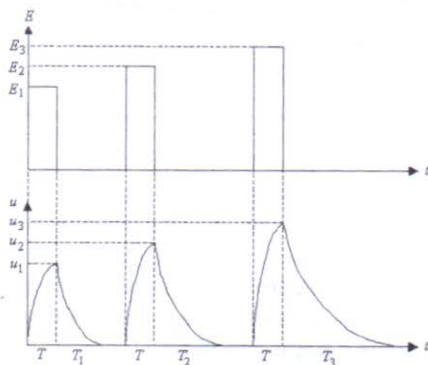


Рис. 3.6. Зависимость изменений функциональных сдвигов u от изменения величины нагрузки E .

Как видно из рис. 3.6, с увеличением абсолютной величины нагрузки E , действующей в течение равных промежутков времени T , величина функциональных сдвигов u возрастает. При этом возрастает и время их восстановления: $T_3 > T_2 > T_1$.

Далее рассмотрим зависимость изменений величины функциональных сдвигов u от длительности действия нагрузки E .

На рис.3.7 показаны закономерности изменений функциональных сдвигов u при разном времени действия нагрузки E : $t_1 < t_2 < t_3$.

Как видно из рис. 3.7, с увеличением длительности воздействия t одинаковой по величине нагрузки E_m величина функциональных сдвигов u возрастает. При этом возрастает и время их восстановления $T_3 > T_2 > T_1$.

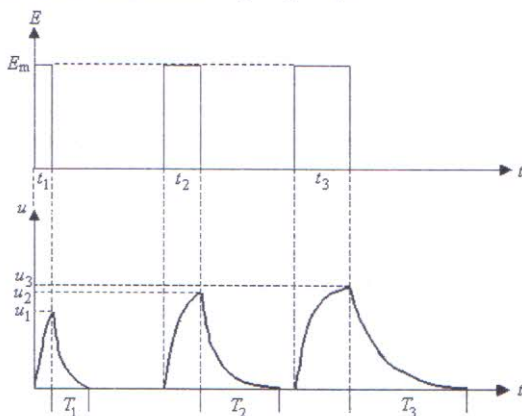


Рис. 3.7. Зависимость изменений величины функциональных сдвигов u от длительности действия нагрузки E_m .

Таким образом, время восстановления T функциональных сдвигов u зависит как от величины нагрузки E , так и от длительности ее воздействия t .

Величина и длительность действия нагрузок на организм могут быть различными, но они всегда ограничены по максимальным значениям. В зависимости от величины нагрузки соответствующим образом меняются процессы биохимических реакций, и как следствие - физиологические процессы.

При незначительных нагрузках, как по величине, так и по времени действия, к которым организм в достаточной степени приспособлен (назовем их нормальными), вызванные ими функциональные сдвиги после снятия нагрузок быстро восстанавливаются до исходных значений.

При максимально большой или максимально длительной нагрузке за счет ферментов изменения скорости биохимических реакций и объема участвующих в них реактивов достигают предельных значений. После снятия таких нагрузок организму требуется достаточно большое время для восстановления вызванных ими функциональных сдвигов.

При воздействиях на организм нагрузок, превышающих предельно допустимые, достаточно велика вероятность повреждений, заболеваний или гибели

организма. В результате таких нагрузок, как правило, не происходит полного восстановления функционального сдвига.

На рис. 3.8 показан пример графика реакции функционального сдвига на непереносимую нагрузку (шум от взрыва), вызвавшую акустическую травму, и процесс восстановления слуха после акустической травмы.

Как видно из рис. 3.8, график роста функционального сдвига u при воздействии непереносимой нагрузки (кривая I) представляет собой крутую характеристику, переходящую в верхней части в горизонтальную линию, свидетельствующую о переходе реакции в режим предельного значения функции функционального сдвига – следствием которого стала акустическая травма. Процесс восстановления функционального сдвига (кривая 2) – восстановления слуха после акустической травмы – происходит лишь частично.

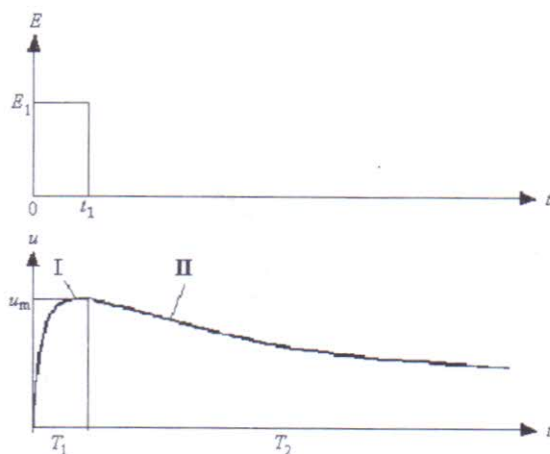


Рис. 3.8. График реакции функционального сдвига на непереносимую нагрузку.

Таким образом, нагрузки, воздействующие на организм, можно разделить на три категории: нормальные, повышенные и непереносимые со следующими определениями:

- **нормальные нагрузки** – нагрузки, не вызывающие от их действия каких-либо последствий;
- **повышенные нагрузки** – нагрузки, которые могут воздействовать на организм без последствий лишь ограниченное время;
- **непереносимые нагрузки** – нагрузки, которые могут привести организм к заболеваниям, травмам, либо к гибели.

3.4.2. Реакции организма на периодическую нагрузку

Нагрузки, воздействующие на живые организмы, достаточно часто носят не только одиночный, случайный, но и периодический характер.

Как уже было указано выше, наиболее часто периодический характер нагрузок связан с вращением Земли вокруг своей оси и вокруг Солнца.

Кроме того, у человека он может быть связан с производственными процессами, режимом труда и отдыха и другими причинами.

Реакция организма на периодическую нагрузку зависит от того, что собой представляет эта нагрузка, ее величина, параметры периодичности и другое.

Рассмотрим в качестве примера воздействие на организм человека нормальной периодической физической нагрузки прямоугольной формы.

На рис. 3.9 приведены: график периодического чередования нагрузок E (а) и график соответствующих функциональных сдвигов u (б).

Как видно из графика а на рис.3.9, на организм человека периодически, с периодом t_0 , длительностью t_F и паузой t_R воздействует нагрузка величиной E_m .

Как видно из графика б на рис.3.9, в течение времени воздействия t_F нагрузки E_m в организме человека происходит реакция, выражающаяся в виде роста функционального сдвига u , достигающего к концу времени воздействия значения u_m .

