

Волинський державний університет імені Лесі Українки

Коцан І. Я., Журавльов О. А.

Біоритмологія

Навчально-методичний посібник

Луцьк – 2005

Волинський державний університет імені Лесі Українки

Коцан І. Я., Журавльов О. А.

БІОРИТМОЛОГІЯ

Навчально-методичний посібник

**для студентів біологічного, психологічного факультетів, Інституту
фізичної культури і здоров'я**

Луцьк – 2005

УДК 591.5:612(075.8)

ББК 28.903,1я73

К 75

Усі живі організми на Землі від бактерій до вищих ссавців підпорядковуються певним часовим ритмам. У посібнику розглянуто біологічні ритми тварин і людини, вплив на них руху небесних тіл, змін пір року, дня і ночі, періодичності припливів і відпливів, сонячної активності та інших факторів, показано особливості ритмічних процесів на різних рівнях організації живого: молекулярні структури, клітина, одноклітинні організми, культури клітин і тканин, багатоклітинні тварини і рослини, популяції організмів.

Для студентів біологічних і психологічних факультетів вищих навчальних закладів.

РОЗШИРЕНИЙ ТЕМАТИЧНИЙ ПЛАН ЛЕКЦІЙ

1. Наука про біологічні ритми. Поняття про біологічні ритми. Коротка історія біоритмології. Предмет, завдання та методи біоритмології. Основні поняття біоритмології. Класифікація ритмів. Спектр ритмів. Екзо- та ендогенні ритми. Інфра-, цирка- та ультрадіанні ритми.

2. Ритми поведінки у безхребетних. Ритми локомоторної активності. Ритми харчування. Ритми спарювання. Ритми репродуктивної поведінки. Поняття «воріт». Поведінка, обмежена «воротами». Ритми орієнтаційної поведінки. Почуття часу. Ритмічність у процесах навчання. Загальна циркадіанна організація поведінки.

3. Ритми поведінки хребетних тварин. Ритми активності ссавців. Зв'язок навчання і пам'яті з біоритмами. Біоритми птахів, плазунів, земноводних та риб.

4. Онтогенез циркадіанних ритмів. Поняття онтогенезу та його зв'язок з ритмічними процесами. Вимірювання ритмів, що зароджуються. Розвиток ритмічності у людини. Фізіологія появи ритмічності в пацюків. Розвиток циркадіанної системи. Роль зовнішнього середовища в онтогенезі ритмів. Цикли освітлення. Мати як циркадіанний часозадавач. Внутрішнє середовище. Старіння. Перспективи вивчення циркадіанної системи.

5. Щоденні пристосувальні стратегії поведінки. Добовий стереотип. Роль факторів зовнішнього та внутрішнього середовища в його формуванні. Рівень угруповання: нічний і денний спосіб життя. Роль дня і ночі в еволюційній дивергенції. Спеціалізація в часі. Поділ у часі. Зсув часової ніші. Рівень виду: розподіл активності протягом доби. Добування і споживання їжі. Щоденні переміщення і міграції. Розмноження й онтогенез. Пам'ять на час. Передбачення періодичної появи їжі. Стратегія звичок.

6. Орієнтація в просторі за допомогою годинника. Біологічний годинник і орієнтація за небесними світилами. Сонце як орієнтир. Сонячний компас з поправкою на час. Двостороння навігація за Сонцем. Місяць як орієнтир. Зоряні орієнтири. Періодичні зміни напрямку. Періодична зміна пересування.

7. Ритми працездатності. Вимірювання ритмів працездатності. Залежність від часу доби. Цілодобові дослідження працездатності. Вплив зсуву фази часозадавача. Мотивація, оточення й індивідуальні відмінності.

8. Припливні й місячні ритми. Припливні ритми. Умови середовища в літоральній зоні. Адаптація поведінки у зв'язку з припливами і відливами. Місячні ритми. Умови середовища, пов'язані з фазами місяця. Місячно-ритмічні адаптації в поведінці. Півмісячний і місячний контроль часу розмноження.

9. Річні ритми (загальна перспектива). Явище сезонності. «Суттєві» фактори в контролі річних ритмів.

10. Річні ритми в людини. Сезонні ритми фізіологічних функцій. Смертність, самогубства і частота зачаття. Довгострокові тенденції в змінах акрофази й амплітуди. Залежність від географічної широти місцевості.

11. Часові характеристики сну. Основа сну й інших біологічних ритмів. Сон як біологічний ритм. Характеристики сну. Тимчасові характеристики сну в людини. Порівняльні аспекти сну в різних організмів. Онтогенетичні аспекти формування ритму сну. Різні режими сну і неспанья. Ультрадiанні ритми і сон.

ЛЕКЦІЯ № 1

НАУКА ПРО БІОЛОГІЧНІ РИТМИ

Однією з молодих наук XX і XXI століть, яка розвивається нині швидкими темпами, є біоритмологія, або хронобіологія. Ця наука вивчає циклічні біологічні процеси, які мають місце на всіх етапах і рівнях організації живої системи.

З кожним роком підвищується інтерес до проблем біоритмології. Вивчення методологічних принципів біоритмології постійно впливає на дослідження всіх рівнів організації живого – від молекулярного рівня до рівня цілісності організму. Це, звичайно, є підсумком того, що протягом мільйонів років еволюційного розвитку проходив процес не тільки безперервного структурно-функціонального ускладнення організмів, а й процес їх часової організації.

Адаптація організму до мінливих факторів навколишнього середовища забезпечувалася не тільки окремими органами, а цілими спеціалізованими функціональними системами, координованими в часі та просторі, які були взаємопов'язані між собою.

Зараз дослідження особливостей циклічних явищ у живій природі проводяться на різних рівнях біологічної організації – від індивідуума як основної одиниці біологічної популяції до екосистеми. При цьому виникає багато запитань: що лежить в основі біологічних ритмів? Які головні механізми ними керують і де розміщені центральні координуючі, регулюючі структури? Яка ступінь складності біологічних систем потрібна для функціонування біологічного годинника?

Однією з найважливіших подій в міжнародній історії біоритмології був симпозіум у Колд-Спрінг Харбор в 1960 році. Матеріали симпозіуму “Биоритмологические часы” були опубліковані в 1964 році. Багато робіт представлених на цьому симпозіумі, визначили генеральну лінію розвитку біоритмології.

Вперше на проблеми біологічних ритмів у живих системах людство звернуло увагу ще дві тисячі років тому. У давньогрецького поета знаходимо такі слова: “Пізнай, який ритм володіє людьми, будеш володіти світом”. Однак лише з 30-х років XX століття відбувся реальний прогрес у

дослідженнях біоритмів. У 1957 році Ервін Бюннінг опублікував першу актуальну й досі монографію в цій галузі.

Ритми з короткими періодами – розряди рецепторних нейронів, скорочення серця і дихання – ми розглядати не будемо. Основна увага буде приділятися тим ритмам, які склалися в процесі еволюції, – це добові, припливні, річні і місяцеві ритми.

Отже, повторення подій у біологічній системі організму за більш або менш рівні проміжки часу можна розглядати як **біологічний ритм**.

Класифікація ритмів

Ритми можна поділити:

- 1) за їх власним характером (період ритму);
- 2) за біологічною системою (популяції, групи популяцій та ін.);
- 3) за видом процесу, який породжує ритм;
- 4) за функціями, які ритм виконує.

Спектр ритмів

Біологічні ритми охоплюють широкий діапазон періодів – від мілісекунд до кількох років. Їх можна спостерігати в окремих клітинах, тканинах, органах, цілих організмах або тільки в популяціях.

Ритми можна також поділити на екзогенні – які виникають при періодичній дії зовнішніх факторів, і на ендогенні – породжуються всередині системи внаслідок певних змін.

Протягом всього спектру ритми дуже сильно відрізняються. Для більшості ритмів, які можна спостерігати в ЦНС, в системах кровообігу і дихання, характерні великі індивідуальні зміни. Існують чотири **циркаритми** – періоди, які в природних умовах не змінюються, оскільки вони синхронні з циклами зовнішнього середовища. Такі ритми мають назву геофізичні цикли: припливи, день і ніч, фази місяця і пори року. З ними пов'язані припливні, добові, місяцеві і сезонні ритми біологічних систем.

Для фізичного середовища, в якому живуть живі організми, характерні періодичні зміни, зумовлені рухом Землі і Місяця відносно Сонця. Життя з моменту свого виникнення і протягом кількох мільярдів років повинне було пристосуватися до інтенсивних добових і річних коливань, освітленості і температури. Припливні ритми почали впливати на життя з того часу, коли була заселена прибережна лінія. На суші до добових коливань освітленості і температури додалися також коливання вологості й

інші фактори. Ці геофізичні цикли постійно кидали виклик живим організмам. Тому природний добір повинен був знаходити на всі такі зміни адекватну відповідь. З іншого боку, виняткова стабільність геофізичних циклів, яка базується на законах небесної механіки, дала можливість використовувати набуті програми як життєву стратегію .

В результаті пристосування в еукаріотичних організмів значною мірою поширилися програми обміну речовин і поведінки. Так, наприклад, харчування нічних гризунів приурочено до першої половини ночі. Ця поведінка продовжується в цій фазі і повторюється через кожні 24 год. в умовах постійної темноти і відсутності будь-яких орієнтирів, які вказують на час.

У рослин фотосинтез може відбуватися тільки вдень. Але зелені клітини при неперервному освітленні протягом тижнів зберігають циркадіанні коливання виділення кисню, що відображає запрограмовані біоритми “суб’єктивної ночі”.

Деякі ізоподи літоральної зони харчуються лише під час припливу, а коли море відступає, вони зариваються в пісок. Бокоплави, навпаки, харчуються тільки на узбережжі під час відпливу і ховаються з поверненням води. У двох випадках припливні ритми зберігаються в експериментальних умовах без коливання рівня води при постійній температурі й освітленості.

Як тепер встановлено, репродуктивні цикли птахів і земноводних зберігаються і в постійних лабораторних умовах без будь-яких сезонних коливань.

Всі ці програми – добові, припливні, місяцеві й річні – засновані на самопідтримуючих і незатухаючих біологічних осциляторах. Є, звичайно, біологічні ритми, які трапляються лише у тварин. Наприклад, пам’ять на час і орієнтація за сонячним компасом, спостерігається тільки у тварин, і для їх здійснення потрібна достатньо сильно розвинута нервова система.

Пам’ять на час. Півстоліття назад професор Бенінг показав, що медоносні бджоли, знайшовши мед о третій годині дня, на наступний день знову прилітають до того ж місця в той же час. Отже, вони запам’ятовують час, фіксуючи події строго по добовій шкалі, період якої не залежить від температури.

Орієнтація за сонячним компасом (птахи). Птахи навчені літати в певному напрямку для пошуку їжі. Коли їх утримувати 12 днів при постійному освітленні, то після такої ізоляції спостерігаються помилки в орієнтації при пошуку їжі (але незначні).

Фотоперіодична реакція (вимірювання довжини дня). Зумовлює зимову сплячку, естивацію, спокій, діпаузу.

Ритми з різними періодами можуть бути взаємозалежні і взаємоузгоджені.

Ритми з періодом, що приблизно збігається з тривалістю доби, називають циркадіанними (добові) – цикл сну і неспання, добові коливання температури тіла, концентрації гормонів, сечовиділення, спади і підйоми розумової та фізичної працездатності.

Ритми з періодом більше доби складають групу інфрадіанних ритмів (зимова сплячка). Такі цикли повторюються менш ніж один раз на добу.

Ритми з періодом близько одного року є циркануальними. Вони дозволяють тваринам програмувати свою діяльність, пов'язану з розмноженням. Такі ж ритми допомагають людині адаптуватись до змін пір року. Однак постійне підвищення комфортності життя людини призводить до зменшення чутливості організму до зміни пори року. Біологічний годинник, який відповідає за реагування на такі зміни, дещо притуплюється.

Ритми з періодом, меншим за тривалість доби називаються ультрадіанними (6-8 годинний нормальний сон людини).

ЛЕКЦІЯ № 2

РИТМИ ПОВЕДІНКИ У БЕЗХРЕБЕТНИХ

При вивченні ритмічності поведінки у безхребетних тварин науковці застосовували два різних підходи. Одні дослідники використовували поведінку просто як зручний показник фази осцилятора, що задає ритм, інші науковці, які займалися експериментальним дослідженням поведінки, вважали добові зміни реактивності досліджуваних об'єктів негативним фоном при дослідженні етології. Перші цікавилися циркадіанними

процесами, а не інтеграцією поведінки; другі – власне поведінкою, але при цьому мало уваги приділялося питанню про природу циркадіанного контролю. Поведінку лише в деяких випадках вивчали в аспекті циркадіанних змін, а циркадіанні ритми – у поведінковому аспекті.

Ми спробуємо зробити те й інше, розглядаючи найважливіші типи ритмів поведінки в безхребетних. У літературі з етології можна знайти дуже мало даних про циркадіанний контроль ритмів у безхребетних, а в роботах, присвячених циркадіанним ритмам, мова йде в основному лише про дві форми: локомоторну активність, що реєструється за допомогою актографів, і виведення імаго в популяціях комах (дуже атипова форма добового ритму).

Головна увага неодмінно буде приділятися комахам, тому що на них проведена більша частина досліджень: в огляді Сондерса згадано 700 робіт, що стосуються біологічних годин комах. Якщо виключити комах, то залишиться, ймовірно, менше п'ятдесяти статей, які стосуються циркадіанних ритмів поведінки в безхребетних.

Ритми локомоторної активності

З поведінкових ритмів найбільш вивчені ритми локомоторної активності (в основному ходіння, бігу, плавання і польоту). Причина цього – легкість їхньої реєстрації. Крім того, їхнє вивчення дає дві важливі переваги. По-перше, локомоторну активність можна вивчати на окремих особах, і тоді усе, що ми спостерігаємо, має відношення до часової організації однієї тварини і не пов'язано з популяційними ефектами, можливими, наприклад, при виведенні мух у визначену фазу циркадіанного циклу, а також при польових спостереженнях з використанням пасток. По-друге, варто припустити, що зміни в локомоторній активності відбивають якісь фундаментальні циркадіанні ритми в центральній нервовій системі.

До загальної категорії «локомоторної активності» належить цілий ряд різних форм поведінки. Це пов'язано з тим очевидним фактом, що локомоція, якими б не були її центральні нервові механізми, здійснюється різними тваринами ритмічно для різних адаптивних цілей.

У природі така активність звичайно виникає у відповідь на пряму зовнішню стимуляцію – зниження інтенсивності світла, підвищення температури, запахи, видимий рух і т. д. Якщо ж у лабораторних умовах аналогічні стимули (освітленість (С), темрява (Т), температура, запах, зорові

подразники і т. д.) будуть діяти з постійною інтенсивністю, то локомоторна активність тварин буде або результатом внутрішніх (пов'язаних з мотивацією) змін у порозі чутливості до даних стимулів, або наслідком збудження чи розгальмовування в ЦНС, що приводить до так званої спонтанної активності.

Мотиваційні зміни виникають під дією ряду фізіологічних сигналів, серед яких найбільше значення мають рівні статевих гормонів, позбавлення їжі чи води і циркадіанна (чи припливна) ритмічність. У дрібних безхребетних ці зміни часто виявляються незалежно у трьох різних часових масштабах – протягом життя, з дня у день та в межах однієї доби. Однак мотиваційні зміни неминуче впливають одна на одну, так що, наприклад, циркадіанний ритм локомоції істотно змінюється під впливом голоду, а локомоторна реакція на їжу помітно варіює залежно від циркадіанного часу.

Наприклад, у мухи Цеце при СТ 12:12 за допомогою актографа, що хитається, можна знайти в «спонтанній» польотній активності дві чіткі складові: двофазний циркадіанний ритм (вільноплинний при ТТ) і помітне підвищення активності в період 4-денного голодування (від 8 «польотних спалахів» у першу добу після кровосання до 31 на 4-й день).

Таким чином, рівень спонтанної активності модулюється двома внутрішніми фізіологічними сигналами: циркадіанним годинником і голодом. Крім того, протягом чотирьох днів голодування змінюється і добовий профіль активності: вечірній максимум збільшується у 8 разів, а ранковий і денний рівні активності – удвічі. Температура (висока і низька) теж змінює добовий профіль, але вже по-іншому. Голод і температура, таким чином, модулюють циркадіанні зміни і по-різному змінюють вплив циркадіанних сигналів залежно від загального рівня активності.

Більш ретельно цей феномен був вивчений на самках малярійного комара. Дослідники виявили, що запліднення, прийом їжі й кладка яєць помітно змінюють не тільки сумарну польотну активність за день, але також її добовий профіль як при СТ 12:12, так і при ТТ. У метеликів-сатурній відбуваються незворотні зміни ритму активності під впливом умов попереднього розвитку: самці, що розвивалися при 25 °С, активні лише в останні дві години темного періоду (при СТ 16:8); але якщо вони розвивалися при 12 °С, то в дорослому стані при 25 °С вони активні протягом більшої частини цього періоду.

Подібні диференціальні зрушення в профілі (патерн) циркадіанної поведінки, зумовлені внутрішніми фізіологічними сигналами, ще мало вивчені. З іншого боку, добре відомі зміни циркадіанного профілю, викликані зовнішніми сигналами. Наприклад, зміна довжини дня при СТ-циклах часто впливає на ці профілі. Великий інтерес викликає диференціальний вплив інтенсивності світла на профіль поведінки. Так, ритм відкладання яєць в одного виду дрозофіл може бути двофазним з однаковими раннім і пізнім піками у світлому періоді при 5 лк і однофазним з піком наприкінці світлого періоду при 60 лк. оскільки відкладання яєць звичайно відбувається вдень, здається малоімовірним, щоб зміна цього ритму викликала простим фотоінгібуванням (хоча таке пояснення можливе у випадку переміщення часу відкладання яєць на початок темного часу при 28 клк).