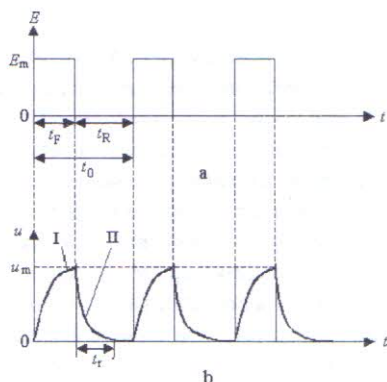


Рис.3.9. График колебаний функционального сдвига u от воздействия нормальной периодической нагрузки E .

Во время пауз между нагрузками длительностью t_R происходит восстановление функционального сдвига E , который фактически достигает своего исходного значения 0 за время t_r . (выше было указано, что точное время восстановления функционального сдвига определить невозможно).

Как видно из графиков а и б, $t_r < t_R$, а закономерности роста функциональных сдвигов u при последующих нагрузках E_m идентичны.

Это означает, что к началу следующей нагрузки организм полностью восстановился от действия предыдущей.

Рассмотрим случай воздействие на организм периодической повышенной нагрузки E_m , при которой $t_r > t_R$.

На рис. 3.10 представлен график воздействия на организм периодической повышенной нагрузки.

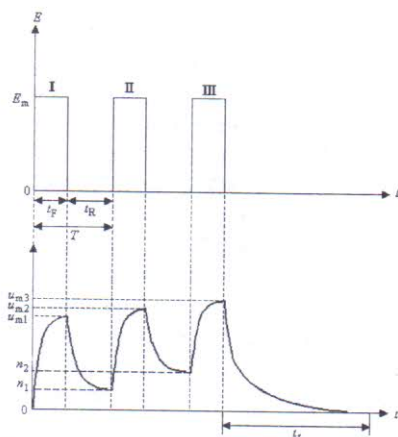


Рис. 3.10. График колебаний функционального сдвига u при воздействии повышенной периодической нагрузки E .

Как видно из графика на рис. 3.10, воздействие на организм повышенной нагрузки I величиной E_m и длительностью t_F вызывает повышенный функциональный сдвиг u_{m1} , который не успевает полностью восстановиться за время паузы t_R и к моменту прихода нагрузки II остаточное значение функционального сдвига составляет n_1 . В результате действия нагрузки II функциональный сдвиг u растет и достигает значения $u_{m2} > u_{m1}$, который также не успевает полностью восстановиться до прихода нагрузки III и его остаточное значение уже составляет $n_2 > n_1$. Воздействие нагрузки III вызывает рост функционального сдвига u до значения u_{m3} . И только в процессе длительной паузы t_t функциональный сдвиг u восстанавливается полностью.

Такая закономерность роста функциональных сдвигов при неполном их восстановлении наблюдается достаточно часто. В качестве примеров могут быть приведены случаи роста функциональных сдвигов в процессе рабочей недели и их полном восстановлении за выходные дни, при вахтовых графиках работы в экстремальных условиях (неделя через неделю) и др.

3.5. Основные закономерности фенотипической адаптации

3.5.1. Оперативная фенотипическая адаптация

Как было указано в разделе 3.1, оперативная фенотипическая адаптация представляет собой реакции организма на все кратковременные факторы, влияющие на его жизнедеятельность, не меняя при этом средние значения показателей его функциональных систем. Свойства оперативной фенотипической адаптации многоклеточных живых организмов определяются результатом совокупных свойств клеток, органов и систем, из которых они

состоят, реагировать на те или иные нагрузки изменением происходящих в них различных видов биохимических процессов для сохранения устойчивости неравновесного термодинамического состояния.

Закономерности реакций живых организмов на нагрузки при оперативной фенотипической адаптации фактически уже рассмотрены в разделах 3.4.1 «Реакция организма на одиночную нагрузку» и 3.4.2 «Реакция организма на периодическую нагрузку».

3.5.2. Устойчивая фенотипическая адаптация

3.5.2.1. Устойчивая фенотипическая адаптация при воздействии постоянной одиночной нагрузки

При рассмотрении процессов оперативной фенотипической адаптации было установлено, что при воздействии на организм каких-либо нагрузок в нем происходят соответствующие этим нагрузкам изменения в ходе циклов биохимических реакций.

Если такая нагрузка по своей величине соответствует нормальной или повышенной, возникает сравнительно редко и на короткое время, то каждый раз после ее окончания режим работы клетки восстанавливается до исходного уровня, так как для этого требуется незначительное время.

Если же такая нагрузка действует длительное время, а перерывы между нагрузками сравнительно короткие, то в результате многочисленных циклов метаболизма в клетке постепенно нарастают определенные физические изменения.

В результате этого в клетку через некоторое время начинает уже постоянно поступать повышенное или пониженное количество питательных веществ, а в биохимических реакциях участвовать повышенное или пониженное количество реактивов. Таким образом, режим функционирования клетки в условиях постоянного действия нагрузки становится для нее нормальным, и он будет сохраняться все время ее действия.

График такого процесса изображен на рис. 3.11.

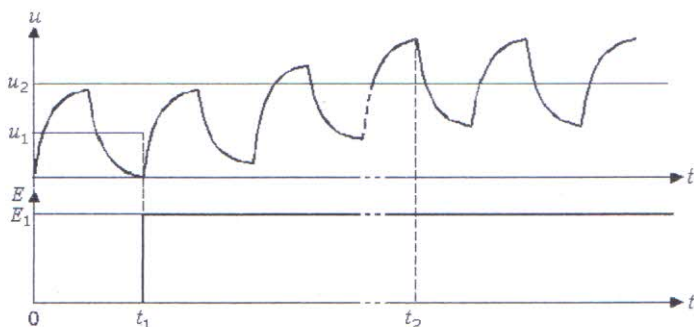


Рис. 3.11. Процесс устойчивой фенотипической адаптации

Как видно из рис. 3.11, до начала действия нагрузки E_1 , в период времени $0 - t_1$, среднее значение колебаний функционального сдвига составляло u_1 . В результате фенотипической адаптации за длительный период времени $t_2 - t_1$ действия нагрузки E_1 происходят изменения в ходе биохимических реакций, в результате которых среднее значение колебаний функциональных сдвигов u_1 увеличивается до значения u_2 , которое становится постоянным в условиях постоянного воздействия нагрузки E_1 . При длительном снятии нагрузки произойдет фенотипическая адаптация в обратном направлении до исходного уровня, так как ее величина ниже предельно допустимой.

Необходимо отметить, что в реальных условиях нагрузка не прикладывается мгновенно, а нарастает в течение определенного времени. Кроме того, живые организмы реагируют не только на величину нагрузки, но и на скорость ее возрастания (поэтому спортсмены, чтобы уменьшить величину воздействия нагрузки, прежде чем выполнять соответствующие упражнения, предварительно «разогреваются»).

На рис. 3.12 показан пример графика реальных изменений колебаний функциональных сдвигов u при действии постоянной нагрузки E_1 .

Как видно из графика на рис. 3.12, до начала действия нагрузки E_1 колебания функционального сдвига находятся в пределах $(0 - u_1)$.

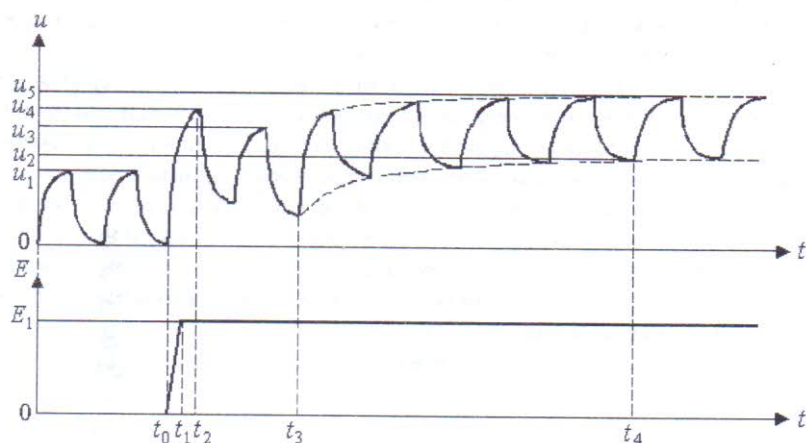


Рис. 3.12. Пример графика изменений колебаний функциональных сдвигов u при быстром воздействии постоянной нагрузки E_1 .

Нагрузка E_1 на организм начинает действовать с момента t_0 , возрастая за промежуток времени $t_0 - t_1$ от значения 0 до значения E_1 .

За промежуток времени $t_0 - t_2$ действия нагрузки E_1 верхний предел колебаний функционального сдвига u резко вырастает от значения u_1 до u_4 . Это объясняется реакцией организма на два одновременно воздействующих параметра нагрузки: величину E_1 и скорость ее нарастания: $v = dE_1/dt$.

В течение промежутка времени $t_2 - t_3$ функциональный сдвиг u незначительно восстанавливается, достигая верхним пределом уровня u_3 , так как происходит восстановление функционального сдвига, вызванного действием параметра скорости нарастания нагрузки. Далее происходят изменения колебаний функционального сдвига u , определяемые только действием величины нагрузки E_1 : размах колебаний функционального сдвига уменьшается при одновременном увеличении среднего уровня его значения. Это связано с экспоненциальной зависимостью величины функционального сдвига u от нагрузки E_1 . Причем изменения минимальных и максимальных значений функциональных сдвигов будут происходить по идентичным законам, как это было указано выше, соответственно:

$$u = u_{\min} (1 - e^{-kt}) \quad (3.4)$$

$$u = u_{\max} (1 - e^{-kt}) \quad (3.5)$$

С момента времени t_4 процесс перестройки организма можно считать установившимся. При этом колебания функционального сдвига будут постоянно, в течение всего времени действия нагрузки E_1 , находиться в пределах $u_2 - u_5$.

После снятия нагрузки в течение определенного времени может произойти возврат функционального сдвига u к значениям, близким, но не равным исходным, так как в процессе жизнедеятельности живых организмов непрерывно происходят необратимые процессы.

3.5.2.2. Устойчивая фенотипическая адаптация при воздействии длительной периодической нагрузки

Рассмотрим процессы устойчивой фенотипической адаптации живых организмов при действиях периодических нагрузок на примере организма человека. К основным параметрам периодических нагрузок относятся: абсолютная величина, длительность действия и длительность паузы.

При приведенном выше (раздел 3.4.2) анализе реакций организма на периодическую нагрузку были рассмотрены основные закономерности воздействия на живые организмы этого вида нагрузок.

Определим закономерность процесса адаптации при периодических нагрузках.

Если абсолютная величина нагрузки относится к категории нормальных и соотношение длительностей воздействия нагрузки и пауз такие, при которых функциональный сдвиг, вызванный нагрузкой, полностью восстанавливается, то при этом фенотипической адаптации не происходит, так как организм уже адаптирован к таким нагрузкам.

Если абсолютная величина нагрузки относится к категории повышенных, и при этом время восстановления функциональных сдвигов, вызванных нагрузкой, фактически будет больше времени пауз между нагрузками, то начнется процесс длительной фенотипической адаптации. При этом в организме

будут происходить биохимические реакции как синтеза из продуктов питания, так и расщепления АТФ в таких объемах, при которых будет обеспечена устойчивость его неравновесного термодинамического состояния.

Процесс устойчивой фенотипической адаптации, при котором воздействующая на организм нагрузка носит периодический характер, вызывая при этом соответствующие периодические последовательности реакций синтеза из продуктов питания и расщепления АТФ, обеспечивает возможность значительно больших диапазонов перестроек функциональных параметров, чем при постоянной нагрузке.

Это связано с тем, что периодический характер нагрузок позволяет организму обеспечить более оперативно процессы изменений скоростей биохимических реакций и объемов реактивов, участвующих в них. Закономерность этих процессов имеет индивидуальный характер, так как непосредственно связана с собственными биологическими ритмами и физиологическим состоянием живых организмов.

Указанное свойство организма достаточно убедительно подтверждается процессами тренировок спортсменов, когда при правильном выборе сочетаний нагрузок и отдыха достигаются значительные показатели в спортивных достижениях.

На рис. 3.13 представлен примерный график процесса устойчивой фенотипической адаптации при воздействии на организм периодической нагрузки.

Как видно из графика на рис. 3.13, в начальный период времени $0 - t_1$ воздействия нагрузки E_m происходит перестройка функциональных сдвигов u , при которых восстановление за время пауз между нагрузками полностью не происходит. Однако с момента времени t_1 процесс роста и восстановления функциональных сдвигов стабилизируется.