Подібні, але, очевидно, не настільки різкі зміни профілю відбуваються при впливі різних постійних температур. Наприклад, при СТ 12:12 гусінь нічних метеликів при 10 °С найбільш активна вночі, а при 5 °С – вдень.

Ритми харчування

Харчування – одна з пристосувальних функцій, що обслуговуються локомоцією. В активних видів комах, зокрема тарганів, харчування збігається по фазі з локомоцією, хоча займає лише невелику частину періоду максимальної рухливості. У більшості літаючих комах харчування несумісне з польотом, оскільки ці два види поведінки повинні чергуватися під час максимуму активності чи відбуватися в різних фазах. Наприклад, у мігруючого клопа найбільша тенденція до польотів, що триває більше 10 хв, виявляється в середині фотофази (при СТ 16:8), тоді як максимум харчування спостерігається на початку чи в кінці цієї фази. У малярійних комарів максимум польотної активності спостерігається на початку темної фази (як при СТ, так і у відповідний час при ТТ), тоді як максимум укусів у природних умовах настає після опівночі. В мухи цеце ритм чутливості хоботка двофазний, так само як і ритм польотної активності.

У більш примітивних тварин харчування збігається з локомоцією. Це, очевидно, характерно для організмів, що фільтрують планктон. Для багатьох сидячих тварин єдиною формою руху є проціджування оточуючої

води, що служить для них джерелом їжі та кисню. Двостулковий моллюск – мідія їстівна перекачує і фільтрує воду, і припливний ритм цієї активності можна виявляти в постійних умовах за швидкістю очищення води від колоїдної суспензії графіту. У деяких інших двостулкових моллюсків спостерігаються припливно-відливні ритми відкриття черепашки. Такі ритми в моллюсків, як правило, мають також чіткі циркадіанні складові. Така ж динаміка спостерігається й у ракоподібних.

Ритми спарювання

Підвищена тенденція до спарювання у визначений час дня є, очевидно, таким же фундаментальним ритмом поведінки, як і циркадіанні зміни в локомоторній активності. І в грибів, і у водоростей, і в найпростіших відомі ритми кон'югації. Наприклад, у інфузорії-туфельки спостерігається температурно-компенсований циркадіанний ритм частоти цього процесу.

Крім інфузорій і комах, ритми спарювання безхребетних вивчали, очевидно, тільки в морських форм із місячними чи напівмісячними періодами, наприклад у кільчастого черва Палоло. У комах добре відомі і вивчалися в лабораторних умовах циркадіанні ритми спарювання. До цієї категорії ритмів належить утворення копуляційних роїв (особливо в комарів), виділення феромонів (особливо в нічних метеликів), «спів» (особливо в прямокрилих) і люмінесценція (у світляків). Збереження таких ритмів у постійних умовах спостерігається в одного з видів малярійних комарів, що роїться при постійному слабкому освітленні приблизно з добовими інтервалами. Пізніше було показано, що в деяких видів максимуми роїння збігаються з різким підвищенням чутливості до звуку, що супроводжує політ самки (внаслідок розпрямлення антенальних звукочутливих волосків), тільки протягом приблизно години близько максимуму локомоторної активності в сутінках. Самець плодової мушки при постійних умовах виявляє реактивність у відношенні самок із широким, але крутим максимумом у сутінковий час; у природних умовах цей максимум чутливості звужений приблизно до 30 хв через чутливість самців до критично низької інтенсивності світла (10 лк). Точність меж таких тимчасових «воріт» для спарювання, ймовірно, служить механізмом міжвидової ізоляції.

Найбільш вивчені ритми, пов'язані зі статевими феромонами. Відповідна поведінка включає щонайменше три головних ритмічних компоненти. По-перше, «приваблювана» стать звичайно виявляє локомоторну активність, пік якої збігається з піком для спарювання. По-друге, «закликальна» поведінка самок (чи самців), зазвичай пов'язана зі зменшенням рухливості комахи і з експозицією залози, що виділяє феромон, майже завжди приурочена до визначеного часу дня, з максимумом близько середини локомоторної фази в іншій статі. По-третє, у рухливої приваблюваної статі наявний максимум чутливості до феромону, що збігається з піком «закликальної» поведінки. «Приваблююча» стать, очевидно, у цей час є найбільш рецептивною стосовно спроб спарювання з боку «приваблюваного». Для всіх цих компонентів ритму було показано, що в постійних умовах вони поводяться як вільноплинні, хоча не для всіх трьох ці дані належать до якогось одного виду. Таким чином, циркадіанний контроль статевої поведінки, опосередкованої феромоном, безсумнівно, включає складні взаємодії антагоністичних і подібних реакцій в обох статей; в одній статі рухливість зростає, коли в іншій знижується, і в той же час в обох статей підвищується чутливість до стимулів, що надходять від іншої статі.

У деяких комах (наприклад, у цвіркунів, цикад, комарів і плодових мух) для зближення статевих партнерів використовуються звукові сигнали. У цвіркунів і коників був вивчений ритмічний контроль цвіркотіння і була встановлена ендогенна природа ритму. Фази максимального цвіркотіння звичайно тривають кілька годин і значно перекриваються в близьких видів, так що механізм міжвидової ізоляції повинен бути зв'язаний з особливостями «пісні», а не з часом цвіркотіння. Прямокрилі, на відміну від комарів, не можуть одночасно видавати звуки і пересуватися. Однак у деяких випадках ці форми активності можуть збігатися по фазі.

Одним із найбільш ранніх прикладів справжнього аналізу циркадіанних ритмів (за 30 років до появи самого терміна «циркадіанний») є робота Бака, що вивчав ритм світіння у світляків. Він виявив, що світіння може бути викликане в будь-який час зміною світла на темряву, але при постійному слабкому світлі щонайменше протягом 4 днів спостерігалися гострі циркадіанні піки світіння, погоджені за фазою з переходом від темряви до світла.

Ритми репродуктивної поведінки

Так само, як і спарювання, наступна поведінка самки, пов'язана з розмноженням, знаходиться звичайно під циркадіанним контролем. Наприклад, ритм кладки яєць у бавовняної совки, кобилок і комарів та відкладання личинок мухою цеце має чіткий циркадіанний характер. Безсумнівно, такими ж є і добові ритми відкладання яєць в інших видів, наприклад, у дроздофіли і павутинного кліщика. Однак, припускаючи циркадіанний контроль такої поведінки, потрібно бути обережним: хоча ритм відкладання яєць у мігруючого клопа і зберігається при постійному світлі протягом п'яти поколінь, він, очевидно, позбавлений температурної компенсації: частота кладки яєць самкою пропорційна швидкості їхнього розвитку. З іншого боку, це могло б означати тільки те, що цикл утворення жовтка залежить від температури (як воно і повинно бути) і що циркадіанний контроль відкладання яєць при постійному освітленні порушується (що теж імовірно).

Більша частина досліджень проводилась на комах, але відомі також подібного типу місячні ритми у морських безхребетних (наприклад, у деяких рівноногих раків і плоских червів). Очевидно, ці ритми контролюються також у відношенні циркадіанного (чи припливного) часу в дні, коли відбувається відкладання яєць чи личинок.

Іноді максимум локомоторної активності пов'язаний з максимумом відкладання яєць, що, як припускають, має адаптивне значення. Так, у малярійних комарів пік відкладання яєць спостерігається відразу після сутінків, а головний пік польотів у сутінках у самок дуже сильно виражений, що перешкоджає відкладанню яєць. Щось подібне могло б мати місце й у мігруючого клопа, в якого і політ, і відкладання яєць відбуваються здебільшого близько опівночі; але це, очевидно, не так, оскільки тривалі польоти роблять молоді мігруючі самки, а яйця відкладають тільки зрілі, пост-міграційні самки. Однак ці види не були вивчені за допомогою актографа, так що точні взаємовідношення між ритмами польоту і відкладанням яєць у зрілих самок невідомі.

Поведінка, обмежена «воротами»

Наявна ціла група циркадіанних ритмів, які стосуються подій, що відбуваються лише один раз у житті кожної особи (наприклад, вихід імаго чи вилуплення з яйця). Такі події виявляються як «ритми» тільки в змішано-вікових популяціях, але їхнє настання усе-таки визначається циркадіанним годинником кожної особини, і ці події відбуваються тоді, коли циркадіанні «ворота» відкриті. Так, дрозофіла при СТ 12:12 переходить в стадію лялечки в будь-яку годину дня, але вихід імаго відбувається тільки між світанком і полуднем (ритм із «воротами», при ТТ вільно протікає приблизно з добовим періодом). Якщо «ворота» для переходу в дорослу стадію сьогодні пропущені, то цей перехід може відбутися лише завтра, післязавтра і т. д.

Феноменологія «воріт» для виходу імаго особливо ґрунтовно вивчена в дрозофіли, але такого ж роду обмеження продемонстроване також у метеликів-сатурній, бавовняної совки, мухи цеце, москітів і морських дрібних двокрилих комах. У дрозофіли і бавовняної совки «ворота» існують саме для виходу імаго, але в інших комах все може бути по-іншому. Наприклад, у комарів «воротами» обмежений перехід в стадію лялечки, а виліт імаго відбувається після цього через визначений час, що залежить від температури і не піддається захоплюванню. Личинки личинок, можливо, самі не обмежені «воротами», однак циркадіанний осцилятор, що керує «воротами» для переходу в стадію лялечки, чи для виходу дорослої особи, вже, можливо, діє в личинок, тому що в дрозофіл він піддається захопленню вже в першому личинковому віці. Циркадіанні «ворота» для вилуплення з яйця, очевидно, були вивчені тільки в бавовняної совки і комарів, але цілком імовірно, що це дуже звичайне явище.

Концепцію «воріт» відносять головним чином до подій, що відбуваються в житті особи лише один раз, таких, як виведення імаго чи вилуплення з яйця, що зазвичай розглядають як стадії розвитку. Однак фактично мова йде про форми поведінки типу «все або нічого» і краще говорити в цьому випадку про «ворота» для поведінки, а не для розвитку, тому що морфогенетичний компонент завжди створюється за кілька годин чи днів до того, як починаються поведінкові прояви. Так, на сатурніях показано, що якщо наприкінці розвитку лялечки їй ввести нейросекрет, що стимулює вихід імаго, то він у найближчі 2,5 год. викликає відповідну поведінку, що не залежить від часу доби. У нормі специфічна поведінкова

програма, зв'язана з виходом з лялечки, включається і передається в черевний нервовий ланцюжок під дією згаданого нейросекрету, виділення якого обмежено «воротами» циркадіанного циклу.

Жодна інша форма поведінки, що здійснюється один раз у житті, не вивчена так детально, однак принципи залишаються тими ж, тому що «воротами», власне кажучи, обмежений не розвиток, а поведінка. Тому контроль «ритмів» якісно відрізняється від контролю більш звичайних форм поведінки, що повторюються з дня в день (див. наприкінці глави). Однак і серед щоденних форм поведінки є акти, контрольовані за участю «воріт».

Запліднення в тих видів, у яких самки спарюються тільки один раз, – вражаюче явище. Самки малярійного комара можуть спарюватися тільки протягом приблизно години після настання сутінків, коли вони найбільш активні, а самці найбільш чутливі до звуку польоту самки. Один раз спарившись, вони втрачають пік активності на початку темної фази. Таким чином, ця форма поведінки функціонально обмежена «воротами»; якщо самка не буде запліднена після настання сутінок, те це зможе відбутися тільки через добу.

До того ж класу форм поведінки, обмежених «воротами», належать ритми «відпадання» після кровосання в личинок кліщів. Личинки повинні кілька днів ссати кров, а потім залишити хазяїна для линьки. Однак, щоб підвищити шанси знайти хазяїна до наступної личинкової стадії, кліщу потрібно відпасти в той час, коли хазяїн знаходиться в гнізді. А оскільки остання обставина регулюється циркадіанним ритмом активності самого хазяїна, кліщ відповідно пристосовує момент свого відпадання, узгоджуючи його за допомогою «воріт» з належною фазою хазяїна.

Відкладання яєць теж (але в іншому феноменологічному змісті) може бути обмежене «воротами», тому що вона звичайно відбувається у визначеній циркадіанній фазі (за умови, що є готові для цього яйця).

Ритми орієнтаційної поведінки

Циркадіанні зміни в інтенсивності реакцій орієнтації, особливо на світло, були описані в багатьох тварин, у тому числі у фотосинтезуючих найпростіших (євгена зелена), ракоподібних (дафнія) і комах (дрозофіла) та ін. У деяких найпростіших ритм виявляється у вертикальній міграції в піску припливної зони; він викликає інтерес з погляду контролю осцилятором,

тому що при ТТ позитивний, спрямований нагору фототаксис спостерігається тільки під час суб'єктивних циркадіанних фотофаз, які повинні збігатися з відпливом. Таким чином, поведінка контролюється тут як припливним, так і циркадіанним ритмами.

Такі ритми фототаксису дійсно можуть бути обумовлені циркадіанними змінами у фотопозитивній реактивності; але, строго кажучи, для жодної з описаних реакцій не доведено, що вона визначається саме фототаксисом, а не фотокінезом. В усіх цих реакціях, мабуть, є сильні кінетичні складові, зв'язані з ритмом локомоторної активності; ритми орієнтації, що спостерігаються, можуть бути в більшій мірі результатом циркадіанної зміни в інтенсивності локомоції, чим у самій по собі фотореактивності. Фототаксичні (фотокінетичні) ритми в евглени дуже близькі за фазою до ритмів локомоторної активності тих же організмів; імовірно, такі ж процеси спостерігаються й в інших, ще не настільки досконало досліджених видів.

Наведені вище міркування не стосуються тих випадків, коли відбувається ритмічна зміна кута орієнтації, тобто кількісна зміна спрямованої орієнтації (таксису). Так, у водомірок описаний добовий (очевидно, циркадіанний) цикл кута їхньої орієнтації стосовно сили тяжіння. Ці дані ще чекають свого підтвердження, але якщо вони виявляться правильними, то це буде означати, що ритми орієнтації тут рівні циркадіанному локомоторному ритму і що реакція орієнтації сама повинна змінюватися ритмічно.

Відчуття часу

У деяких безхребетних є особливий ритм, пов'язаний з орієнтацією за сонцем, тобто менотаксичною орієнтацією, коли зберігається постійний кут щодо напрямку на Сонце (чи Місяць). Якщо подорож коротка, значної помилки в напрямку не виникає; але оскільки азимут Сонця (кут між площиною меридіана і вертикальною площиною, що проходить через Сонце) змінюється в середньому на 15° у годину, то пересування, що триває близько години чи довше, буде неточним, якщо не вносити поправку на переміщення Сонця. Бджоли, водомірки, піщані скакуни, краби і багато мігруючих хребетних – усі здатні вносити таку поправку.

Бокоплави живуть у супраліторальній зоні, де вдень вони зариваються в пісок, а вночі виходять шукати їжу, направляючись убік суші. Стурбовані чимось чи по закінченні годівлі тварини повертаються у свою схованку, рухаючись під кутом 90° до місцевої берегової лінії. Орієнтуючись за Місяцем, вони з урахуванням часу знаходять цей кут з точністю приблизно $\pm 20^\circ$, цього, очевидно, досить для їхніх цілей. Більш точний облік часу існує в бджіл. Вони здатні знаходити джерело їжі, запам'ятавши напрямок до нього щодо Сонця в інший період часу, і можуть також вказувати цей напрямок іншим бджолам, виконуючи на соті «танець, що виляє» (при цьому вони відтворюють відповідний кут щодо вертикалі).

Ця здатність, принаймні в бджіл, зумовлена циркадіанним контролем поведінки, на що вказує її тісний зв'язок з ритмом локомоції. Дуже важливим циркадіанним компонентом в орієнтації за Сонцем є здатність у будь-який момент «знати» час доби незалежно від зовнішніх сигналів – ніби «постійно діючі біологічні годинники». Очевидно, центральна нервова система може зі значною точністю (у бджіл приблизно ± 8 хв) визначати час у будь-який момент циркадіанного циклу, так що поведінка, яка вимагає орієнтації, постійно поєднана з циркадіанною осциляторною системою.

Ритмічність у процесах навчання

Перші повідомлення про ритмічність цих процесів у безхребетних, очевидно, міститься в роботі Арбіта, який вивчав поведінку дощових червів у Т-подібному лабіринті, тренуючи їх за допомогою електрошоку. У ранковий час потрібний поворот у лабіринті вироблявся після 45 проб, тоді як уночі для цього було потрібно лише 32 проби.

Комахи і більшість інших безхребетних (крім головоногих молюсків), як правило, погано навчаються. Однак бджоли (й інші вищі перетинчастокрилі) мають високу здатність до навчання, і ритмічність у цих процесах у них не доведена, вони можуть виробляти те, що можна було б назвати набутим ритмом. У природі бджоли навчаються правильно вибирати час для відвідування квіток, що містять нектар, тільки у визначені години доби.

Загальна циркадіанна організація поведінки

Для циркадіанних поведінкових ритмів характерно те, що в кожного певного виду багато форм поведінки збігаються за фазою. У цьому відношенні найбільш докладно вивчена муха цеце, але циркадіанні ритми, які збігаються за фазою, існують також у дощових черв'яків (здатність до навчання, локомоція, негативний фототаксис), комарів (політ, спарювання, відкладання яєць), метеликів (чутливість до феромону, політ), а також у хребетних – птахів і людини.

Збіг деяких з цих ритмів, імовірно, обумовлений прямим чи непрямим впливом ритму локомоції, але в багатьох випадках відповідні форми поведінки пов'язані з різними сенсорними системами, як, наприклад, у дощових черв'яків, водомірок і мух цеце. Тому здається ймовірним, що паралелізм у поведінковій циркадіанній ритмічності являє собою загальне явище – значна частина поведінки кожного організму пов'язана з його циркадіанною системою таким чином, що остання модулює фазу багатьох різних реакцій, а це у свою чергу означає єдиний циркадіанний контроль порогових рівнів. Оскільки фактичні дані в багатьох випадках вказують скоріше на центральну, ніж на периферичну природу цього контролю, можна було б висунути таку просту гіпотезу про організацію системи в цілому: можливо, що всі ритми різних реакцій – це похідні добового циклу центральної збудливості, тобто циклу зміни порогів для передачі сигналів якоюсь інтегративною областю ЦНС.