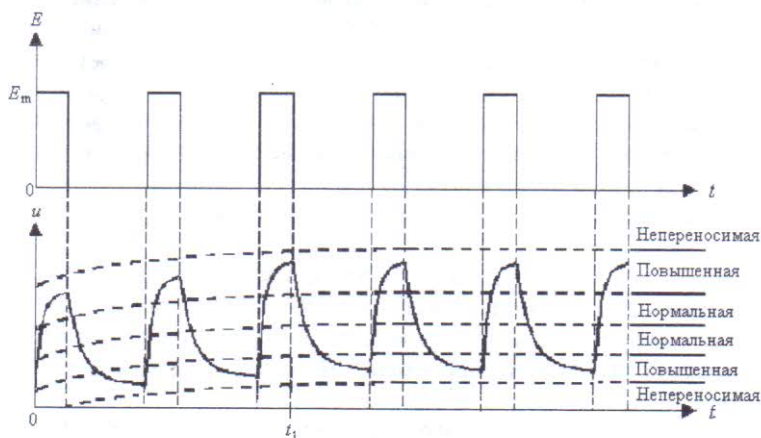


Рис. 3.13. Примерный график устойчивой фенотипической адаптации к периодическим нагрузкам с постоянными параметрами

Это означает, что фенотипическая адаптация закончилась и процессы синтеза из продуктов питания и расщепления АТФ начинают происходить уже на другом уровне.

При этом одновременно происходит и сдвиг значений нагрузок, характеризующих нормальную, повышенную и непереносимую нагрузки.

Таким образом, свойство фенотипической адаптации живых организмов к изменяющимся условиям внешней среды обусловлено принципом функционирования биохимических реакций в виде чередующихся последовательностей циклов синтеза и расщепления веществ.

Указанный принцип позволяет оперативно и в большом диапазоне «раскачивать» в необходимых пределах объемы всего комплекса веществ, участвующих во взаимосвязанном между собой множестве биохимических реакций при одних условиях внешней среды, и замедлять их при других условиях.

Тем самым обеспечивается высокая устойчивость неравновесного термодинамического состояния живых организмов при самых разных условиях их существования.

3.6. Фенотипическая адаптация и окружающая среда

3.6.1. Основные закономерности изменений параметров окружающей среды

В существующем материальном мире, как живом, так и неживом, практически все параметры, характеризующие его, никогда не бывают постоянными и подвергаются как периодическим, так и случайным изменениям.

Все изменения параметров окружающей среды связаны с тем, что в зависимости от одновременного воздействия на нее самых различных факторов: погоды, солнечной радиации, положения планет, времени года и другого, изменяется степень неравновесности состояния материи.

При превышении состояния неравновесности некоторого критического предела материя переходит на другой уровень путем самоорганизации, приобретая другие свойства.

В качестве примеров перехода материи на другой уровень самоорганизации можно привести эффект самовозгорания горючих веществ при превышении их температуры некоторого критического уровня или превращения воды в лед при температуре ниже 0°C .

Неживая материя всегда находится в неустойчивом равновесном, слабо неравновесном или сильно неравновесном термодинамическом состоянии в зависимости от ее свойств, параметров окружающей среды и уровня самоорганизации. В отличие от неживой природы, как уже указывалось, живые организмы для обеспечения своей жизнедеятельности всегда должны находиться в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии. Поэтому любые изменения параметров внешней среды немедленно вызывают в живых организмах посредством обратных связей соответствующие изменения

в протекании биологических процессов, направленных на сохранение устойчивого неравновесного термодинамического состояния.

При этом периодические изменения параметров внешней среды вызывают в живых организмах соответствующие периодические изменения в протекании биологических процессов, а случайные изменения параметров внешней среды вызывают соответствующие случайные изменения в протекании этих процессов.

Значения параметров внешней среды, их состав и закономерность изменений на территории обитания живых организмов в основном определяются ее географической зоной и в большинстве случаев подчиняются соответствующим законам статистики.

В общем случае каждый из параметров внешней среды: температура воздуха, влажность и другие, а также их совокупности имеют соответствующие статистические характеристики вероятности, закономерности которых обычно соответствует закону плотности нормального распределения вероятности (рис.3.14), выражаемому формулой (3.6.):

$$\varphi(U) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{U^2}{2}} \quad (3.6)$$

где: $\varphi(U)$ – значение вероятности;

U – плотность нормального распределения вероятности

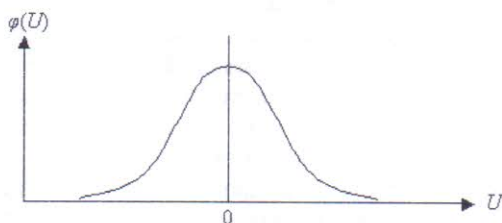


Рис. 3.14. График плотности нормального распределения вероятности

Популяции живых организмов, постоянно проживающие в условиях определенной окружающей среды и прошедшие процесс генотипической адаптации – естественного отбора, в своем подавляющем большинстве обычно хорошо приспособлены к параметрам окружающей среды обитания. Причем степень приспособленности индивидов, входящих в популяцию, также обычно соответствует закону плотности нормального распределения вероятности.

Однако в природе всегда имеет место определенная вероятность того, что параметры внешней среды могут измениться настолько, что для большинства особей той или иной популяции станут дискомфортными, при которых их существование значительно усложнится, а также и непереносимыми – несовместимыми с возможностью выживания.

Для характеристики внешней среды по условиям жизнедеятельности разделим ее на три зоны: комфорта, дискомфорта и непереносимости со следующими определениями:

Зона комфорта - диапазон совокупных условий внешней среды, в котором жизнедеятельность данного вида живых организмов происходит наиболее комфортно, а воздействующие на них нагрузки относятся к категории нормальных.

Зона дискомфорта - диапазон совокупных условий внешней среды, в которых живые организмы данного вида находятся в трудных условиях выживания, а воздействующие на них нагрузки относятся к категории повышенных.

Зона непереносимости - диапазон совокупных условий внешней среды, при которых жизнедеятельность данного вида живых организмов невозможна, и воздействующие на них нагрузки относятся к категории непереносимых.

3.6.2. Внешняя среда и жизнедеятельность живых организмов

Для каждого вида, для каждой популяции живых организмов всегда имеется свой, предпочтительный набор условий, наиболее оптимально подходящих для их жизнедеятельности.

Например, для одних видов предпочтителен более влажный и теплый климат, для других более сухой и холодный и т.д.

Причем в каждом виде и в каждой популяции имеется определенный разброс, определенная дисперсия требований к параметрам окружающей среды, связанная с индивидуальными особенностями особей.

На рис. 3.15 изображен пример графика распределения плотности вероятности обобщенных показателей реальной (кривая 1) и оптимальной внешней среды для некоторого вида живых организмов (кривая 2).

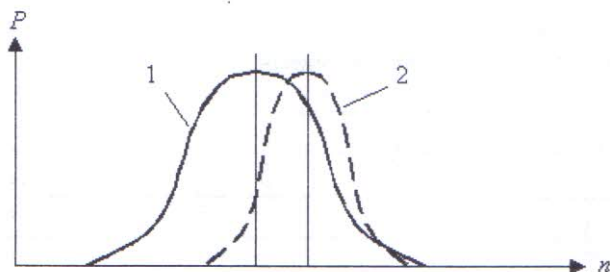


Рис. 3.15. Пример распределения плотности вероятностей обобщенных показателей реальных (кривая 1) и оптимальных (кривая 2) параметров внешней среды.

Как видно из рис. 3.15, реальная характеристика внешней среды по своим параметрам в значительной степени, но не полностью совпадает с оптимальной для исследуемого вида.

Это означает, что исследуемый вид не до конца адаптирован к параметрам внешней среды. Поскольку графики достаточно близки, то можно ожидать, что со временем, путем как генотипической, так и фенотипической адаптации, вид в еще большей степени приспособится к данной внешней среде.

В случаях, когда такие графики в значительной степени не совпадают, например при экологических катастрофах, это ведет к гибели вида.

Однако, кроме состояния окружающей среды, для живых организмов имеет исключительно большое значение то, каким образом осуществляется их жизнедеятельность.

Для этого уточним содержание широко используемых в современной науке понятий: «условия жизнедеятельности», «оптимальные условия жизнедеятельности» и «оптимальная жизнедеятельность»:

Условия жизнедеятельности - совокупность физических, химических, биологических и психологических факторов внешней среды, влияющих на процессы жизнедеятельности живых организмов.

Оптимальные условия жизнедеятельности - совокупность физических, химических, биологических и других факторов внешней среды, при которых может быть обеспечена максимальная устойчивость неравновесного термодинамического состояния живых организмов.

Оптимальная жизнедеятельность — совокупность биологических, физических и иных функций, выполняемых живым организмом, при которых в заданных условиях внешней среды обеспечивается максимальная устойчивость его неравновесного термодинамического состояния.

На рис. 3.16 представлен идеализированный пример графика суточных колебаний функциональных сдвигов организма человека в случае его оптимальной жизнедеятельности.

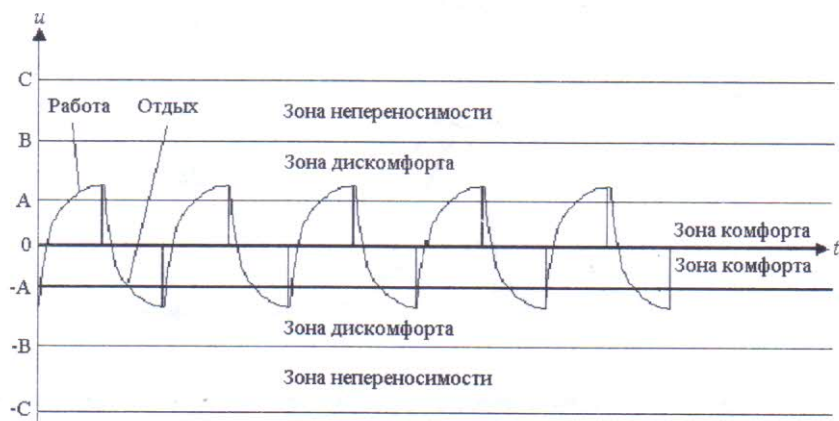


Рис. 3.16. Идеализированный график суточных колебаний функциональных сдвигов человека при оптимальной жизнедеятельности.

Как видно из графика на рис. 3.16, для обеспечения максимальной устойчивости неравновесного термодинамического состояния организма человека размах колебаний функциональных сдвигов должен быть также максимальным и находится не только в пределах зоны комфорта, но также и в нижней (например, при гиподинамии) и в верхней (например, при гипердинамии) зонах дискомфорта. При этом значения зон комфорта, дискомфорта и непереносимости в результате процессов фенотипической адаптации будут в определенных пределах расширяться, обеспечивая тем самым максимальную устойчивость неравновесного термодинамического состояния организма.

Если все суточные колебания, представленные на графике, идентичны или близки друг другу, то это означает, что организм в течение суток полностью восстанавливается от испытываемых перегрузок.

Режим, при котором колебания функциональных сдвигов имеют максимальный размах, входящий в зону дискомфорта, и при этом в течение суток полностью восстанавливаются, является наиболее близким к оптимальному. При этом организм готов к максимальным для него значениям перегрузок.

При возникновении перегрузок периодические колебания функциональных сдвигов организма будут иметь вид, представленный на рис. 3.17.

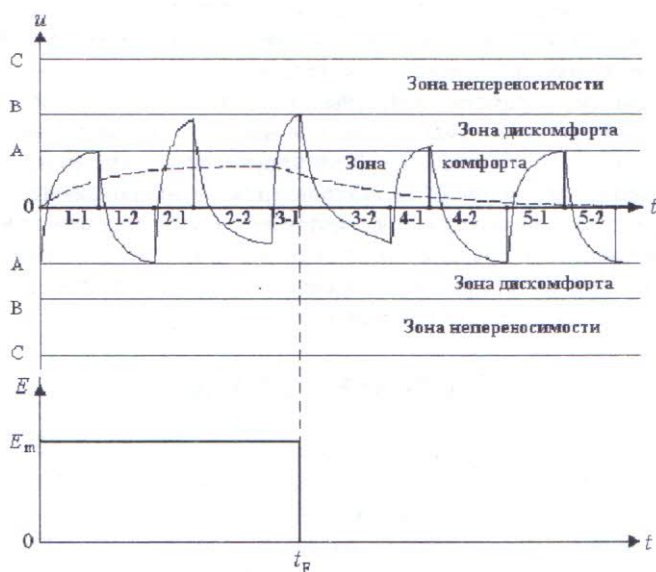


Рис.3.17. График изменений периодических колебаний функциональных сдвигов u при воздействии нагрузки E_m .