Однак у будь-якій подібній гіпотезі повинне враховуватися таке:

1. На відміну від поведінкових актів, що відбуваються лише один раз у житті і контрольованих циркадіанними «воротами», щоденні форми поведінки повинні керуватися циркадіанним годинником протягом усього добового циклу.

2. Знов-таки, на відміну від контролю ритмів «одноразової» поведінки, контроль повсякденної активності повинен здійснюватися нежорстким, імовірнісним способом; фаза максимуму локомоторної активності, наприклад, не вся заповнена рухом, і, навпаки, у фазі спокою звичайно відбуваються і деякі пересування. Для гнучкої адаптації необхідно, щоб контроль поведінки дозволяв тварині реагувати на непередбачені обставини (наприклад, на появу їжі, статевого партнера чи хижака). Тому

циркадіанне керування поведінкою не може здійснюватися за типом «все або нічого», як, скажімо, запуск поведінки, пов'язаної з виходом імаго з лялечки.

3. Циркадіанні зрушення в поведінці являють собою відхилення від деяких середніх рівнів, що змінюються з дня у день в результаті таких фізіологічних сигналів, як, наприклад, голод.

4. Циркадіанні зміни реактивності звичайно зв'язані з центральною переробкою сенсорної інформації, а не зі зміною чутливості периферичних рецепторів.

5. У кожної особи циркадіанні зміни в багатьох сенсорно-моторних системах відбуваються синфазно.

6. Можливі також циркадіанні зміни в чутливості периферичних рецепторів.

7. Не всі форми поведінки тварини змінюються протягом доби паралельно: деякі з них, особливо взаємовиключаючі, змінюються з помітним зсувом за фазою.

8. Можливі фазові зрушення і диференціальні зміни в циркадіанному патерні в результаті впливу інших вхідних сигналів; іноді можуть навіть випадати цілі фази.

Для циркадіанного контролю поведінки в цілому поки ще не запропоновано нормальної моделі, але два моменти досить зрозумілі. По-перше, на поведінку, безсумнівно, впливають гормони, однак проста циркадіанна зміна рівню гормонів була б занадто грубим і негнучким засобом для регулювання тонких добових змін у поведінці. По-друге, якоюсь мірою в цьому повинні брати участь циркадіанні зміни збудливості інтегративних центрів ЦНС. Поки ще зовсім не зрозуміло, як саме циркадіанна осциляторна система зв'язана з такими центрами, щоб були можливі безперервні зміни в циркадіанному профілі (пункт 8). Можливо, різні центри головного мозку, що інтегрують еферентну інформацію для різних форм поведінки, здатні бути циркадіанними осциляторами, а разом складати центрально-нервову багатоосциляторну систему; осцилятори, що її складають, могли б діяти синфазно (для форм поведінки, що збігаються за фазою) чи з постійним зрушенням за фазою стосовно один одного (для несумісних форм поведінки). Тоді при розходженнях у збудливості цих центрів циркадіанний профіль поведінки міг би змінюватися.

ЛЕКЦІЯ № 3

РИТМИ ПОВЕДІНКИ ХРЕБЕТНИХ

Інтерес до ритмів поведінки хребетних пов'язаний з тим, що біологічний зміст поведінки залежить не тільки від її конкретної форми, а й від того, коли вона відбувається. З цього випливає, що будь-яка усвідомлена етограма повинна описувати не тільки типові для даного виду рухові патерни, а й типовий розподіл їх у часі.

При описі ритмічності поведінки виникає кілька проблем. Одна з них того ж роду, що і класичне утруднення в описовій етіології – це вибір відповідних «одиниць». Етологи переконалися, що істотні особливості поведінки, такі, як ступінь її стереотипності, значною мірою залежать від просторової і часової роздільної здатності методів реєстрації. Автори повідомлень про ритми поведінки цей момент, як правило, не враховували і всілякими методами поєднували дані, що стосуються різних годин, днів і осіб. Від часової здатності тієї чи іншої методики реєстрації поведінки залежить, чи будуть виявлені певні ритми і якими виявляться їхні видимі характеристики. Простий приклад: реєстрація тільки нічної частини поведінки може привести до помилкового висновку про втрату ритму, тоді як насправді змінилася тільки фаза ритму щодо світлового циклу.

В інших випадках буває ще складніше оцінити придатність тих чи інших «одиниць», що піддаються аналізу. У польових дослідженнях мавпячих стад (лангур) щогодини реєстрували споживання їжі та вокалізацію й зводили до середнього дані за кілька днів. В отриманих результатах були добре виражені два піки – світанковий і сутінковий, особливо у харчовій поведінці. Однак більш ретельні спостереження за окремими стадами протягом доби, дозволили виявити раніше не помітні ультрадіанні цикли поведінки. Було відмічено, що істотні розходження патернів поведінки в окремих тварин чи стад, а також варіації з дня у день можуть бути не враховані при виведенні середніх даних для різних осіб і за різні дні при обрахунку середнього для популяції. Однак не завжди кращий докладний аналіз: надмірна деталізація може замаскувати біологічно важливі тенденції, властиві популяції в цілому, й ускладнити усвідомлене узагальнення даних.

Перш ніж вибрати належну стратегію опису, корисно розглянути деякі джерела індивідуальних розходжень поведінки та її мінливості в часі. Якщо індивідуальна мінливість зумовлена безліччю незалежних випадкових факторів, то середній профіль поведінки популяції буде модальним, тобто найбільш типовим. Але якщо індивідуальна мінливість відображає існування природних субпопуляцій, то в «типовому видовому» профілі поведінки буде мало біологічного змісту. Розглянемо крайній випадок: двовершинний профіль активності в популяції може бути наслідком того, що для однієї субпопуляції здобиччю служать тварини з ранковою активністю, а для іншої – тварини з вечірньою активністю. Середній профіль, по всій популяції, може бути не властивий жодній окремій тварині.

Друга проблема, що виникає при описі ритмів поведінки, – це чітке визначення відповідних понять. Як у польових, так і в лабораторних умовах найчастіше описують ритми активності. Однак «активність» включає безліч форм поведінки, що реєструються зовсім різними методами. У лабораторії поведінковий критерій для виділення фази активності звичайно передбачає локомоцію чи інші помітні рухи, тоді як фізіологічні критерії можуть включати інтенсивність обміну, температуру тіла і вигляд електроенцефалограми. У польових дослідженнях фазу активності тварин можна визначити за їх пересуваннями, за відсутністю в місцях «відпочинку» чи присутністю в районі годівлі, нарешті, за ознаками останньої годівлі.

Різні ритми поведінки, що реєструються одночасно в одній тварині, мають дуже схожі параметри. Крім того, зміни в поведінці пацюків під впливом неспецифічних активуючих факторів (позбавлення їжі чи води, введення амфетаміну) дуже схожі з тими, котрі спостерігаються в них у добовій фазі найбільшої активності.

Однак у деяких тварин спостерігається помітна неузгодженість між формами поведінки, які одночасно реєструються. Крім того, взаємна узгодженість декількох показників при певних умовах ще не означає, що вони будуть однаково реагувати на зміну зовнішніх чи внутрішніх умов. Деякі умови можуть викликати неузгодженість (дисоціацію) ритмів, що, як правило, залишаються синхронними. Нарешті, денний чи нічний тип активності може різко змінитися в результаті процесів онтогенезу чи зміни пори року.

Отже, необхідно обережно ставитися до припущення про те, що ритми всіх поведінкових показників приблизно однаково відображають роботу якогось загального механізму і що одна форма активності вже дозволяє охарактеризувати даний вид чи навіть окрему особу.

Ссавці

Розглянемо два питання, з яких про ссавців зібрано досить багато даних: 1) вплив соціальних і інших факторів середовища на ритми активності і 2) роль циркадіанної системи в процесах навчання і запам'ятовування.

Активність

Ритми активності, що реєструються в лабораторних умовах, дотепер були основним (і в багатьох випадках єдиним) джерелом даних про ендогенні аспекти біологічних ритмів. Контрольовані умови, необхідні для дослідження ендогенних параметрів ритмічності, не дозволяють вивчати вплив багатьох факторів середовища, що у природних умовах значною мірою визначають профіль активності. До таких факторів належать фізичні параметри середовища – як передбачувані з покоління в покоління (сезонні, місячні і припливні цикли), так і важко передбачувані (характер місцевості, погода) – і біологічні фактори, наприклад якість і доступність їжі, наявність інших організмів, що можуть бути конкурентами, партнерами (статевими й ін.), хижаками чи жертвами.

Ці екзогенні фактори ще не досліджені експериментально в такій мірі, як ендогенні властивості ритмічності. У багатьох випадках інформацію про роль екзогенних факторів вдається почерпнути лише поверхнево, з робіт на інші теми. Однак значення ендогенних властивостей ритмічності для пристосованості (fitness) можна зрозуміти тільки у зв'язку з навколишнім середовищем.

Вплив факторів середовища. Соціальні фактори. Здатність таких факторів синхронізувати ритми активності в ссавців частіше була предметом одиничних спостережень, а не серйозних експериментальних досліджень. Є достатньо підстав вважати, що стимули, створені особами того ж виду, хижаками чи конкурентами, можуть впливати на ритмічність поведінки в багатьох видів ссавців.

У гібридів червоного вовка з койотом у групах тварин однієї статі в самців і самок були різні профілі активності, а після об'єднання тварин у зграю вони зливалися в один загальний профіль. Профілі активності в колоніях бобрів записували за допомогою мікрофонів, захованих у їхніх будівлях, протягом зими, коли крижаний і сніговий покрив створював умови тривалої постійної темряви. Деякі записи вказували на наявність стійких вільноплинних ритмів. Це можливо лише за умови, що ритми всіх членів колонії (2-5 осіб) були приблизно синхронними. Щоправда, не виключено, що у всіх осіб були подібні природні періоди, але все-таки стійкість цих ритмів протягом декількох тижнів говорить про якусь форму соціальної синхронізації.

Добре відомо, що в самок ссавців на статеву циклічність, що частково знаходиться під контролем циркадіанного механізму, впливають соціальні фактори. У мишей запах самця може синхронізувати естральні цикли самок шляхом одночасного ініціювання в них процесу овуляції. І в людей, і в мишей синхронізація звичайно відбувається в індивідуумів, що живуть у тісному контакті один з одним.

Було висловлене припущення, що в ссавців ритмічність матері може впливати на ритмічність її нащадків, і це якоюсь мірою підтверджують деякі дані. Однак зрозуміло, що цей фактор не є вирішальним для розвитку ритмічності: і в пацюків, і в мавп дитинчата, ізольовані від впливу ритмів матері, усе-таки здобувають характерну для дорослих осіб ритмічність.

Іноді соціальні контакти приводять не до взаємної синхронізації, а до уникнення, і тим самим синхронізація поведінки досягається «шляхом виключення». У групі пацюків при напівприродних умовах домінуючі тварини витісняли підлеглих з місця годівлі у визначений час дня, очевидно своїми агресивними діями.

Наявні уривчасті повідомлення про те, що у тварин спостерігаються зміни профілю активності в результаті контакту з іншими видами, особливо з людиною. Дикий кабан у безпечних умовах веде денний спосіб життя, але при загрозі появи мисливців час його активності змінюється.

Тривале втручання людини може бути фактором відбору, що справляє тиск на популяцію, неоднорідну за типом активності, але може відігравати роль і індивідуальна пластичність.

Місячні цикли. У багатьох тварин, особливо в тих, життя яких пов'язане з припливами, профіль активності модулюється місячними

циклами. Прийнято вважати, що на активність сухопутних ссавців ці цикли не впливають, однак у ряді робіт була описана роль місячних циклів як сигналів для розмноження цих тварин. Результати багатьох досліджень, проведених у природних і лабораторних умовах, вказують на модуляцію профілів активності нічних ссавців місячним світлом.

У багатьох дрібних тварин рівень активності при яскравому місячному світлі знижується; це відзначено в полівок і кажанів. Штучне освітлення виходу зі схованки затримувало вечірній виліт кажанів, що звичайно залишають місця нічлігу, коли сутінкова освітленість знижується до визначеного рівня. Нічна мавпа найбільш діяльна при максимальній інтенсивності місячного світла.

Можливо, інтенсивність є менш важливий фактор, ніж саме джерело світла: розсіяне сутінкове освітлення, ймовірно, не робить дрібних ссавців занадто помітними, тоді як більш слабке, але спрямоване місячне світло дає різкі тіні, що допомагає хижакам. Незважаючи на ряд тверджень про «несвітлові» впливи місяця на активність ссавців більшість даних вказує тільки на чутливість їх до місячного світла. Місячне світло – важливий екологічний фактор, але можливість підтримки місячних циклів активності в ссавців в ізоляції від місячного світла поки ще переконливо не доведена.

Сезонні цикли. Різкі зміни умов середовища, пов'язані з річним циклом, часто супроводжуються помітними змінами в поведінці тварин (зимова сплячка, міграції і т. д.). Але сезонні коливання доступності їжі, довжини фотоперіоду, температури повітря і покриву ґрунту можуть викликати і більш тонкі зміни в активності багатьох тварин. У цьому випадку профіль активності виду не можна віднести до якогось одного типу, принаймні в природних умовах. Ступінь сезонної мінливості сам змінюється залежно від географічної широти й інших місцевих особливостей.

Сезонні зміни активності описані в багатьох тварин помірної зони, у тому числі в кількох видів полівок, лісового бабака, ховрашка, білки. Ці зміни можуть бути дуже різкими, аж до переходу від нічного способу життя до денного в різні сезони.

В екваторіальній зоні фотоперіод відносно постійний, але мають місце значні сезонні зміни в кількості опадів і температурному режимі, що впливає на профіль активності. Описані зміни цього профілю можуть бути

пов'язані з коливаннями харчових ресурсів і з впливом рясних дощів. Значні сезонні зміни спостерігалися в мавп.

Інші фактори середовища. На поведінку ссавців впливають кліматичні умови, особливо температура і кількість опадів. Дощ затримує вечірній виліт із схованки кажанів і обідню годівлю мавп-колобусів. Але активність полівок у дощову погоду, навпаки, зростає.

У лабораторних умовах спостерігалася залежність профілів активності і від більш слабких зовнішніх впливів. Штучні електричні поля і коливання атмосферного тиску видозмінювали різні параметри циркадіанних ритмів і навіть захоплювали ритми в людини і миші відповідно; але вплив цих факторів на активність у природних умовах не було продемонстровано.

Обмеження доступу до їжі і води. Значна частина активності тварин у природних умовах спрямована на одержання їжі і води в достатній кількості. Тому не дивно, що й у лабораторії профіль активності значною мірою визначається наявністю корму і води. Постійний надлишок корму в «нормальних» лабораторних умовах є відхиленням від звичайних природних умов, що, безсумнівно, позначається на поведінці тварин. Обмеження кількості корму чи часу його подачі впливає не тільки на харчову мотивацію, а й на параметри багатьох фізіологічних і поведінкових ритмів.

Точно встановлено, що кількість їжі, що з'їдається пацюком, не знаходиться в простій залежності від тривалості попереднього голодування. Вплив голоду на споживання залежить від часу доби.

Коли годівлю тварини обмежували – давали їй їжу щодня лише протягом короткого часу, що не збігається зі звичайним періодом годівлі, – фази деяких (але не всіх) поведінкових і фізіологічних ритмів зсувався щодо світлового циклу.

Твердження, які недавно з'явилися, про те що обмеження корму діє як примусовий часозадавач, який захоплює ритми активності, пиття чи інші ритми в пацюків, поки не підкріплені даними.

В одній роботі було показано, що хоча при обмеженому доступі до їжі спрага в пацюків спостерігається головним чином під час і після годівлі, фаза наступного вільноплинного ритму пиття не залежить від фази циклу годівлі.

Навчання і пам'ять

Добові варіації. Виконання лабораторними тваринами завдань, що вимагають навчання, змінюється залежно від фази світлового циклу. Такі варіації були описані для реакцій умовного гальмування при виконанні завдань з лабіринтом і виробленні смакової відрази. Добові ритми можуть впливати на процеси навчання і на виконання засвоєних завдань різними шляхами. Вони можуть змінювати:

1) рівень активності, мотивацію (наприклад, голод) або пороги чутливості під час навчання чи тестування тварини і тим самим змінювати відносну ефективність різних сигналів, а також винагороди чи покарання;

2) здатність до закріплення і збереження інформації, яка здобувається під час тренування;

3) здатність відтворювати цю інформацію по пам'яті при тестуванні.

У більшості досліджень не робилося спроб окремо оцінювати численні фактори, що могли б впливати на результати навчання залежно від часу. В одній роботі показник виконання завдання (але не здатність до навчання) залежав від часу тестування; в іншій роботі результати були спочатку однаковими у всіх групах тварин, але міцність навички виявилася дуже різною при навчанні в різний час доби. Миші, піддані відразу після навчання електрошоку, однаково втрачали пам'ять і вночі, і вдень, але той же вплив після 3 хв після навчання порушував пам'ять тільки під час темної фази світлового циклу. Непрямі дані вказують на те, що у формуванні ритмів навченості і запам'ятовування істотну роль грають ритми як сенсорного сприйняття, так і центральної переробки інформації. Тип ритму навчання, що спостерігається, залежить від використаного завдання.

Запам'ятовування циркадіанного часу. Тварини здатні випереджати події, що відбуваються, тільки через циркадіанні інтервали, причому може бути і не одна така подія кожної доби. Після звичного часу годівлі падають рівні рухової активності і кортикостерону, навіть якщо тварина цього разу не отримала їжі. Механізм, завдяки якому тварина навчається передбачати визначені фази добового циклу, поки не відомий, але можливо, що він зв'язаний зі зсувом фази якогось циркадіанного осцилятора під дією режиму годівлі.