Как видно из рис. 3.17, при изменениях параметров окружающей среды, вызывающих повышенную нагрузку на организм E_m , соответствующим образом

меняется процесс колебаний функциональных сдвигов и, сдвигаясь вверх к зоне непереносимости. При восстановлении исходного значения окружающей среды полностью восстанавливаются и параметры колебаний функциональных сдвигов.

Необходимо отметить, что зоны комфорта, дискомфорта и непереносимости, как и нормальные, повышенные и непереносимые нагрузки являются индивидуальными параметрами для каждого организма.

Глава 4

Количественные оценки воздействия на живые организмы параметров внешней среды

4.1. Виды количественных оценок

Количественная оценка воздействия на живые организмы параметров внешней среды является одной из наиболее серьезных научных проблем.

Основная трудность заключается в том, что живые организмы и внешняя среда характеризуются множеством различных параметров, имеющих различную природу и различные единицы измерения.

К настоящему времени известны пять основных способов оценки воздействия на живые организмы параметров внешней среды: балльная оценка, оценка по степени риска, оценка по флуктуирующей асимметрии, оценка по анкетам и оценка по времени восстановления функциональных сдвигов. Наиболее распространенными из них являются балльные оценки при определении тяжести и напряженности труда, а также оценка с помощью анкетных опросов, используемая при различных психологических исследованиях. Рассмотрим указанные системы оценок более подробно.

4.2. Балльная оценка

Балльная оценка представляет собой перечень всевозможных видов нагрузок, воздействующих на организм, каждый из которых имеет определенный вес, выраженный в баллах.

В зависимости от количества набранных баллов тот или иной вид трудовой деятельности или характеристика внешней среды оценивается в соответствующих категориях.

В таблице 3.1 представлен пример классификации условий труда с помощью системы баллов.

Основные недостатки способа оценки с помощью баллов заключаются в том, что он метрологически необоснован, не отражает все возможные сочетания параметров окружающей среды, часто являющиеся потенцирующими и поэтому обеспечивает весьма приближенную оценку реальной ситуации.

Таблица 3.1.

Классы условий труда по показателю температуры воздуха ($^{\circ}\text{C}$, нижняя граница) для открытых территорий в холодный период года и в холодных (не отапливаемых) помещениях

Климатическая зона	Тепло-изоляция одежды, °C Вт/м	Допустимый 2	Классы условий труда				Опасный (экстремальный) 4
			Вредный - 3				
			1 степень	2 степень	3 степень	4 степень	
			3.1	3.2	3.3	3.4	
I А	0,71	-30	-36	-38,5	-40,8	-60	< - 60,0
I Б	0,82	-38	-46,2	-48,9	-54,4	-70	< - 70,0
II	0,61	-23	-29,4	-31,5	-35,7	-48	< - 48,0
III	0,51	-15,9	-21,3	-23	-26	-37	< - 37,0

4.3. Оценка по степени риска

Оценка по степени риска представляет собой три вида процедур:

а) идентификацию опасности, оценку воздействия, оценку зависимости "доза - ответ" и характеристику риска;

б) научную оценку источников (токсических свойств химического вещества или свойств физических факторов) и условий их воздействия на человека, направленную на установление вероятности того, что экспонированные люди окажутся пораженными, а также на характеристику природы тех эффектов, которые у них могут возникнуть;

в) оценку вида и степени выраженности опасности, создаваемой источником в результате существующего или возможного воздействия на определенную группу людей, а также существующий или потенциальный риск для здоровья, связанный с данным источником.

Способ оценки по степени риска в большинстве случаев обеспечивает возможность прогнозирования влияния внешней среды на основании статистических данных. Однако этот способ не выявляет основные источники, определяющие степень риска в случаях комбинированного действия многих источников, а так же не дает конкретную количественную биологическую (физиологическую) оценку величины поражения людей.

4.4. Оценка методом биоиндикации

Биоиндикация - способ ориентировочной оценки антропогенной нагрузки по реакции на нее разнообразных живых организмов и их сообществ, например угнетения или развития фитопланктона в водной среде.

Из всего многообразия известных методов биоиндикационных исследований считается, что наиболее полно отвечает необходимым критериям метод анализа флуктуирующей асимметрии. Флуктуирующая асимметрия является следствием несовершенства онтогенетических процессов, неспособности организмов развиваться по точно определенным путям.

По феноменологии она представляет собой небольшие ненаправленные отклонения живых организмов от строгой билатеральной симметрии. При этом различия между сторонами не являются строго генетически детерминированными и, следовательно, зависят, в основном, от внешних условий. Оценка флуктуирующей асимметрии производится в баллах. В таблице 3.2 приведен пример такой оценки для определения стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур.

Таблица 3.2.

Степень отклонения среды от нормы по нарушению стабильности развития наиболее массовых (фоновых) видов

Стабильность развития в баллах	Качество среды
1-ый балл	- Условно нормальное
2-ой балл	- Начальные (незначительные) отклонения от нормы
3-ий балл	- Средний уровень отклонений от нормы
4-ый балл	- Существенные (значительные) отклонения от нормы
5-ый балл	- Критическое состояние

Методика основана на выявлении, учете и сравнительном анализе асимметрии у разных видов живых организмов по определенным признакам.

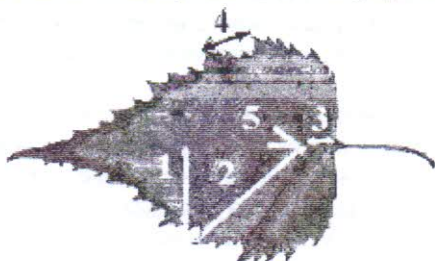


Рис. 3.18. Схема морфологических признаков, использованных для оценки стабильности развития березы повислой (*Betula pendula*)

1- ширина левой и правой половинок листа. 2 - длина жилки второго порядка, второй от основания листа. 3 - расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка. 4 - расстояние между концами этих же жилок. 5 - угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой второго порядка.

Определение величины флуктуирующей асимметрии билатеральных морфологических структур при использовании меристического (счетного) признака у каждой особи производится путем просчета числа определенных структур слева и справа в указанных границах.