Процес навчання і його результати модулюються циркадіанним механізмом, що зовсім не залежить від часу дня. Яку функцію виконує циркадіанна модуляція процесу навчання, незалежно від часу дня, невідомо;

може, такий механізм дозволяє в потрібний час уникати якихось місць чи, навпаки, прагнути до них, якщо умови в них змінюються, але без визначеного зв'язку з циклом освітлення. Наприклад, пацюки можуть навчитися уникати певного місця годівлі, коли є небезпека зустріти там хижаків чи конкурентів.

Птахи

Ритми активності описані в багатьох видів птахів у природних умовах. Часто ці описи ґрунтуються на даних про спів чи годівлю. Лабораторні дослідження теж стосувалися головним чином ритмів активності і їхньої регуляції світлом.

Більшість птахів веде денний спосіб життя, хоча багато з них роблять міграційні перельоти в нічний період. Деяким групам властива сутінкова чи нічна активність. Результати досліджень як у лабораторних, так і в природних умовах говорять про провідну роль світла в контролі циркадіанних ритмів, однак істотне значення мають і інші фактори. Майже не було спроб з'ясувати, яким чином у птахів (чи інших хребетних) поєднуються механізми контролю циркадіанних ритмів світлом і іншими факторами, але дані, наведені нижче, показують, що птахи здатні до значної інтеграції ритмів поведінки.

Активність

У денних птахів типовий добовий профіль активності включає один пік після світанку і перед заходом. Такий же дворівневий профіль характерний для багатьох форм поведінки, включаючи годівлю, спів і лементи, залицання і спарювання, захист території. Світанковий пік активності звичайно буває більшим і може включати такі форми поведінки (наприклад, будівництва гнізда), що рідко спостерігаються в інший період дня. Однак деякі птахи найбільшу кількість їжі з'їдають наприкінці дня.

Розташування цих піків активності в природних умовах тісно пов'язане зі зміною часу настання світанку і вечірніх сутінків. Освітленість в інший період дня теж відіграє значну роль: мандрівні дрозди починають лягати раніше, якщо перед світанком була місячна ніч.

Вплив світла на поведінку модулюється іншими факторами: після теплої ночі, що зберігає метаболічну енергію, світанковий спів може бути продовжений і годівля тоді починається пізніше; вітер і дощ можуть

пригнічувати. Ранковий і вечірній піки годівлі можна пояснити метаболічними потребами підготовки до ночі і відновлення її пізніше, хоча певне значення мають і інші фактори. У формуванні нормального природного профілю поведінки значну роль відіграють соціальні контакти, якість їжі і можливість переходити з однієї мікроніші в іншу.

Лабораторні дослідження показали, що в деяких птахів звуки, які видають родичі, можуть діяти як часозадавач, що захоплює циркадіанні ритми. Ймовірно, соціальна синхронізація ритмів поведінки відіграє значну роль і в природних умовах. Деякі дані про голубів, особливо про єгипетську горлицю, свідчать, що самець і самка змінюють один одного при насиджуванні яєць у добовому ритмі. Подібне явище було описано у страуса та сріблястої чайки. Можливо, воно більше поширено в тих птахів, у яких батьки виводять виводок по черзі.

Така складність поведінки спостерігається в багатьох видів. У кайри спостерігаються припливні ритми годівлі, але тільки в ті сезони, коли їжі недостатньо. Моївки теж переходять у різний час року від припливного до добового ритму годівлі, залежно від наявності жертви. Коли їжа в надлишку, вони відповідають припливному ритму потоку, що виходить із стічної труби, але їхня годівля трохи запізнюється щодо припливного піку через конкуренцію з боку більших і агресивніших птахів (особливо сріблястих чайок). Моївки залишають це джерело, коли до стоку злітається занадто багато сріблястих чайок і навколо з'являється досить риби. Іншим прикладом міжвидової синхронізації поведінки служить обмежений період доби, коли бургомістри підстерігають на береговій смузі пташенят кайри, які летять зі своїх гнізд до моря. Синхронність вильоту кайр, очевидно, розрахована на те, щоб хижакі могли перехопити лише невелику їх частину.

Дуже ймовірно, що соціальні взаємодії відіграють значну роль у визначенні часу міграції чи нічлігу у птахів, що живуть зграями. Граки з досить великої області збираються на визначених майданчиках незадовго до сутінків, потім об'єднуються в групи на вторинних майданчиках і перелітають на останній майданчик збору, звідки вирушають в обмежене місце ночівлі. Сигналом для збору служить не тільки інтенсивність освітлення, а й деякі інші фактори, оскільки граки, що збираються на віддалених від нічлігу майданчиках, починають злітатися раніше, ніж ті, що збираються поблизу нічлігу. Інтенсивність світла, соціальні сигнали і

надбані звички – всі ці фактори, очевидно, модулюють циркадіанний механізм, що сигналізує про відправлення до місця збору.

Ці дані підтверджують висновок, що цикли поведінки, які спостерігаються у птахів у природних умовах, варто розуміти як результат взаємодії ендогенних механізмів із впливами зовнішніх факторів.

Плазуни

Майже всі дані про ритми поведінки рептилій стосуються загальної рухової активності. Виняток лючення складають лише ритми пересування між берегом і водою в крокодилів, ритми закопування в землю і появи на поверхні змій і відкриття пащі (з метою терморегуляції) у крокодилів.

Існування ендогенної циркадіанної ритмічності в рептилій було відоме вже давно, але в більшості робіт підкреслювалося, що профіль активності цих пойкилотермних тварин визначається головним чином поведінковою терморегуляцією. Це розуміння особливо очевидне у випадку сезонних змін профілю активності в змій. Наприклад, гадюка взимку буває млявою й інертною, навесні і восени активна вдень і в нічний час. Це можна просто пояснити тим, що змія шукає оптимальну зону температур і уникає активності, коли температура стає занадто високою чи занадто низькою.

Роль циркадіанного механізму в досягненні оптимального сезонного профілю активності підкреслюють дані Хекротта. Вужі, яких поміщали при постійній температурі і світлових циклах, при низьких температурах були активні вдень, а при високих – уночі. Ці зміни профілю активності були дуже подібні з тими, котрі відбуваються при сезонних змінах добових циклів температури. Детальне вивчення профілів активності дозволяє припускати, що зміна навколишньої температури викликає зрушення двох осциляторів відносно один одного і щодо циклу освітлення. Подібний ефект спостерігався і при зміні постійного рівня вологості.

Рептилії здатні і безпосередньо реагувати на зміни температури, і їхні ритми можуть захоплюватися температурними циклами. Черепахи при більш високих температурах раніше стають активними. Крокодили й алігатори звичайно весь день проводять на березі, але опівдні, якщо спека надмірна, повертаються у воду. Великі особини, яким важче віддавати тепло, раніше залишають берег.

Даних про плазунів занадто мало, щоб можна було робити узагальнення, але все-таки наведені тут результати показують, що адаптивна синхронізація поведінки з коливаннями якогось фактора середовища не завжди означає пряму реакцію на ці коливання. Різні фактори можуть не тільки діяти як сигнальні стимули, а також впливати на поведінку за посередництвом циркадіанної системи. Очевидно, що рептилії особливо зручні для вивчення взаємодії тих факторів середовища, що служать прямими сигналами для регуляції поведінки, з тими, котрі впливають на поведінку через циркадіанну систему.

Земноводні

У ряді робіт показано, що при постійному освітленні чи в постійній темряві в амфібій зберігаються точні 24-годинні ритми. Однак до цих даних потрібно ставитися з великою обережністю, тому що земноводні, подібно до інших пойкилотермних тварин, можливо, піддаються захопленню низькоамплітудними температурними циклами, що в експерименті могли залишитися непоміченими. Коли температура надійно контролюється, ритми активності в постійній темряві переходять у вільноплинний стан і зберігають циркадіанний період протягом щонайменше кількох циклів.

Був описаний ряд зовнішніх факторів, що впливають на активність як у природних, так і в лабораторних умовах. До них належать температура, дощ, атмосферний тиск і місячне світло.

Найбільш достовірні дані про лабільність ритмів у земноводних стосуються змін поведінки у зв'язку зі стадіями розвитку і порою року. Водяні личинки тритонів активні вдень, а дорослі особи, що живуть у сезон розмноження у воді, – головним чином уночі; решту життя дорослі особи проводять на суші, де залишаються нічними, але активність їх зрушена за фазою щодо активності у водяній стадії.

Деякі розходження профілів активності в амфібій на різних життєвих стадіях можна пояснити розмаїтістю екологічних умов. Розходження між личинками і дорослими особами, що живуть в одному і тому ж середовищі, можуть частково рятувати личинок від конкуренції за їжу і від канібалізму з боку дорослих особин. Значні зміни профілю активності, що спостерігаються в деяких амфібій у процесі індивідуального розвитку, можуть служити зручною моделлю для вивчення онтогенезу

ритмів взагалі, а також для з'ясування фізіологічних механізмів, які забезпечують різні форми захоплення на різних життєвих стадіях.

Риби

У природних умовах ритмічність риб вивчається трьома методами: 1) про добові переміщення популяцій судять по різному вилову, в різний час на різній глибині; 2) профіль харчування оцінюють за вмістом шлунку риб, у різний час доби; 3) за пересуванням і годівлею риб спостерігають безпосередньо під водою.

Є загальні огляди даних про ритмічність у риб, більшість повідомлень стосується лише декількох промислових видів, об'єктів спортивного рибальства і мешканців коралових рифів.

Є достатні підстави думати, що в багатьох риб в основі ритмічності лежить ендогенний циркадіанний механізм. Однак цей механізм не універсальний. Ретельно дослідивши два види нічних акул, в одного з них виявили ендогенну ритмічність, а в іншого – екзогенний контроль ритмів. Можна зробити лише один загальний висновок: у природних умовах практично усі види виявляють добові ритми плавання, міграції, харчування принаймні на деяких життєвих стадіях.

Добові міграції і харчування. Кількість промислової риби в океані на певній глибині закономірним чином змінюється протягом доби. Океанологи прийшли до висновку, що ці коливання відбивають характерний для кожного виду профіль вертикальних переміщень («міграцій») у товщі води. В озерах, ставках і в зоні коралових рифів відносно малі зміни у вертикальному розподілі можуть супроводжуватися істотними горизонтальними переміщеннями, наприклад від берегових обмілин (з літоральної зони) у відкрите море чи до центра озера (у лімнетичну зону). Розуміння причин виникнення цих добових ритмів має велике значення для рибного промислу.

Відповідно до цієї точки зору, ці міграції є аналогічні добовим переміщенням наземних хребетних, таких як птахи і кажани, між відкритими кормовими ділянками і безпечними місцями нічлігу. Хоча такі міграції, безсумнівно, виконують і ряд інших функцій, усе-таки профіль активності в багатьох риб добре узгоджується з цим поясненням. Так, звичайні окуні у період денного харчування збираються у великі косяки

поблизу поверхні, а для нічної фази спокою розсіюються в придонних шарах. Вухастий окунь у прибережній зоні годується нічними личинками і німфами комах, а вдень, коли личинки неактивні, він повертається в лімнетичну зону, де харчується зоопланктоном.

Тріска може мігрувати по-різному залежно від свого основного корму. Там, де головним джерелом харчування для неї служать донні риби, вона вночі годується на дні, а вдень піднімається в пелагічну зону; якщо ж вона харчується переважно мойвою, то вночі впливає за нею в пелагічну зону, а вдень годується тими ж донними видами. На жаль, не встановлено, чи змінює тріска тип своєї міграції у відповідь на місцеві умови, чи різним популяціям властиві міграції різного типу незалежно від наявності їжі.

Добові міграції виконують також ряд додаткових функцій, наприклад полегшують терморегуляцію і підвищують фізіологічну ефективність використання їжі. Деяким риbam вертикальна міграція допомагає попадати в горизонтальні течії, що використовується для розселення. Як шляхи і час, так і функція добових міграцій можуть змінюватися залежно від віку, стратегії харчування і сезону.

Одні види риб здебільшого годуються в якийсь обмежений час доби, а інші і вдень, і вночі. Багато видів відносно мало спеціалізовані і можуть ковтати будь-який шматок придатної величини; у цьому випадку цикли вибору їжі можуть визначатися добовими циклами при наявності того чи іншого корму. Розходження в характері полювання, що залежать від розмірів риби, звичок у спокої, можуть бути важливим фактором, який впливає на ритмічність. Механізми, що контролюють різні гнучкі стратегії харчування в риб, у цілому погано вивчені, але важливу роль, очевидно, грають цикли освітлення, міграції хижаків і наявність їжі.

Вплив факторів середовища. І світло, і температура можуть впливати на активність безпосередньо, тобто не так, як класичний часозадавач. Підвищення мутності води в результаті шторму викликало затримку ранкового відходу нічних риб з рифів і приходу туди денних видів. Мутність води впливала також на щільність косяків зграйних риб. Яскраве місячне світло стимулювало харчування і активність у денних видів, тоді як штучне освітлення вночі пригнічувало активність нічної акул.

Дія світла на поведінку може залежати від наявності укриття (як і в ссавців). Голяни і камбали в акваріумі при світлових циклах були активні

увесь час, але особливо у світлий період. Коли в акваріум додали пісок, камбали змогли вдень зариватися в нього і стали виявляти активність тільки вночі; точно так само додавання порожніх цеглин для укриття цілком виключило денну активність голянів. Припливні цикли захоплюють ритми активності деяких риб, що живуть у літоральній зоні. У морських собачок припливна ритмічність найбільш ефективно викликається, очевидно, циклами гідростатичного тиску. Іноді спостерігаються цикли поведінки з більш довгим періодом, особливо у зв'язку з розмноженням. Описані сезонні зміни рівня і ритмів активності, виду корму і ритму харчування.

Очевидний висновок, що впливає з цього огляду, полягає в тому, що ритмічність є загальною рисою поведінки найрізноманітніших хребетних. Дослідження більшості цих ритмів не просунулося далі простого опису, і дотепер мало що відомо про їхні механізми і функціональне значення. Якщо за декількома добре вивченими ритмами судити про інші, то в більшості хребетних ритми переважно ендогенні й визначаються циклом освітлення.

Однак ці ритми чутливі і до деяких інших факторів середовища. У ряді випадків зовнішні фактори можуть впливати на поведінку, змінюючи чи пригнічуючи тенденції, пов'язані певним біологічним ритмом. Можна, наприклад, змусити тварину в незвичний для неї час доби, запропонувавши їй їжу, але це не порушує циркадіанної організації харчування. З іншого боку, чутливість до таких впливів може бути не простим поведінковим пристосуванням, незалежним від біологічних осциляторів, – вона може відбивати пристосувальні особливості самих осциляторів.

Якщо ці міркування правильні, то дивна регулярність біологічних ритмів, досліджуваних у стандартних лабораторних умовах, може приховувати важливі пристосувальні властивості багатоосциляторної системи хребетних. У природних умовах чутливість окремих частин циркадіанної системи до факторів навколишнього середовища може істотно підвищувати пристосувальну гнучкість поведінки, настільки характерну для багатьох хребетних.

ЛЕКЦІЯ № 4

ОНТОГЕНЕЗ ЦИРКАДІАННИХ РИТМІВ

Онтогенез – це історія життя окремого організму, що включає його фізичний розвиток із заплідненого яйця, функціональне дозрівання систем гомеостазу, розмноження і поведінки, а також гальмування функцій цих систем у міру старіння. Оскільки практично всі показники життєдіяльності – біохімічні, фізіологічні і поведінкові – виявляють циркадіанні коливання, онтогенез кожної окремої функції, ймовірно, включає появу і наступну зміну її ритмічності. Однак при вивченні онтогенезу циркадіанної системи не можна обмежитися простим описом численних ритмів і їх зміни в процесі розвитку. Різні циркадіанні ритми пов'язані між собою. Ритми, що спостерігаються, знаходяться під контролем одного чи декількох провідних осциляторів, погоджені в часі як між собою, так і з коливаннями зовнішніх факторів. Осцилятори, провідні шляхи, які зв'язують їх з ритмами, що спостерігаються, і механізми захоплення – усе це елементи «циркадіанної системи», що забезпечує не тільки внутрішню тимчасову упорядкованість різноманітних функцій організму, але й його здатність досить точно (відповідно до потреб) вимірювати астрономічний час.

Таким чином, опис онтогенезу циркадіанних ритмів чи, точніше, циркадіанної системи повинен включати опис – формально-узагальнений і конкретно-фізіологічний – механізмів, відповідальних за побудову частин цієї системи і їхню організацію в єдине ціле. Необхідно досліджувати механізми, що визначають розвиток усієї системи, а також причини і наслідки розладу її організації під час старіння. Саме під таким кутом зору буде розглядатися онтогенез циркадіанних ритмів. Нам потрібно буде не тільки прийти до деяких узагальнень, а й представити роботу циркадіанної системи як приклад складної і доцільної біологічної організації.

Терміни настання онтогенетичних подій – вимірюються вони годинами, тижнями чи місяцями – відбивають незмінність програми розвитку, що не підпорядковується циркадіанним осциляторам. Наприклад, вагітність у мишей продовжується приблизно 21 добу за астрономічним часом, а не 21 циркадіанний цикл. Тривалість вагітності не залежить від того, яким періодом захоплені в самки циркадіанні ритми – 21- чи 24-

годинними. Тільки перший і останній моменти внутрішньоутробного життя (зачаття і народження) можуть бути зв'язані з визначеним часом доби; в іншому ж циркадіанна система, очевидно, не справляє впливу на індивідуальний розвиток у хребетних. Щоправда, точні терміни настання різних стадій розвитку можуть залежати від добових варіацій швидкості росту.