Популяционная оценка выражается средней арифметической различия в количестве структур слева и справа. При использовании пластического (мерного) признака у каждой особи измеряют определенные структуры слева и справа. Величина асимметрии вычисляется путем деления разницы в промерах на двух сторонах на их сумму. Приведем в качестве примера методику оценки стабильности развития березы повислой (*Betula pendula*).

На рис. 3.18. представлена схема морфологических признаков, использованных для этой оценки.

Методика измерений заключается в следующем.

Для измерения лист складывают пополам, совмещая верхушку с основанием листовой пластинки. Потом разгибают лист и по образовавшейся складке измеряют расстояние от границы центральной жилки до края листа. Для оценки степени выявленных отклонений от нормы, их места в общем диапазоне возможных изменений показателя используют пятибалльную шкалу. Основным недостатком метода является невозможность определить причины флуктуирующей асимметрии и весьма условная ее количественная оценка.

4.5. Оценка по анкетным опросам

Оценка по анкетным опросам — один из видов опросных методов, применяемый для получения эмпирической информации, касающейся объективных фактов, знаний, мнений, оценок и поведения. Этот метод широко используется в социологии, психологии, педагогике, других областях науки и практики (напр., в профилактической медицине для широкомасштабного выявления лиц с риском заболевания ишемической болезнью сердца). Существенной особенностью метода является опосредованный характер взаимодействия между исследователем и исследуемым (респондентом), которые общаются при помощи анкеты, причем респондент сам читает предлагаемые ему вопросы и сам фиксирует свои ответы.

4.6. Оценка по времени восстановления функциональных сдвигов

Оценка по времени восстановления функциональных сдвигов представляет собой способ, обеспечивающий количественную интегральную объективную оценку воздействия на живые организмы любых нагрузок любого состава и в любых сочетаниях. Способ основан на закономерности зависимости времени восстановления функционального сдвига от величины нагрузки, вызвавшей этот сдвиг. Эта закономерность была рассмотрена в разделе 3.4.

Использование параметра времени для оценки воздействия на живые организмы внешней среды решает сразу несколько основных проблем:

- 1) соизмеримости различных по природе и единицам измерения факторов внешней среды и параметров живых организмов;
- 2) объективности результатов измерений, метрологического обоснования результатов измерений;

- 3) выявления основных факторов, определяющих характер воздействия внешней среды;
- 4) определение наиболее эффективных путей уменьшения вредного воздействия параметров внешней среды.

Как уже было указано в разделе 3.4, закономерность восстановления функционального сдвига происходит по экспоненциальному закону, не позволяющему точно определить время его восстановления. Поэтому в этом методе прямые измерения времени восстановления заменены относительными измерениями. При этих измерениях относительная величина времени восстановления производится путем анализа закономерности изменений скорости процесса восстановления функциональных сдвигов.

На рис. 4.19. представлены графики, на которых показаны четыре процесса восстановления функциональных сдвигов.

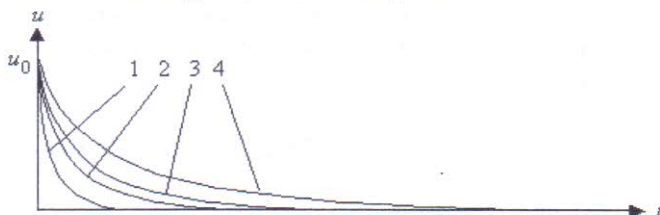


Рис. 4.19. Графики восстановления функциональных сдвигов.

Как видно из рис. 4.19, процессы восстановления функциональных сдвигов подчиняются одному и тому же экспоненциальному закону, но происходят с различными скоростями. Здесь следует обратить внимание на то, что различные функциональные сдвиги, например частота сердечных сокращений, тремор, артериальное давление или вибрационная чувствительность, имея различную физическую сущность и размерность, и характеризуясь абсолютно разными физиологическими показателями, при анализе процессов их восстановления становятся соизмеримыми, так как они сравниваются по одному и тому же параметру — времени восстановления.

В связи с этим для количественной характеристики этих процессов был предложен новый физиологический (гигиенический) показатель — эргоемкость, со следующим определением:

ЭРГОЕМКОСТЬ - физиологический (гигиенический) показатель, характеризующий временные затраты живых организмов на восстановление функциональных сдвигов, вызванных воздействием на них различных нагрузок, после прекращения их действия.

Кроме собственно измерения условного времени восстановления функциональных сдвигов, большое значение имеет время воздействия нагрузок, вызвавших функциональные сдвиги.

В связи с этим введен еще один показатель – удельная эргоемкость со следующим определением:

УДЕЛЬНАЯ ЭРГОЕМКОСТЬ - физиологический (гигиенический) показатель, характеризующий отношение времени восстановления функциональных сдвигов ко времени их возникновения в процессе воздействия нагрузок.

Для количественной оценки удельной эргоемкости предложена новая единица измерения – D (Ди).

Этот способ, а также показатели эргоемкость и удельная эргоемкость пока не введены в нормативные документы, но тем не менее они нашли свое применение при гигиенических исследованиях различных видов промышленного оборудования: горных машин, компьютерных рабочих мест, рабочих мест авиадиспетчеров и другого, так как в результате применения этого метода, кроме собственно оценки воздействия параметров окружающей среды, за счет соизмеримости этих параметров и физиологических показателей возможно определение наиболее эффективных путей ее улучшения.

Необходимо отметить, что определение закономерности скорости восстановления функциональных сдвигов с точки зрения математики является достаточно сложной задачей, в связи с чем для этой цели была разработана специализированная компьютерная программа «Loqus 2003.1». Эта программа высчитывает условное время восстановления - эргоемкость любых функциональных сдвигов и их соотношения и определяет удельную эргоемкость.

Заключение

Приведенные в книге материалы показали, что примененный подход к решению ряда проблем теоретической биологии с позиций неравновесной термодинамики позволил в определенной степени объяснить сущность и закономерность функционирования живых организмов и их способностей к адаптации. Изложенные в работе новые законы и положения позволяют с достаточной уверенностью утверждать, что движущей силой в процессах жизнедеятельности живых организмов является максимальное обеспечение устойчивости неравновесного термодинамического состояния, осуществляемое путем непрерывного чередования циклов, содержащих фазы синтеза АТФ из питательных веществ и его последующего расщепления.

На эту основную цель направлена вся совокупность деятельности клеток, органов, систем и целостного организма.