У процесі розвитку створюється тимчасова організація різних функцій і станів організму. Основна маса даних стосується того, як виникають окремі циркадіанні ритми – раптово чи поступово, однаково чи по-різному, шляхом зміни всіх параметрів (періоду, фази, амплітуди) чи тільки одного з них. У більшості випадків ці дані мало що дають для розуміння фізіологічних механізмів, відповідальних за виникнення ритмів. Проте такий опис дозволяє виділити серед різноманіття фактів найбільш фундаментальні явища і сприяє постановці нових важливих питань.

Вимірювання ритмів, що зароджуються

Циркадіанні ритми характерні в основному для постнатального періоду. Більшість досліджених показників у перші періоди після народження не виявляють ритмічності. Але відсутність даних про ритми у внутрішньоутробному періоді може бути частково наслідком нестачі зусиль для їх виявлення. Справді, ембріон і плід, безсумнівно, піддані дії добових коливань внутрішньоутробного середовища, зумовлених не тільки ритмами температури тіла і рухливості матері, але також ритмами гормонів плаценти.

Можливість виявити ритм певної функції істотно залежить від того, з якою частотою робляться виміри. Якщо протягом доби одержують всього дві експериментальні точки з інтервалом 12 год. або порівнюють середні значення – за день і за ніч, то час появи ритму, який спостерігається, може відбивати зсув його фази щодо моментів виміру чи перехід у захоплений стан, а не розвиток самого ритму. Наприклад, якщо розвиток ритму сну і неспання в людини розглядати, порівнюючи середні значення за день і за ніч (за астрономічним часом), то ритм вдалося б зареєструвати лише набагато пізніше того часу (6 тижнів), коли він вже з'являється у вільноплинному стані. Крім того, зміна фази ритму щодо астрономічної доби в цьому випадку сприймалася б як зміна амплітуди. Необхідні умови для виявлення ритму в популяції (наприклад, при порівнянні проб крові,

узятих у різних осіб у різний час) – це наявність цілком сформованих механізмів захоплення і досягнення синхронності індивідуальних ритмів

Якщо не брати до уваги деяких особливих випадків, циркадіанний осцилятор може бути виявлений не раніше, ніж сформується та функція, ритми якої він контролює. Однак Дегучі використовував непрямий метод, що дає деяку підставу судити про наявність чи відсутність осцилятора. Він виходив із припущення, що, якщо осцилятор вже був захоплений у пренатальному періоді, то після народження в постійних умовах фаза вільноплинного ритму буде залежати від цього захоплення. Наприклад, у перші 11 діб перебування щуренят у постійній темряві (ТТ) видимі ритми були відсутні, а пізніше з'явився виражений циркадіанний ритм, причому початок рухливості припадав на той час, коли цей ритм раніше був захоплений циклами освітлення чи ритмами матері. Таким чином, якість захоплення в цих щуренят могло відбутися раніше 15-денного віку, хоча видимих ритмів активності у той час ще не було.

На відміну від цього реєстрація ритмів, які спостерігаються, у циклічно-змінному середовищі не обов'язково означає, що вони відображають роботу циркадіанного осцилятора. Циклічне середовище може просто накладати свій ритм на функцію, що спостерігається. Це видно на прикладі ритмів сну і неспанья немовляти, які спочатку сильно залежать від режиму годування.

Розвиток ритмічності у людини

Щодо розвитку добових ритмів у людини можна зробити два узагальнення. По-перше, різні ритми з'являються в різному віці. По-друге, більшість цих ритмів проходять певну стадію дозрівання. Наприклад, добовий ритм сну і неспанья з'являється на другому місяці після народження, у той час як ритм кортикостероїдів у плазмі іноді відсутній до дворічного віку. Розвиток обох ритмів може продовжуватися аж до періоду статевого дозрівання. Таким чином, циркадіанна система в людини, очевидно, дозріває дуже довго. Будь-яка інтерпретація наявних даних, крім цих простих, але нетривіальних узагальнень, буде ненадійною й обмеженою, частково через труднощі, що пов'язані з проблемою виміру. Зміни як вільноплинних періодів окремих ритмів, так і фазових

співвідношень між ритмами (внутрішньої тимчасової впорядкованості) у дітей до цього часу спеціально не досліджувалися. Проте вже є дані про амплітуди ритмів і про захоплення, що заслуговують подальшого обговорення.

Захоплювання. Розвиток циркадіанного ритму передуює розвитку механізмів його захоплювання. Хоча добовий режим освітлення чи соціальний цикл, очевидно, мають певний вплив на вільноплинний ритм сну і неспання в дитини (з 6-го і по 15-й тиждень), усе-таки стійке захоплювання раніше 22-го тижня не спостерігається. Однак Мартен-дю-Пан показав, що у віці 11 тижнів перехід від постійного освітлення до чергування світла і темряви призводить до швидкого захоплення ритму сну і неспання. Ранкові фази захоплених ритмів деяких показників (таких, як частота пульсу, температура тіла, неспання, електричний опір шкіри) з віком поступово запізнюються: підйом їх до денного рівня відбувається усе пізніше і пізніше.

Амплітуда. В міру дозрівання ритму його амплітуда звичайно зростає. Це може бути результатом підвищення максимального рівня (наприклад, у випадку сечовиділення), зниження мінімуму (пульс, температура тіла) або того й іншого одночасно. Фізіологічний механізм зміни амплітуди невідомий, незрозумілим залишається також значення розходжень між ритмами.

Розвиток функції, яка має два дискретні рівні («усе або нічого»), такі як сон-неспання, відбувається шляхом реорганізації епізодичних подій, що спочатку розподіляються випадково або проявляють ультрадіанний ритм. Цю реорганізацію у перші тижні (але іноді продовжується протягом декількох років) можна описати як «згущення» даного стану в одну годину доби й одночасне «розрідження» іншим часом. Можливі щонайменше два механізми цієї реорганізації: 1) дійсне злиття якихось епізодичних подій у визначені години доби і 2) збільшення амплітуди або ефективності циркадіанного осцилятора, що модулює зовнішні прояви цих подій. Другий варіант це розвиток ритму рухливості в пацюка, що відбувається шляхом посилення добової модуляції, накладеної на ультрадіанний ритм. Добові ритми гормону росту і лютеїнізуючого гормону у людини теж з'являються в результаті вибіркового посилення одного з ультрадіанних епізодів секреції.

З того факту, що різні ритми виникають у різному віці або що їхні амплітуди збільшуються по-різному, аж ніяк не впливає, що вони

знаходяться під контролем різних циркадіанних осциляторів. Ці розходження можуть залежати від того, як швидко і якою мірою окремі ритми потрапляють під вплив одного й того ж центрального осцилятора.

Фізіологія появи ритмічності в пацюків

Розвиток циркадіанних ритмів у хребетних тварин вивчали головним чином на пацюках, здебільшого в умовах чергування світла і темряви. У пацюків, як і в людини, різні ритми з'являються в різному віці і проходять етап дозрівання. Вони дозрівають приблизно в такій послідовності:

- 1) ритми, що відбивають нав'язаний режим годівлі, наприклад ритм збільшення ваги;
- 2) ритми епіфіза і симпатичної нервової системи;
- 3) ендокринні ритми, що знаходяться під контролем гіпофіза;
- 4) ритми довільної поведінки, наприклад локомоції і споживання води, а також показників сну, пов'язаних з корою мозку.

Ця послідовність не обов'язково відображає моменти виникнення самих функцій чи повного дозрівання ритмічності. Вона може відображати загальний хід розвитку регуляторних і адаптивних систем від вегетативних до коркових і поведінкових. Якщо, що дуже ймовірно, за багатьма з цих ритмів стоїть один-єдиний центральний циркадіанний осцилятор (що знаходиться в супрахіазмальных ядрах гіпоталамуса), то різночасова поява різних ритмів повинна бути результатом послідовного дозрівання необхідних провідних шляхів чи керуючих механізмів.

Розвиток ритму епіфіза. Ритм епіфіза, його біохімічні прояви і регуляція в дорослого пацюка вивчені досить докладно. Ритм активності епіфізарного ферменту ацетилсеротонін-метилтрансферази (АСМТ) контролюється таким чином: джерело ритму знаходиться в центральній нервовій системі (можливо, у супрахіазмальному ядрі гіпоталамуса) і впливає на епіфіз через симпатичні шляхи, що йдуть від верхніх шийних гангліїв. Стимуляція β -адренергічних рецепторів епіфіза норадреналіном активує систему аденілатциклази, що приводить до підвищення активності АСМТ. Захоплення ритму АСМТ відбувається через сітківку і далі через прямий ретиногіпоталамічний тракт до супрахіазмального ядра.

Розвиток структур, що беруть участь у контролі активності АСМТ, приблизно збігається за часом з появою ритму епіфіза, хоча їхнє подальше дозрівання може

продовжуватися ще довго. Амплітуда добових коливань АСМТ у пацюків, істотна вже на 4-ту добу, різко зростає на 7-му добу завдяки падінню денного рівня. Це пов'язано з функціональним дозріванням симпатичної іннервації епіфіза. Крім посилення стимуляції в нічні години, симпатичні нерви забезпечують базальний рівень поглинання норадреналіну чи якогось агоніста (що надходить з кров'ю з невідомого джерела), що до дозрівання іннервації хронічно стимулював активність АСМТ.

Якщо в пацюка розвиток ритму АСМТ відбиває дозрівання нервових структур, то в курчат це відбувається по-іншому. Хоча в них роль симпатичної іннервації епіфіза не цілком зрозуміла, вона все-таки інша, ніж у пацюків. Ритм АСМТ у курчат з'являється в основному завдяки підвищенню нічного рівня. Слід зазначити, що якби поява ритму в такому органі, як епіфіз, залежала тільки від взаємної синхронізації вже ритмічних компонентів (наприклад, клітин), то відбувалося б одночасне зниження нижнього рівня і підвищення верхнього.

Оскільки в пацюка ритм активності АСМТ з'являється ще до повного морфологічного дозрівання супрахізмального ядра, завершення закладки синапсів у цьому ядрі, очевидно, несуттєве для його участі в створенні циркадіанних ритмів.

Ця схема розвитку ритмічності в епіфізі пацюка є, звичайно, спрощеною. Хоча було показано, що ритм АСМТ в епіфізі новонароджених щуренят залежить, як і в дорослих тварин, від симпатичної іннервації, є дані про те, що такої залежності немає у випадку ритму серотоніну. Крім того, виходячи з нещодавно отриманих даних, ритм серотоніну зберігається в епіфізі новонародженого щуреняти *in vitro* принаймні добу, але зникає в епіфізі від дорослого пацюка. Ця можлива втрата автономної ритмічності в процесі розвитку і перехід до залежності від центрального осцилятора могла б бути прикладом загального напрямку онтогенезу (а також філогенезу) циркадіанної системи, що полягає в прогресуючій централізації механізмів контролю.

Розвиток ритмічності наднирників. Подібно до ритму активності АСМТ в епіфізі, ритм кортикостерону з'являється в результаті одночасного падіння ранкових значень і наростання вечірніх. Доведено, що ритмічність у наднирниках виробляється значно пізніше ніж в епіфізі.

Хоча розвиток осі гіпоталамус - гіпофіз - наднирники вивчений досить докладно, ми ще не знаємо, яка фізіологічна подія завершує процес дозрівання, що саме веде до появи ритмічності. Інформаційні канали цієї осі

(принаймні ті, що діють при стресі) розвиваються раніше ніж ритмічність. Крім того, якщо ритми епіфіза і наднирників визначаються тим самим нейронним осцилятором (наприклад, супрахіазмальними ядрами), то розвиток ритму наднирників навряд чи лімітується дозріванням цього осцилятора. Дані про онтогенез ритму кортиколиберину наводять на думку, що ритмічність в осі гіпофіз - наднирники залежить від дозрівання циркадианних осциляторів, периферичних стосовно центрального осцилятора.

Процес розвитку ритмічності в цій осі дуже складний і на нього можуть впливати як внутрішні, так і зовнішні фактори. У пацюків-самок описані зміни ритму кортикостерону, що стосуються форми, амплітуди і фази щодо циклу освітлення. Ці зміни починаються з моменту появи ритму приблизно на 18-й день і продовжуються до статевого дозрівання. Крім того, розвиток ритмічності наднирників може бути прискорений електрошоком чи ін'єкціями тироксину у перші дні після народження; його можна також призупинити чи сповільнити, впливаючи на новонароджених кортикостероїдами чи АКТГ.

Хоча ритми кортикостерону плазми і кортиколиберину відразу після своєї появи розвиваються паралельно, у період статевого дозрівання ритм кортиколиберину змінює фазу, а ритм кортикостерону – її не змінює. Ця зміна фази, так само, як і збільшення амплітуди ритму кортикостерону особливо виражена в пацюків-самок, що призводить до стійких статевих розходжень.

Зміна фази в процесі розвитку. Поряд з ритмом кортиколиберину у деяких інших ритмів спостерігаються значні зміни фази у ході розвитку. Два з них, а саме – ритми тирозинамінотрансферази в печінці і збільшення ваги – приблизно наприкінці періоду вигодовування матір'ю роблять інверсію фази на 180° , можливо, через зміну режиму харчування. Ритми серотоніну і ацетилхолінестерази у мозку виявляють якщо не інверсію, то принаймні значне зрушення фази, але трохи пізніше, у зв'язку з розвитком ритму рухливості. Ні величина, ні механізми цих змін до цього часу не з'ясовані; невідомо, чи впливають вони на інші процеси розвитку, відсутні дані про наслідки порушення нормального ходу подій.

Розвиток циркадіанної системи

Якщо ми усвідомили, що циркадіанна система, як і вся організація життєдіяльності в часі, зазнає розвитку, то неминуче постає вирішальне питання: чим визначається специфічна структура програми, що лежить в основі всієї нескінченної різноманітності ритмів, що спостерігаються? Чи, простіше кажучи, чому події відбуваються у визначений час? Питання типу «Чому тварина веде нічний, а не денний спосіб життя?» чи «Чому рівень кортикостерону в плазмі досягає піку саме в цей час доби?» потребують відповідей не тільки у функціональному плані, але й у плані розвитку. Вони подібні морфологічним питанням, наприклад: «Чому кришталік утвориться саме в цій ділянці ектодерми? Чи можна вважати, що зріла тимчасова організація – це властивість спадково детермінованої системи, чи ж у її формуванні бере участь і зовнішнє середовище? Очевидно, що відповідь на це питання може включати одночасно обидві альтернативи. Як і у випадку морфологічного розвитку, система тут, ймовірно, набирає свою остаточну форму в результаті постійної взаємодії її частин. У попередніх розділах ми не обговорювали питання про розвиток циркадіанного осцилятора. Властивості осцилятора, такі як вільноплинний період чи лабільність механізму захоплювання, у період розвитку не досліджувалися, і залишається незрозумілим, якою мірою згадані вище зміни фаз ритмів, відбивають зміни осциляторів, які стоять за ними. Складений (багатоосциляторний) осцилятор, ймовірно, являє собою популяцію взаємодіючих нейронів, і повинен проходити деякий, нехай короткий, етап розвитку. Одним з підходів до розуміння цього розвитку може бути вивчення факторів, що на нього впливають.

Роль зовнішнього середовища в онтогенезі ритмів

Хоча циркадіанні ритми є ендогенними, вони піддаються захоплюванню коливаннями різних параметрів середовища; реакція циркадіанної системи на зовнішні впливи складає значну частину її механізму. Навіть зовсім незначне відхилення в умовах середовища (скажімо, спалах світла) може викликати тривалу зміну в циркадіанній системі, наприклад, змінити її вільноплинний період. Однак невідомо, якою мірою зовнішнє середовище здатне впливати на процес розвитку циркадіанної системи.

Цикли освітлення

Тваринам зовсім не обов'язково піддаватися дії добових циклів освітлення під час розвитку, щоб у зрілому віці виявляли циркадіанні ритми. Формування нормальної ритмічності в умовах постійного світла (СС) чи постійної темряви (ТТ) було продемонстровано в гризунів, курей, ящірок і людини. В інших роботах було показано, що пацюки, яких виростили при постійному освітленні, потрапляючи потім в умови чергування світла і темряви, виявляють циркадіанну ритмічність з нормальними фазами, тобто з активністю в нічні години. Таким чином, вродженою виявляється не тільки сама ритмічність, а й загальний механізм захоплювання. Той факт, що в новонародженого проявляється вільноплинний ритм при регулярних циклах освітлення, ще раз вказує на незалежність розвитку циркадіанної системи від середовища. Тим часом не можна все-таки вважати доведеним, що цикли освітлення зовсім не впливають на розвиток циркадіанних ритмів. Хоча в експериментах з вирощування ящірок при 18- і 36-годинній «добі» це не позначилося на вільноплинному періоді в дорослої тварини, вплив подібних циклів освітлення може залежати від того, чи було досягнуте захоплювання на певній критичній стадії розвитку; власне кажучи, невідомо, чи вдавалося в цих експериментах захоплювати циркадіанні ритми ящірок. Показано, що вирощування мишей при циклах СТ із періодом 21 год. призводить до більш швидкого захоплювання ритмів у порівнянні з тваринами, які із самого початку знаходилися при звичайному добовому режимі. За іншими даними, вирощування пацюків при 27-годинній «добі» змінювало наступний вільноплинний період, хоча не відомо, чи не був цей ефект лише тимчасовим, подібно до відомих ефектів «післядії» при захоплюванні ритмів у дорослих тварин. Принаймні в однієї лінії мишей вирощування при 20- і 28-годинній «добі» робить лише тимчасовий вплив на вільноплинний період циркадіанного осцилятора, що задає ритм рухливості. Проте через складності механізмів захоплювання в гризунів не виключено, що для деяких видів у певній мірі необхідне «тонке настроювання» циркадіанної системи зовнішніми циклами.

У людини поява циркадіанної ритмічності очевидна. В більшій мірі це залежить від рівня зрілості дитини, ніж від часу з моменту народження і

від тривалості перебування в циклічному середовищі. У недоношених дітей ритмічність розвивається пізніше.

Мати як циркадіанний часозадавач

У пацюків материнська поведінка, безсумнівно, ритмічна, хоча вираженість (амплітуда) цих ритмів міняється в міру розвитку дитинчати. Не виключено, що ритми матері підлаштовуються до ритмів, які розвиваються в шуренят. Разом з тим, було показано, що пацюк-мати сильно впливає на їхні добові ритми збільшення ваги, причому не тільки в той період, коли вона визначає режим їхнього харчування, але і після переходу їх на тверду їжу. З іншого боку, невідомо, чи дійсно матери захоплює циркадіанні ритми харчування шуренят, чи вона якимсь іншим способом впливає на час їхньої годівлі. Дегучі показав, що пацюк не захоплює, але може змінювати ритм активності АСМТ в епіфізі своїх дитинчат. Хоча годуюча мати не нав'язує свою фазу дитинчатам, що перебувають після народження в постійній темряві, вона може впливати на фази їхніх ритмів відносно циклів освітлення. Синхронізація вільноплинних ритмів дитинчат при постійному освітленні могла бути зумовлена впливом матері, пренатальних циклів освітлення, самого факту народження чи певної комбінації цих факторів, а також взаємодією шуренят у гнізді. Питання про те, наскільки сильним стимулятором може бути материнська поведінка і якою мірою ритми дитинчати і матері пристосовуються один до одного, залишається відкритим.

У людини головні фактори середовища, у яке попадає немовля, – це догляд і годування. Ця турбота про дитину може здійснюватися відповідно до строгого розпорядку, з очевидними наслідками для режиму сну і неспанья, чи згідно з вимогами маляти. Сендер вивчав вплив різних методів догляду за немовлятами на їхні ритми сну і неспанья. Виявилося, що в умовах ясел, де малятам приділяють менше уваги і дотримується загальний режим годування, циркадіанні ритми з'являються швидше ніж у випадку, коли за дитиною доглядає одна постійна нянька. Крім того, в останньому випадку ритми сну в цілому менш регулярні, чим при догляді, здійснюваному рідною матір'ю. Поява регулярних циркадіанних чи ультрадіанних ритмів може залежати від ступеня взаємного пристосування ритмів дитини і того, хто за нею доглядає. Не виключено, що синхронізація

ритмів матері і дитини починається ще до народження, хоча про це немає достовірних даних.

Внутрішнє середовище

Ми вже говорили про вплив кортикостероїдів і тироксину на розвиток циркадіанних ритмів у пацюків. Щодо інших гормонів, особливо статевих стероїдів, наявні лише опосередковані дані. Описано, наприклад, статевий диморфізм ритмів по амплітуді і фазі; добре відома загальна роль статевих гормонів у диференціації статей. Є дані про те, що статевий диморфізм може порушувати властивості осцилятора, що задає ритми рухливості в хом'ячків (наприклад, верхня межа захоплення); при цьому статеві розходження зберігаються у кастрованих дорослих тварин, що говорить про ранню диференціацію. Описано статевий диморфізм супрахіазмальных ядер у пацюків, хоча ступінь його залежності від статевих гормонів залишається незрозумілою.

Було досліджено загальну пластичність функції, що здійснюється супрахіазмальними ядрами; доведено, що руйнування цих ядер у новонароджених пацюків назавжди виключає їхню функцію в циркадіанній організації. Таким чином, ця функція, на відміну від функцій інших ділянок мозку, майже не відновлюється. Крім того, без супрахіазмального ядра не розвивається ретиногіпоталамічний тракт. Дотепер не ясно, чи впливає рання деаферентація цих ядер (наприклад, при осліпленні) на їхню морфологію, а також на інші елементи чи властивості циркадіанної системи (якщо не вважати втрати захоплення).

Старіння

Циркадіанна організація, безперечно, змінюється з віком; найчастіше це виявляється (як і в процесі розвитку) у зміні амплітуди ритмів. У міру старіння амплітуда знижується і ритм може навіть зникнути, звичайно в результаті поступового зниження піків. Це можна побачити на прикладі ритмів температури тіла в мишей і пацюків, аудіогенних корчів і споживання кисню у мишей, а також ритмів гормону росту, тестостерону і лютеїнізуючого гормону і екскреції калію у людини. На відміну від цього, амплітуда ритму кортизолу в плазмі може залишатися незмінною. У процесі старіння спостерігається ряд змін у картині сну: зростає частка сну в денний

час і частота переривання нічного сну; зміщається фаза нічного сну, що виявляється в більш ранньому пробудженні зранку.

Крім таких змін окремих ритмів, ще більший інтерес викликає підвищення з віком імовірності спонтанної внутрішньої десинхронізації. Ашофф і інші показали, що ритми температури тіла і сну – неспання в людини в постійних умовах можуть переходити до вільного перебігу з різними циркадіанними періодами. Віковий розподіл випадків такої внутрішньої десинхронізації асиметрично відхиляється у бік літнього віку в порівнянні з розподілом випадків більш звичайного синхронного стану. Очевидно, здатність циркадіанної системи підтримувати узгодженість може змінюватися з віком, що веде до зміни фазових відносин між ритмами і зниження здатності пристосовуватися до нових режимів (наприклад, до зрушення фази). Припущення про подібні вікові зміни в людини чи тварини висловлювалися неодноразово, але без достатнього обґрунтування фактами. Є дані про те, що в більш старих пацюків зсув фази відбувається повільніше. Крім того, у пацюків протягом життя змінюються фазові відношення між ритмами ацетилхоліну, ацетилхоліністерази і холінацетилази в центральній нервовій системі, а також фази цих ритмів щодо циклів освітлення. Зміни в циркадіанній системі людини, можливо, частково зумовлені відсутністю в старості соціальних контактів і жорсткого режиму.

Дослідження показали, що сам циркадіанний осцилятор може змінюватися з віком. Вони спостерігали скорочення вільноплинного періоду ритму рухливості в мишей і хом'ячків, причому не тільки при настанні старості, а й у хом'ячків незабаром після статевого дозрівання протягом усього репродуктивного періоду життя. Це означає, що старіння у випадку внутрішнього осцилятора являє собою процес, що охоплює весь онтогенез організму. Які наслідки такої зміни періоду для всієї циркадіанної організації, поки не відомо; можливо, що воно призводить до внутрішньої неузгодженості, а також до зміни взаємодій тварини із середовищем. Питання про те, чи є вікова зміна циркадіанної системи причиною чи наслідком зниження життєздатності, – це частина більш широкого питання про значення тимчасової організації життєдіяльності для загального благополуччя організму. Щодо тварин, найбільш точні дані про це отримано при дослідженні комах, у яких вивчали залежність тривалості життя від стану циркадіанної системи. У цих дослідженнях експериментатори

порушували циркадіанну організацію в мух – поміщали їх в умови постійного освітлення при світлових циклах з періодами, відмінними від 24 год. (у людини такий режим викликає внутрішню десинхронізацію), а також зміщали фазу годин 24-годинного циклу освітлення кожні два тижні (імітація перельотів у широтному напрямку). В усіх випадках тривалість життя мух скорочувалася. Крім того, результати експериментів з недобовими режимами освітлення, незважаючи на шкідливу дію таких умов, дозволяють припустити, що тривалість життя (так само, як і тривалість вагітності в мишей) не вимірюється числом циркадіанних циклів, а залежить від швидкості якогось неперервного онтогенетичного процесу.

Циркадіанна система, що складає основу часової структури організму, змінюється протягом всього онтогенезу. Особливо чітко продемонстрована поява ритмів у період розвитку, тоді як зміни їх у наступний період і при старінні мало вивчені. Подальший прогрес у розумінні природи часової організації і її онтогенезу в остаточному підсумку буде залежати від розуміння циркадіанної системи, особливо будови осцилятора і механізмів зв'язку між осциляторами. Вже закладена достатня основа для плідного вивчення онтогенезу окремих ланок циркадіанної організації. Прикладом можуть служити дані про епіфіз і супрахіазмальні ядра ссавців, а також детальний (хоча поки суто описовий) аналіз взаємодій між двома чи декількома ритмами протягом усього життя організму. Такі проблеми, як природа циркадіанної організації в старості, а також виявлення факторів, що впливають на перебіг подій у періоди розвитку і старіння, потребують великої уваги.

В міру розширення і поглиблення досліджень в галузі циркадіанних ритмів онтогенетичні питання будуть набувати більшої визначеності як у вузькоспеціальному, так і в більш загальному плані. З медичної точки зору відкриття фактів вікової зміни тимчасової організації означає, що змінюється й оптимальний час доби для лікувальних впливів. Крім того, шкідливі наслідки порушень тимчасової організації залежать від віку й у глибокій старості, можливо, стають критичними. У більш широкому плані, ще важливіше розуміти механізми циркадіанного контролю, тому що життєві функції на всіх рівнях мають добову складову. Таке розуміння, що включає належну оцінку ролі тимчасової організації у «внутрішньому

господарстві» живих систем, буде залежати від пізнання як філогенетичних, так і онтогенетичних джерел циркадіанної ритмічності.

ЛЕКЦІЯ № 5

ЩОДЕННІ ПРИСТОСУВАЛЬНІ СТРАТЕГІЇ ПОВЕДІНКИ

Для більшості тварин навколишнє середовище являє собою комплекс факторів, які змінюються з чітко вираженою добовою періодичністю. Абіотичні коливання є прямим наслідком обертання планети навколо осі, що приводить до періодичного освітлення земної поверхні сонячними променями. Серед фізичних факторів з чітким добовим профілем у першу чергу варто назвати світло і температуру, а також тиск водяної пари і вітер на суші, кількість кисню і турбулентність у водяному середовищі. Крім того, існують біотичні варіації, що залежать від організмів того ж трофічного рівня (конкурентів, партнерів по розмноженню) і інших рівнів (видів-жертв, хижаків і паразитів). Обертання Землі, з яким зв'язані такі добові зміни, вплинули на екологію тваринних угруповань. Тільки в деяких місцях, таких як глибокі печери й океанські глибини, умови середовища залишаються досить постійними протягом доби. Іноді середовище тимчасово стає постійним, принаймні в деяких відношеннях, – наприклад, у високих широтах у період літнього і зимового сонцестояння чи під суцільним покривом снігу і льоду.

Добовий стереотип поведінки окремої тварини можна розглядати як стратегію, спрямовану на пристосування до тимчасового профілю середовища. Такі стереотипи, подібно до багатьох інших елементів поведінки, являють собою грубі, чорнові продукти природного добору, що потім шліфуються індивідуальним досвідом тварини. Аналіз добових стереотипів дозволяє виділити, по-перше, вроджену і відносно жорстку складову, загальну для усього виду і незалежну від індивідуального досвіду. Такою основною програмою можна вважати, наприклад, циркадіанний цикл сну і неспання, що передається в деяких видів з покоління в покоління при постійних лабораторних умовах. По-друге, існують елементи, що залежать від індивідуального досвіду – «особистого» ознайомлення з варіаціями

середовища. По-третє, у добовий профіль поведінки входять також безпосередні реакції на зовнішні стимули, що змінюються. Вроджена програма і її набуті модифікації формують добовий профіль зміни мотиваційного стану. Кожен момент «суб'єктивної доби» тварини характеризуються визначеними ймовірностями як спонтанних поведінкових актів, так і реакцій на зовнішні стимули. Наприклад, значно поширеною захисною реакцією при нападі хижака є «удавана смерть» – тонічна нерухомість. Це типова викликана реакція, але її параметри (наприклад, тривалість при тому самому стимулі) міняються залежно від часу доби.

Пристосувальний добовий стереотип – чи є він спадково закріпленою ознакою, результатом навчання чи реакцією на стимул – завжди зв'язаний з передбачуваністю відповідного фактора середовища. Якщо якісь варіації середовища непередбачені, пристосування до них можливе тільки за рахунок безпосередньої реакції. У цьому випадку внутрішні періодичні програми були б марні. І навпаки, точно передбачувані цикли, що повторюються протягом усього життя організму, такі як чергування світла і темряви, роблять можливою адаптацію за допомогою жорстких циркадіанних програм поведінки. Між цими крайностями існує широка область більш-менш обмеженої передбачуваності.

Крім ступеня передбачуваності середовища існують і інші обмеження для жорстких чи пластичних програм. Поведінка, що повторюється протягом життя досить часто (наприклад, пов'язана з харчуванням), ймовірно, легше коригується індивідуальним досвідом, чим дії, що відбуваються рідко чи тільки один раз. У багатьох комах час перетворення німфи чи лялечки в дорослу особу заданий вродженим циркадіанним осцилятором. Тут немає минулого досвіду, ця дана особа могла б керуватися при виборі відповідного моменту.

Однак у випадку виходу з лялечки комаха вже може використовувати зовнішню інформацію для передбачення найкращого часу, коли варто зробити цей одиничний вирішальний акт.

Головний попереджуючий фактор у циркадіанному програмуванні поведінки – це добовий цикл освітлення. У багатьох місцеперебуваннях, чергування світла і темряви є найбільш надійною ознакою часу доби. Тому

синхронізація циркадіанних програм поведінки циклами СТ, як правило, гарантує найбільшу точність оцінки часу.

Існують «суттєві» фактори, що впливають на циркадіанні ритми поведінки, сприяючи чи протидіючи збереженню різних генів, відповідальних за різні циркадіанні стратегії. Такий тиск добору може здійснюватися або безпосередньо через виживання чи ймовірність спарювання, або шляхом повільного нагромадження фізіологічних ефектів, що призводять зрештою до зміни шансів на продовження роду. Але виявити в дослідах розходження в ефективності розмноження, що пов'язані з циркадіанною поведінкою, вдається лише у випадку прямого впливу на смертність і ймовірність спарювання.

У випадку колонії кайр для індивідуума вигідно поводитися так, як це властиво більшості. Оптимальний час вильоту для кожного пташеняти залежить від того, коли вилітає більшість інших пташенят. Така стратегія зовсім не обов'язково зменшує збиток, який завдається хижаками (чайками) всій колонії. Проте добова синхронність вразливих фаз, очевидно, справді знижує ризик для популяції в цілому. Ця стратегія заснована на використанні того факту, що можливості хижаків мають межу: його здатність збільшувати споживання їжі в міру збільшення її доступності не безмежна. Не встигають хижаки і зібратися в достатній кількості, щоб розправитися зі швидко зростаючою хвилею їжі. Жертва одержує деякий вигравш, синхронізуючи свої фази найбільшої вразливості у визначені роки (розмноження цикад кожні 13 чи 17 років), у визначений сезон (як, наприклад, темна крачка) чи у визначений час доби, як пташенята кайри. Синхронність популяції вигідна для тих численних видів комах, що у момент виходу імаго найбільше беззахисні перед хижаками. Добові ритми виведення дорослої форми в комах є правилом, а не винятком, хоча підвищений ризик у момент виходу імаго характерний для багатьох водних комах (бабки), а також, можливо, і для наземних видів. Перевага синхронності популяції може, звичайно, бути лише одним з багатьох факторів добору, зв'язаних з добовим циклом, і часто буває важко виділити його експериментально.

Інший результат приуроченості поведінки до визначеного часу доби пов'язаний із шансами взяти участь у розмноженні. Взаємна добова синхронізація статей важлива для тих тварин, у яких статевий потяг триває

недовго в порівнянні з циркадіанним циклом. У багатьох комах з малою тривалістю життя імаго, у яких ця стадія служить тільки для розмноження, така синхронність повинна значно підвищувати ймовірність спарювання. У відносно довго живучих видів статева активність може бути обмежена визначеним часом доби, що дозволяє використовувати решту часу для інших форм активності і разом з тим забезпечує найкращі умови для пошуків партнера й успішного залицяння.

Третій механізм дії «суттєвих» факторів – це поступова зміна загального стану особи, що лише незначною мірою впливає на ймовірну тривалість життя і тим самим на ймовірний внесок у майбутнє покоління. Такі ефекти буває важко знайти, але вони повинні виявлятися постійно, і їхню участь у формуванні генетичної основи добових ритмів поведінки не слід недооцінювати. Так, наприклад, харчування буде оптимальним тоді, коли на добування їжі визначеної якості у визначеній кількості витрачається мінімум сил і часу.

Таким чином, обертання планети в кінцевому рахунку створює багато причин для циркадіанної організації поведінки. Крім змін фізичних параметрів і ритмічних коливань кількості їжі та хижаків, частину періодичного середовища складає сама популяція, до якої належить тварина.

Рівень угруповання: нічний і денний спосіб життя

Найбільш загальна особливість добового циклу поведінки – це чергування періодів активності і спокою. Тварини рідко бувають весь час активні. Оскільки різниця між днем і ніччю настільки велика, то активність звичайно припадає на одну з двох частин добового циклу. Багатьом тваринам властивий або *денний*, або *нічний* тип активності. Крім того, виділяють ще *сутінкові* й *аритмічні* види. Перші активні в один чи інший перехідний період, перед світанком чи заходом сонця. Активність інших рівномірно розподілена протягом доби. Очевидно, в угрупованні різні види поділили між собою добу – на зразок того, як вони поділили простір, їжу й інші ресурси.

Роль дня і ночі в еволюційній дивергенції

Для мешканців наземного і водяного середовища екологічні проблеми різні. Якщо не враховувати циклів освітлення, у воді умови більш

стабільні і менш зв'язані з обертанням планети, ніж на суші. Для водних тварин фактори добору, що діють з добовою періодичністю, частіше бувають біотичними: це добові коливання трофічних рівнів у ланцюгах харчування. На суші основними факторами, що коливаються протягом доби, є температура і відносна вологість. Тварини, що першими в історії еволюції залишили водяну стихію і заселили наземний світ, повинні були зіштовхнутися з небезпекою висихання, особливо в денний час. Ці перші сухопутні форми, ймовірно, вели нічний спосіб життя, за винятком тих, що жили в дуже вологих місцях. В процесі еволюції хребетних рептилії і безхвості амфібії почали використовувати енергію прямих сонячних променів. У рептилій розвиток товстого покриву, що охороняє від висихання, а також ектотермії і поведінкової терморегуляції призвело до вторинної переваги денного способу життя. Приблизно в цей же час, близько юрського періоду, і комахи дістали захист від висихання у вигляді воскової епікутикули.