Поэтому при исследованиях их функционирования необходимо исходить из того, что все реакции и процессы в живых организмах направлены именно на эту цель.

Тогда, возможно, станут более понятны те сложнейшие процессы, которые происходят в живом организме, а также определена их закономерность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. - М. Медицина, 1975.
- 2 Бауэр Э.С. Теоретическая биология. Росток. 2002.
- 3 Биологические ритмы. Под ред. Ю. Ашоффа. М.: Мир, 1984
- 4 Биологические часы. Пер. с англ. под ред. С.Э. Шноля. М.: Мир, 1964.
- 5 Биохимия. Под ред. Северина Е.С. М. ГЭОТАП-МЕД. 2003.
- 6 Большая медицинская энциклопедия. Издание 3. М. 1977.
- 7 Бутковская З.М., Доброборский Б.С., Кадыскина Е.Н. К вопросу применения нового эргономического показателя "Эргоемкость" при гигиенической оценке и сертификации ручного инструмента. Гигиена труда и промышленная экология. 1998. №11, С.12-15.
- 8 Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов (Физиологические часы). Пер.с нем. под ред. И.И. Гунара. М.: ИЛ, 1961.
- 9 Гаркави Л.Х., Квакина Е.Б., Уколова М.А.. Адаптационные реакции и резистентность организма. Ростов-на-Дону: Ростовский ун-т. 1977.
- 10 Гигиена труда водителей городского общественного транспорта. Под редакцией проф. В.Ретнева. Л. 1984.
- 11 Гигиенические критерии оценки и классификации условий труда по показателям вредности и опасности факторов производственной среды, тяжести и напряженности трудового процесса. Р 2.2.755-99. Руководство
- 12 Глыбин Л.Я. Когда ложиться спать. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во. 1987.
- 13 Горбачев В.В. Концепции современного естествознания. В 2 ч. Учебное пособие. М. Издательство МГУП. 2000.
- 14 Гэлстон А., Дэвис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. Пер.с англ. под ред. Н.П. Воскресенской. М. Мир. 1983.
- 15 Доброборский Б.С. Конец легенды о биоритмах. Личность и культура. 2005. №6. С. 24-28.
- 16 Доброборский Б.С. Способ объективной количественной оценки региональной экологической обстановки. Региональная экология. №1-2. 2005. С.28-34
- 17 Доброборский Б.С., Кадыскина Е.Н. Способ оценки величины воздействия на организм человека различных нагрузок. Патент RU № 2159576. Бюллетень «Открытия, изобретения, промышленные образцы, товарные знаки». 27.11.2000. №33, С.123.
- 18 Доброборский Б.С., Кадыскина Е.Н. Эргономическая оценка транспортных средств по показателю «Эргоемкость». Материалы третьей международной конференции «Организация и безопасность движения в крупных городах». С-Пб, 1998. С. 61-63.

- 19 *Доброборский Б.С., Кадыскина Е.Н.* К вопросу измерения биологических затрат человека при эргономической оценке промышленного оборудования и промышленных товаров народного потребления. Тезисы докладов научной конференции <Проблемы санитарно-эпидемиологического благополучия населения Северо-Западного и других регионов Российской Федерации. СПб., 1997. С. 53-54.
- 20 *Ерофеева Г.В.* Курс концепции современного естествознания. Ч.1. Томск. 1999.
- 21 *Захаров В.М.* Асимметрия животных. М. Наука. 1987.
- 22 *Корн Г., Корн Т.* Справочник по математике. Наука. М. 1974
- 23 *Лолаев Т.П.* Время как функция биологической системы. Философские исследования. № 3. 2000.
- 24 *Мартынов А.С. Артюхов В.В. Виноградов В.Г.* Устойчивость природной среды (экосистем) в России. 1998 (С).
- 25 *Меерсон Ф.З.* Адаптация, стресс и профилактика. Наука. М. 1981
- 26 *Меерсон Ф.З., Пшенинкова М.Г.* Адаптация к стрессовым ситуациям и физическим нагрузкам. - М.: Медицина. 1988.
- 27 Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). М. 2003.
- 28 *Пригожин И.* Введение в термодинамику необратимых процессов, пер. с англ., М., 1960.
- 29 *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. Наука. М. 1986.
- 30 *Сорокин Г.А.* Оценка функциональных состояний человека при определении оптимального темпа двигательной деятельности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л. 1984.
- 31 *Уголев А.М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного эволюционизма. - Л.: Наука, 1985.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава 1 Термодинамика и «Всеобщий закон биологии» Бауэра	4
1.1. О становлении термодинамики как науки.....	4
1.2. Основные термины и положения термодинамики.....	4
1.3. Общие сведения о равновесной термодинамике.....	5
1.3.1. Первое начало термодинамики.....	6
1.3.2. Второе начало термодинамики.....	7
1.3.3. Третье начало термодинамики.....	9
1.4. Общие сведения о неравновесной термодинамике.....	10
1.5. «Всеобщий закон биологии» Бауэра.....	11
Глава 2 Биологические ритмы как способ существования живой материи	12
2.1. Историческая справка.....	12
2.2. Природа биоритмов. Анализ термодинамических свойств биологических систем.....	14
2.3. Собственная и принудительная частота биоритмов.....	20
2.4. О проблеме биологических часов.....	21
Глава 3 Теоретические основы адаптации	22
3.1. Общие сведения об адаптации.....	22
3.2. Сущность процессов фенотипической адаптации.....	24
3.3. Работа механизма фенотипической адаптации.....	25
3.4. Основные закономерности реакций на нагрузки.....	28
3.5. Основные закономерности фенотипической адаптации.....	34
3.5.1. Оперативная фенотипическая адаптация.....	34
3.5.2. Устойчивая фенотипическая адаптация.....	35
3.6. Фенотипическая адаптация и окружающая среда.....	39
3.6.1. Основные закономерности изменений параметров окружающей среды.....	39
3.6.2. Внешняя среда и жизнедеятельность живых организмов.....	41
Глава 4 Способы количественных оценок воздействия на живые организмы параметров внешней среды	44
4.1. Бальная оценка.....	44
4.2. Оценка по степени риска.....	44
4.3. Оценка методом биоиндикации.....	45
4.4. Оценка по анкетным опросам.....	47
4.5. Оценка по времени восстановления функциональных сдвигов.....	47
Заключение	49
Список литературы	50