У птахів, як правило, залишився від предків денний тип активності. Деякі гекони і змії – тварини, у яких виробилися спеціальні пристосування до цього способу життя. Серед птахів нічними є сови, дрімлюги і ще кілька малих груп. Ссавці, навпаки, вели нічний спосіб життя протягом щонайменше перших 100 млн. років свого існування. У той час нічна активність, очевидно, відкривала широкі можливості. Багато комах уникли тиску хижаків, повернувшись до нічного способу життя. Ендотермія, ймовірно, дала ссавцям перевагу в конкуренції з нічними земноводними. Птахи не змогли завоювати панування в нічній ніші, може, через те, що в польоті вони орієнтуються головним чином за допомогою зору, а не нюху чи слуху.

Спеціалізація в часі

Нічний чи денний тип активності в багатьох випадках не занадто жорстко фіксований. Денна тварина на якомусь етапі свого життя може бути нічною – наприклад, у визначений сезон чи під тиском навколишніх умов, або ж у нічні години здійснюються лише визначені види активності. Але, незважаючи на таку гнучкість, більшість тварин можна віднести до денного чи до нічного типу на основі первинних пристосувань, таких як спеціалізація органів чуттів. Скажімо, зір дуже важливий для денних тварин,

але має менше значення для суто нічних видів. Очі нічних і денних хребетних відрізняються багатьма морфологічними деталями. Справді гострий зір є головним чиним у денних птахів. Ссавці, що зайняли нічну нішу, розвинули гостроту інших відчуттів, наприклад слуху і нюху. Так само стоїть справа в нічних птахів. Соби мають тонкий слух, що дозволяє їм за звуками знаходити жертву в повній темряві. Нічна дрімлюга використовує ехолокацію, так само, як кажани. Нічні нелітаючі ківі відносяться до птахів із дуже розвигим апаратом нюху, що і дозволило їм зайняти нічну нішу, не зайняту в Новій Зеландії ссавцями. Деякі групи ссавців здійснили перехід у денну нішу. Оскільки ссавці, як правило, не розрізняють кольорів, у денних форм, таких як примати і білки, знову виробився колірний зір.

Оскільки використання зору й інших органів чуття розподілено в нічних і денних тварин по-різному, відповідно розрізняються і їхні комунікаційні сигнали. Якщо в угрупованні денних тварин має місце обмін різноманітними видимими сигналами, то нічні тварини, як правило, спілкуються за допомогою звуків і запахів. Тільки деякі групи комах використовують вночі світіння. У більшості випадків статеві феромони і закликальні пісні сповіщають про сексуальну готовність нічних тварин, подібно до форм залицання, розрахованих на зорове сприйняття, у денних видів.

З нічним чи денним способом життя пов'язані також морфологічні адаптації, що роблять тварин малопомітними для його ворогів чи жертв. Найкращі види захисного забарвлення спостерігаються в нічних тварин, які вдень залишаються нерухомими. Добре відомі приклади забарвлювання сов-дрімлюг, а також багатьох метеликів з візерунками на крилах, що нагадують кору тих дерев, на стовбурах яких вони сидять у денний час. Навпаки, відлякуюче забарвлення характерне для денних видів. Нічні види, у яких наявні маскувальні і відлякуючі ознаки, майже завжди мають тільки білі і чорні кольори – дикобрази, їжаки, борсуки.

Поділ у часі

Денний і нічний спосіб життя супроводжувався в ході еволюції появою складних спеціалізацій і адаптацій. На думку деяких авторів, поділ тварин на дві «зміни» – денну і нічну – пом'якшив конкуренцію за життєві

ресурси. Денні і нічні види можуть по черзі використовувати ті самі джерела їжі. Два види здатні загрозувати один одному голодом, навіть якщо вони харчуються в різний час. В останнє десятиліття підвищився інтерес до аналізу екологічних ніш у зв'язку з проблемою використання ресурсів у тваринних угрупованнях.

Все різноманіття вимірів екологічної ніші можна розділити на три головні групи: тип їжі, місцеперебування (простір) і час. Поділ видів у часі спостерігається рідко в порівнянні з харчовим чи просторовим розмежуванням. Тим часом ізоляція в часі все-таки існує і часом доповнює інші типи ізоляції. Наприклад, різні види метеликів у Коста-Риці відвідують те саме джерело їжі в різний час дня. Ступінь поділу видів в угрупованні стосовно визначеного життєвого ресурсу залежить від різноманітності цього ресурсу в навколишньому середовищі. Якщо є невелика кількість видів їжі, можливості харчового розмежування обмежені. Точно так само поділ за часом доби зв'язаний з вираженістю добових змін середовища. Добова ізоляція найчастіше спостерігається серед хижаків і наземних пойкилотермних тварин. Зміни абіотичних факторів, мабуть, зачіпають наземних холоднокровних тварин сильніше, ніж інших. Аналогічним чином часова різниця в доступності їжі відіграє більшу роль для хижаків, жертви яких мають власні ритми, ніж для травоядних з їхнім більш постійним джерелом їжі. Зі збільшенням числа конкуруючих видів можливості поділу в часі швидко зменшуються. Найважливіший поділ склався між днем і ніччю. Оскільки спеціалізація для денного чи нічного способу життя часто супроводжувалася істотними морфологічними, фізіологічними і поведінковими адаптаціями, у групах близьких видів рідко трапляються обидва типи.

Зсув часової ніші

Для зсуву ніші в часі необхідна індивідуальна гнучкість добового профілю активності. Якщо тварини здатні переміщатися за всією часу всередині своєї ніші під тиском внутрішньовидової конкуренції при підвищенні щільності популяції, то вони можуть робити це і під тиском міжвидової конкуренції. Даних про такі зсуви дуже мало. У гризунів у неволі було простежено зв'язок часового поділу за фазою рухливості із соціальним рангом тварини в групі. При зростаючій щільності популяції

тварини, як правило, розтягують денний час годівлі, що приводить навіть до меншого розмежування в часі, чим при більш низькій щільності популяції.

Пристосувальну мінливість добових ритмів активності, зв'язану не з конкуренцією, а з іншими факторами, добре ілюструють два феномени – сезонні зсуви фази і зсув під тиском хижаків. Неодноразово відзначалися випадки переходу мисливської дичини до нічного способу життя в результаті надмірно інтенсивного полювання в денний час. Такі зміни описані, наприклад, у європейського кабана і нільського крокодила на озері Вікторія.

Ще частіше відзначалася сезонна інверсія добових ритмів активності, – перехід від нічного способу життя влітку до денного узимку, як, наприклад, у деяких видів полівок і кажанів. У декількох видів річкових риб, що у сутінках годуються нічними безхребетними, влітку у високих широтах активність може стати цілком нічною, тому що ночі в цей час досить світлі, щоб вести полювання.

Рівень виду: розподіл активності протягом доби

Типова поведінка виду протягом доби являє собою послідовність дій, кожна з яких відбувається з різною частотою залежно від часу. Добові профілі можна одержати в природних умовах одним із двох способів – або спостерігаючи за окремою твариною безперервно протягом тривалого часу, або підраховуючи частоту здійснення різних поведінкових актів у популяції в різний час. Такі добові профілі поведінки отримані для зимуючої зграї чирків і для одного тетерева-самця. На різні форми активності приділяється різний час, що до того ж значно варіює залежно від функціонального стану організму і від зовнішніх умов.

Добування і споживання їжі

Регуляція споживання їжі теоретично заснована на рівновазі між енергетичними потребами організму і доступністю їжі, тобто між «потребою» і «стимулом». Для того, щоб зрозуміти хід добової кривої харчової мотивації впевненого виду, потрібно мати уявлення про ці фактори.

Метаболічні потреби накладають деякі обмеження на частоту прийому їжі і тому впливають на оптимальний час годівлі. У тварин звичайно можна виділити окремі періоди годівлі (більш-менш

безперервного споживання їжі), розділені проміжками. Кількість їжі, що з'їдається за один такий період, може бути обмеженою, наприклад, вмістом кишечника. Енергія одноразового годування, скажімо s Дж, використовується в обміні речовин зі швидкістю m Дж/ч. У такому випадку для підтримування енергетичного балансу (без обліку росту) необхідно їсти в середньому кожні s/m год. Відхилення від цього середнього рівня не повинні бути надто великими: процес травлення встановлює нижню межу для періодів між годівлею, а тому і максимальний інтервал може виявитися досить малим у порівнянні з довжиною добового циклу. Обмеження можливого терміну голодування стає особливо важливим, коли величина s/m мала. Це стосується, наприклад, дрібних теплокровних тварин з відносно високою інтенсивністю метаболізму m чи в тих випадках, коли величина s мала через низьку калорійність їжі. Дрібні птахи і ссавці, вага тіла яких менша 10 г, застосовують добову стратегію рівномірного споживання їжі вдень і вночі (наприклад, землерийки), або щодня впадають у заціпеніння, зберігаючи тим самим енергію в той час доби, коли добування їжі було б небезпечним чи малоуспішним (наприклад, колібрі, кажани і дрібні гризуни). Такі добові стратегії необхідні цим дрібним теплокровним тваринам, незважаючи на високу калорійність спожитої ними їжі (велике s). Інші види можуть пристосовувати режими годівлі до рівня калорійності їжі й енергетичних потреб. Наприклад, полівки, звичайно ведучи нічний спосіб життя, розтягують денний час годівлі у випадку малої поживності корму чи в період лактації, коли потрібна додаткова енергія.

Тварини в ході еволюції пристосували процес годівлі до того часу, коли очікується його найбільша ефективність. У денних видів часто спостерігається двовершинна форма кривої споживання їжі. Іноді ці піки приурочені до моментів найбільшої доступності жертви. Для денних тварин вечірній пік споживання їжі може бути адаптацією, спрямованою на створення запасу енергії перед нічним голодуванням. Ранковий максимум часто пояснювали загостренням голоду після ночі.

Принцип оптимізації часу годівлі найкраще ілюструють ті види, у яких є особливі форми поведінки, що дозволяють відокремити добування їжі від її споживання. Більшість тварин відразу з'їдає добуту їжу, хоча травлення не завжди настає негайно ж за проковтуванням. Деякі види створюють запаси їжі чи ховають її в тимчасових сховищах. Так, деякі

гризуни, наприклад хом'яки, збирають їжу тільки вночі, але частину запасують і з'їдають пізніше, у денний час.

Запаси їжі роблять не тільки травоядні тварини. До цього прагнуть хижаки, щоб використовувати надлишки від несподіваних джерел їжі. Отже два головних принципи, що визначають добовий ритм харчової поведінки: оптимізація відносно енергетичних нестач тварини (потреба) і до коливань доступності їжі (стимул).

Однак харчування не зводиться до одного лише одержання калорій. Тварини добре вміють вибирати їжу з урахуванням особливих потреб організму. Таке вибіркоче харчування теж може бути пов'язане з визначеним періодом доби. Наприклад, у курей споживання кальцію у години, що передують овуляції підвищується.

Щоденні переміщення і міграції

Денна чи нічна активність і відповідно спокій в іншу половину доби в багатьох видів пов'язані з регульованими добовими пересуваннями. Відпочинок і сон – це в основному пристосувальні форми поведінки, що зменшують витрату енергії і небезпеку бути з'їденим у той час доби, коли активність у кінцевому рахунку знизилася й ймовірність залишити потомство. Якщо місце активного добування їжі залежить від її розподілу в просторі, то місце для відпочинку вибирається за принципом зменшення ризику і витрати енергії. Ця відмінність приводить до необхідності регулярного пересування, принаймні два рази на добу. Таке пересування може зводитися, скажімо, до виповзання ящірок з укриттів на сонечко, але у своїй крайній формі це може бути далека міграція, як, наприклад, у шпаків, зграї яких можуть розсіюватися в радіусі до 80 км від загального місця зимової ночівлі. Витрати енергії на переліт у настільки далекі місця, видимо, виправдовуються зменшенням конкуренції на периферії загальної кормової ділянки. Крім того, на шляху назад можливий обмін інформацією про місця, багаті їжею, що є однією з переваг зграйного життя.

Одним з типів добових пересувань є вертикальна міграція багатьох тварин у неоднорідному по вертикалі середовищі. Прикладом можуть служити щоденні переходи диких кіз у горах і вертикальні переміщення безхребетних, таких як мурахи і гусениці, а також масові щоденні переміщення зоопланктону то нагору, то вниз в океанах і озерах по всій нашій планеті. У цій вертикальній міграції бере участь безліч видів з

найрізноманітніших таксономічних груп. Здебільшого це переміщення нагору, у поверхневі шари води ввечері і вниз – уночі. Такі пересування можуть бути засновані на ендогенних циркадіанних ритмах. Рослиноїдний зоопланктон завжди може знайти їжу в поверхневих шарах води. Тому його міграція на глибину на весь день приводить до тимчасового припинення харчування. Очевидно, ця втрата повинна компенсуватися якоюсь важливою перевагою. Згідно із широко розповсюдженою гіпотезою, міграція зоопланктону вглиб зменшує для нього ризик стати здобиччю хижаків, що полюють, користаючись зором, в освітленій ділянці води.

Птахи жертвують частиною часу для годівлі, щоб прибути до місця ночівлі засвітла. Однак два рази в рік вони раптом виявляють здатність до далеких перельотів уночі. Ця нічна активність знаходиться під ендогенним циркадіанним контролем, як було показано на прикладі горобиної вівсянки. При утриманні птахів у неволі ця активність виявляється як міграційне занепокоєння, що присвячене ендогенною програмою до періоду темряви. У цей час спостерігається особливий тип рухової активності («пурхання») і відмова від їжі.

Розмноження й онтогенез

Багато форм статевої поведінки і стадій розвитку у тварин приурочені з визначеним часом доби. Яскравим прикладом є пташині концерти на світанку. Самці співочих птахів у сезон розмноження звичайно заявляють про свої права на територію в період близько сходу сонця, з додатковим невеликим піком на заході. Ті години, коли, здавалося б, можна найкраще компенсувати нічне голодування щедрою годівлею, використовуються для територіальної демонстрації. Очевидно, ранкова територіальна поведінка важливіша, ніж задоволення метаболічних потреб.

Одна із найочевидніших функцій циркадіанних ритмів – синхронізація статей. Стратегію тетерева, у якого спарювання відбувається тільки у визначений час доби, використовують і багато комах. У комах з дуже коротким часом життя імаго, таких як поденки і комар-довгоніг, синхронна активність обох статей звичайно забезпечується синхронністю метаморфозу. У більш довгоживучих видів виробилися спеціальні механізми циркадіанної синхронізації. Самки нічних метеликів приваблюють самців, виділяючи статеві феромони. Синхронність

«закличної» поведінки самок і відповідної реактивності самців створює найкращі шанси для спарювання.

Рівень індивідуума: щоденні звички

Генетична структура виду складає основу для розгортання індивідуальної щоденної поведінки тварини. Вона відводить одну частину циркадіанного циклу для активності, іншу – для спокою, залежно від екологічного типу – денного, нічного, сутінкового чи аритмічного. У межах цієї загальної схеми генотип виділяє ту чи іншу частину циклу для особливих форм поведінки – добових пересувань, залицання, територіальних демонстрацій. Загальна структура адаптивної добової програми, що визначає фізіологічний стан (наприклад, вагу і температуру тіла) і готовність до різних форм поведінки, у вищих тварин строго фіксована. Однак у межах цієї загальної програми можливі пристосувальні варіації на основі індивідуального досвіду – прямого ознайомлення з циклами зовнішнього середовища.

Пам'ять на час у медоносній бджолі

При фіксованому режимі годівлі робочі бджоли повертаються до своєї годівниці приблизно в ту ж годину дня, коли там напередодні був цукровий сироп. Такі вильоти з вулика за їжею продовжуються якийсь час і за відсутності підкріплення. Крім того, медоносні бджоли легко навчаються прилітати до годівниці в ту годину, коли концентрація цукру в сиропі максимальна.

У багатьох квіток, що запилюються бджолами, виділення нектару чи наявність пилку виявляють добовий ритм. Для квіткових рослин вигідно залучати комах-запилювачів синхронно: ймовірність перехресного запилення зростає, коли комаха відвідує квітки одного виду підряд, одну за іншою. Бджолі теж вигідно зосередити роботу на квітках певного виду в період найбільшого вмісту в них нектару. На гречаному полі досвідчена бджола звичайно трудиться в період з 9 до 11 години ранку, коли виділяється найбільша кількість нектару.

До квіток бджоли прилітають у той час, коли ці квітки розкриті і пилок доступний. Поміщали на клумбу розкриті квітки маку після 10-ї години ранку, тобто тоді, коли в нормальних умовах пилку в них уже не

буває, і багато бджіл усе-таки відвідували їх. Однак ті з мічених бджіл, що колись були навчені прилітати на клумбу з маком у природний період цвітіння – з 5.30 до 10.00 години, тепер не з'являлися. Очевидно, вони поклалися на пам'ять про час, а не на повідомлення інших бджіл. Ці спостереження дозволяють припустити, що бджоли в природі дійсно використовують пам'ять на час, яка разом з індивідуальною чутливістю робочої бджоли до визначеного виду рослин («квіткова стабільність») дозволяє звести до мінімуму витрати енергії при пошуках корму. Пам'ять на час особливо полегшує використання бідних джерел їжі, тому що у вулик надходять повідомлення тільки про багаті джерела.

Хоча в основі пам'яті на час лежить ендогенна циркадіанна програма, вродженою може бути тільки сама періодичність. Деталі поведінки визначаються індивідуальним досвідом бджоли – тимчасовою послідовністю підкріплень, що одержуються ззовні.

Передбачення періодичної появи їжі

Пам'ять на час довго вважали цікавою особливістю, властивою тільки бджолам чи, у кращому випадку, тільки тим тваринам, що мають справу з періодичними джерелами їжі. Зараз, однак, з'являються все нові дані про те, що це, можливо, набагато поширеніше явище. Насамперед багато тварин при обмеженому часі годівлі виявляють підвищену активність незадовго до появи їжі (наприклад, пацюки, дрібні птахи, гамбузії). Така активність, можливо, означає не тільки підвищення загальної збудливості, а й справжнє чекання їжі. Наприклад, шпаки в клітках, привчені клювати кнопку й одержувати за це винагороду, щодня, з чотирма годинними інтервалами, починають клювання трохи раніше терміну. Такі фази підвищеної харчової мотивації в період очікуваної появи їжі можуть бути корисні в тих випадках, коли ефективність харчової поведінки передбачуваним чином міняється протягом доби.

В інших випадках доступність різних джерел їжі змінюється протягом доби по-різному, і тоді в різний час вигідно використовувати найбільш перспективне у даний момент джерело. Наприклад, чорні дрозди і шпаки можуть відвідувати визначені місця своїх володінь саме в той час,

коли там відзначається добовий пік вильоту комах. У деяких виняткових випадках пам'ять на час, ймовірно, використовується для взаємної синхронізації окремих осіб. Так, наприклад, зайчиха відвідує своїх дитинчат тільки раз на добу і залишається з ними всього 5-10 хвилин. Для того, щоб погодувати сосунців, вона щодня повертається до того місця, де вони були народжені. Перший час зайчата залишаються в цьому місці цілодобово, але, підростаючи, вони розбрідаються вдень все далі. Проте щоночі, незабаром після заходу, виводок збирається на кілька хвилин для того, щоб разом посмоктати молока. Точний час годівлі в кожній родині може бути свій, але він залишається досить постійним з дня у день. Така поведінка дозволяє припустити, що хоча у всіх зайчат харчова мотивація ввечері підвищується, саме індивідуальне тонке настроювання забезпечує одночасний збір усього сімейства у визначеному місці: точна взаємодія поведінки, часу і місця гарантує дитинчатам найбільшу безпеку.

Стратегія звичок

Розкриття механізмів пам'яті на час тільки починається. Зрозуміло, що індивідуальна адаптація добової програми поведінки відповідно до минулого досвіду передбачає навчання, пам'ять і мотиваційний контроль. Значним кроком в експериментальному вивченні цього феномена було відкриття факту періодичності в прояві результатів окремих тренувань. Наприклад, у пацюків, навчених визначеним реакціям пошуку їжі чи ігнорування, спостерігалися значні піки в результатах дослідів через 24, 48 і 72 години після тренування. Чи пов'язане пригадування з циркадіанним годинником? Якщо так, то можна сказати, що й у природних умовах підкріплення якоїсь реакції буде підвищувати ймовірність її повторення після 24 годин.

Яким би не був конкретний механізм такої періодичності, її пристосувальне значення залежить від передбачуваності змін середовища, тобто від кореляції між часом настання визначених подій у різні дні. Іншим важливим фактором для тварини є можливість отримувати потрібні відомості безпосередньо, замість того, щоб покладатися на вчорашній досвід. Чим більшу роль відіграє внутрішнє програмування поведінки в часі, тим більша ймовірність появи індивідуальних щоденних звичок, тобто повторення з дня у день однієї і тієї ж послідовності дій. Було зібрано

чимало випадкових спостережень щодо таких звичок, але в природних умовах це явище систематично не вивчалось. Це цілком зрозуміло: для спостереження за щоденними звичками потрібно стежити за однією твариною протягом декількох днів, безперервно реєструючи її дії. З введенням у практику радіопередавачів, що прикріплюються до тварини, можна підвищити інтерес до тривалого спостереження за окремими особами.

Індивідуальні щоденні звички майже не були предметом експериментального аналізу. Тим часом вони стоять у центрі проблеми адаптивного значення циркадіанних ритмів. Подальші дослідження повинні бути спрямовані на з'ясування того, якою мірою поведінка тварини протягом доби визначається прямими реакціями на зовнішні стимули і якою мірою вона запрограмована – або загалом, однакова для усього виду, або шляхом тонкого пристосування в результаті минулого досвіду і навчання.

ЛЕКЦІЯ № 6

ОРІЄНТАЦІЯ В ПРОСТОРІ

ЗА ДОПОМОГОЮ ГОДИННИКА

Один із самих очевидних проявів ритмічності поведінки – це періодичні зміни рухливості (локомоторної активності). Однак локомоція як величина векторна характеризується не тільки кількістю (частотою чи швидкістю), але і напрямком, і вона неминуче змінює відносини між твариною і її оточенням. У деяких випадках, коли періодично змінюється внутрішній стан організму, що впливає на кількість його рухів, і у всіх випадках, коли він впливає на їхній напрямок, цей ритм безпосередньо торкається орієнтації тварини в просторі. Такі ефекти дійсно існують і мають важливе пристосувальне значення.

Біологічний годинник і орієнтація за небесними світилами

Використання небесних тіл для орієнтації на поверхні Землі може бути корисним з кількох причин:

1) Сонце і Місяць – об'єкти, які легко розпізнати в будь-якому оточенні і положення яких можна визначити, навіть не володіючи високорозвиненим зором;

2) унікальність небесних орієнтирів, а також сталість їхнього вигляду дозволяє дуже широко їх використовувати, що було б неможливо у випадку земних орієнтирів;

3) велика віддаленість небесного тіла дозволяє, рухаючись під постійним кутом до нього, зберігати прямолінійний шлях, а не рухатися по спіралі, як звичайно буває в тих випадках, коли тварина покладається на досить близький орієнтир;

4) теоретично небесні тіла можна використовувати не тільки для визначення і підтримки напрямку в просторі, але і для того, щоб з'ясувати положення спостерігача на поверхні Землі.

Однак поряд з цими перевагами небесні тіла як орієнтири мають той недолік, що їхнє положення на небосхилі змінюється залежно від добового обертання планети, пори року і географічної широти місцевості. Але оскільки їх переміщення строго періодичне, воно може бути компенсоване, якщо є хронометр. Виникає питання: чи використовується з цією метою біологічний годинник, і якщо так, то яким чином він включений у механізм орієнтації і які межі його застосування?

Сонце як орієнтир. Сонячний компас з поправкою на час

Компасна реакція на світло чи фотоменотаксис у класичному уявленні означає, що тварина протягом деякого часу рухається під постійним кутом щодо джерела світла. Цим джерелом може бути сонце, що легко показати в природних умовах за допомогою дзеркала. Однак сонячний компас з поправкою на час – це не тільки використання сонця як орієнтира, але й облік його добового руху. Для того щоб підтримувати постійний курс, тварина повинна відповідним чином періодично змінювати кут свого менотаксису. Такого роду орієнтація за сонцем була виявлена в багатьох членистоногих і хребетних.

Екологічний контекст. У більшості випадків пристосувальне значення сонячного компасу очевидне. Основні області його застосування:

1. Тварини, що живуть на межі двох середовищ (наприклад, на берегах морів, рік і озер), прагнуть рухатися в напрямку до цієї межі, якщо перемістити їх у той чи інший бік від неї. Така поведінка відома в ракоподібних, павуків, комах і амфібій.

2. Тварини, що, як правило, годуються далеко від свого «дому», повинні відшукувати дорогу туди і назад. У деяких подібних випадках використовується сонячний компас; найвідомішим і найбільш вивченим прикладом служить медоносна бджола.

3. Тварини, що здійснюють далекі міграції, повинні довгий час рухатися в одному напрямку. Здається ймовірним, що птахи, риби і комахи під час міграцій використовують сонячний компас. Було показано, що в птахів він складає одну з частин навігаційної системи, яка використовується при хомінгу (поверненні до гнізда).

Залежність від циркадіанної фази. Бокоплави, якщо їх перенести зі смуги прибою на сухе місце, намагаються повернутися назад. Вони визначають потрібний напрямок за кутом щодо Сонця, а цей кут протягом дня неперервно змінюється, так що різниця між ранком і вечором складає близько 180°; але тварини зберігають досить постійний напрямок щодо свого земного оточення.

У тому випадку, коли періодична зміна кута орієнтації підпорядковується циркадіанному осцилятору, варто очікувати, що фаза цього ритму буде залежати і від штучного режиму освітлення (СТ). Тоді зрушення фази СТ – циклу повинно викликати відповідне зрушення фази ритму орієнтації. Після цього в природних умовах, орієнтуючись за Сонцем, тварина повинна певним чином відхилитися від свого звичайного курсу.

Ці результати збігаються з уявленнями про те, що в орієнтації за Сонцем беруть участь циркадіанні годинники, але ще не доводять цього: для досягнення того ж ефекту досить було б піщаних годинників, які запускаються світлом. Проте було показано, що в постійних умовах ритми орієнтації виявляють вільний перебіг, синхронний з ритмом рухової активності, тобто виявляють усі властивості, характерні для циркадіанної періодичності.

Ритм орієнтації може знаходитися в різній фазі щодо циркадіанних годинників, завдяки чому компас тварини може бути по-різному орієнтований. Фаза ритму орієнтації і напрямок компаса можуть бути генетично закріплені в популяції, що було виявлено, у бокоплавів літоральної зони. Однак частіше цей ритм буває досить гнучким, тому що організмам треба пристосовуватися до різної орієнтації щодо берегів озер і річок чи швидко змінювати напрямок, на шляху до різних кормових територій чи іншої місцевості.

Форма кривої орієнтації і визначаючі її фактори. Криві, що відбивають добовий ритм орієнтації по сонцю, можуть бути дуже різними. У денний час вони більш-менш точно відповідають кривій азимута Сонця, що значно змінюється залежно від широти місця і пори року.

Яким чином тварини погоджують свої криві орієнтації з різними траєкторіями руху Сонця? За даними Ліндауера, кожна бджола, для того щоб компенсувати рух світила, повинна побачити хоча б частину його шляху. Для кращої орієнтації за Сонцем тварина повинна оцінити визначені зовнішні стимули, можливо, у зв'язку з річними ритмами. Цей процес настроювання міг би залежати від таких параметрів, як:

- 1) довжина фотоперіоду;
- 2) зміни азимута Сонця щодо якогось земного орієнтира;
- 3) висота Сонця;
- 4) безпосереднє сприйняття видимого руху Сонця.

Такого роду впливу були відзначені в ряді експериментів, однак весь їхній комплекс ще в достатній мірі не вивчався; ймовірно, у різних груп тварин діють різні механізми. Такого ж розходження ритмів орієнтації за Сонцем виявляються й у нічні години.

Двостороння навігація за Сонцем. Після того, як був відкритий сонячний компас, з'явилася приваблива ідея пояснити не тільки орієнтацію при русі в одному напрямку, але і дивну здатність птахів повертатися до своєї домівки (хомінг) за Сонцем, подібно до того, як це здавна робили моряки. Було запропоновано безліч гіпотез сонячної навігації. Незважаючи на розходження в деталях, усі вони були засновані на загальному принципі:

тварина повинна дуже точно оцінити висоту і рух Сонця, а потім по пам'яті порівняти ці дані з тим, що вона спостерігала в рідній місцевості в той самий час доби. Для такого порівняння потрібно мати досить точний біологічний годинник.

Хоча в птахів добре розвинуті сенсорні здібності, необхідні для точної оцінки положення Сонця, вони, очевидно, не використовуються при пошуку напрямку домівки. Причиною цього може бути те, що живі системи не здатні досить точно вимірювати час, оскільки тут потрібна значно вища точність і надійність, ніж для випадку орієнтації за сонячним компасом. Тим часом тварини усе-таки використовують і Сонце при поверненні додому. Очевидно, воно необхідне лише для компаса, що складає тільки одну з частин багатоорієнтованої навігаційної системи.

Місяць як орієнтир

Місячний компас з поправкою на час був описаний для бокоплава. За деякими даними, він існує й в інших членистоногих, а також в амфібій.

Протягом ночі бокоплави змінюють кут руху щодо Місяця таким способом, як вдень щодо Сонця. Однак при цьому вони не можуть просто використовувати ті ж самі циркадіанні годинники, оскільки видимий рух Місяця кожену добу запізнюється приблизно на 50 хв, чи на 12° . (Швидкість руху Місяця становить $14,5^\circ$, а Сонця – 15° за 1 год. Можливі щонайменше три способи врахувати рух Місяця:

1. Крім звичайних циркадіанних (сонячних) годинників, тварини мають припливні (місячні) годинники, що синхронізовані такими зовнішніми факторами, як наприклад місячне світло чи припливи, з періодом 24,8 год.

2. Використовуються циркадіанні годинники, але калібрування місячного азимута щодня зрушується на 12° . Кожні 30 діб (тобто через один місячний цикл) відновлюються майже колишні співвідношення. Для того, щоб звиряти цей цикл і уникнути дрейфу, механізм щоденного зсуву фази повинний знаходитися під контролем 30-добового навколومیсячного ритму.

3. Так само, як у пункті 2, але зрушення калібрування виробляється не автоматично, а у відповідь на який-небудь зовнішній стимул, наприклад на форму місячного диска, на час сходу чи заходу Місяця, чи на висоту азимута Місяця в момент заходу Сонця.

Експериментальні дані дозволяють виключити останній варіант, тому що він припускає механізм піщаних годинників, що працюють лише протягом однієї ночі. Тим часом, за деякими даними, правильна компенсація руху Місяця відбувається навіть після 11–20 днів ізоляції від зовнішніх сигналів, в умовах повної темряви.

Зоряні орієнтири

На сьогодні точно встановлено, що принаймні птахи здатні орієнтуватися за зірками, визначаючи і підтримуючи напрямок свого компаса. У цьому випадку повстають зовсім інші проблеми, ніж при місячній орієнтації. Невелике розходження між сонячною і зоряною добою (4 хв) може відігравати незначну роль, хоча саме воно приводить до сезонних змін картини зоряного неба, що теж ускладнює ситуацію. Можливо, велике значення має розходження самих орієнтирів: замість одного виділеного об'єкта (Сонця чи Місяця) тварини повинні сприймати складний візерунок, який складається з величезного числа крапок. З одного боку, це начебто робить орієнтацію за зірками складнішою, ніж за Сонцем і Місяцем. Але, з іншого боку, якщо вирішена проблема розпізнання зображень, механізм орієнтації тут може зовсім не враховувати видимого руху зоряного неба. Кожен школяр знайде Полярну зірку без усяких годинників, у той час як для орієнтації за Сонцем годинник необхідний. Знання деяких сузір'їв (наприклад, Великої Ведмедиці) і їхнього положення щодо полярної осі дозволяє знайти північний напрямок, незалежно від положення зоряного неба, а виходить, незалежно від доби і сезону. Незалежний від часу механізм у випадку орієнтації за зірками був би дуже корисний, тому що криві зміни азимуту, що залежать від змін окремих зірок, міняються набагато більше, ніж криві для Сонця.

Перші досліди, проведені в планетарії, вказували на деяку залежність компаса від часу. Однак у всіх наступних експериментах зрушення фази біологічних годин чи еквівалентні зміни картини штучного зоряного неба не впливали на вибір птахами напрямку польоту. З іншого боку, спостерігалася залежна від часу зміна напрямку стосовно окремого джерела світла, що нагадує зірку. Таким чином, роль циркадіанних ритмів в орієнтації за зірками ще не до кінця зрозуміла, але все-таки вона, очевидно, менш важлива, ніж при орієнтації за Сонцем.

У ряді досліджень перевірялася можливість орієнтації за зірками при польоті туди і назад, але вона не одержала переконливого підтвердження.

Інші аспекти періодичних змін орієнтаційної активності

При орієнтації за небесними світилами тварини повинні періодично змінювати свій курс щодо орієнтирів, щоб зберігати постійний напрямок щодо земної поверхні. Однак потрібні напрямки чи відстані на Землі теж можуть періодично змінюватися, що повинно також приводити до змін курсу.

Періодичні зміни напрямку

Зміна напрямку на зворотний. Для багатьох тварин улюблені місця, а очевидно, і напрямки, що ведуть до них, чергуються протягом доби. Це може виявлятися в почерговому пересуванні «від домівки» і «до домівки» чи в чергуванні позитивного і негативного фототаксису чи геотаксису і т. п. У багатьох випадках поведінка змінюється безпосередньо у відповідь на коливання факторів середовища і не має відношення до зміни часу. В інших випадках, однак, напрямок, якому надається перевага, змінюється навіть у постійних умовах, подібно до вільноплинних циркадіанних ритмів.

Такі зміни напрямку можливі і протягом року, як, наприклад, у випадку міграції птахів навесні і восени. За даними Емлена, у птахів вони залежать від фотоперіоду. Поки не відомо, чи може цей ритм зберігатися у вільноплинному стані протягом декількох років.

Поступова зміна напрямку. Крім ритмів поведінки при орієнтації за небесними світилами, про регулярні зміни напрямку протягом доби мало що відомо. Невеликі зрушення можуть бути наслідком неповного обліку зсуву небесних орієнтирів. Тим часом поступова зміна напрямку міграцій протягом тижнів і місяців, очевидно, має пристосувальне значення і може розглядатися як прояв ендогенної періодичної програми.

За деякими даними, у нижчих хребетних і в голубів, що повертаються додому, незначні зміни напрямку корелюють з місячним циклом. Біологічний зміст цих явищ залишається незрозумілим.

Періодична зміна пересування

Добова крива рухливості (наприклад, її двовершинність) не робить прямого впливу на орієнтацію, оскільки вона не залежить від напрямку руху. Але в окремих випадках можуть існувати кращі напрямки, і тоді пройдена відстань може залежати від рівня активності.

Більш очевидним є існування кращих напрямків у річному циклі перелітних птахів, а також зв'язана з ним двовершинна крива міграційного занепокоєння. Якщо всі переміщення (чи хоча б якась їхня частка) мають один напрямок, то місце, якого досягне тварина, залежить від її рухливості. Птахи, які здійснюють переліт уперше в житті, можуть знаходити місця зимівлі за допомогою своєї векторної орієнтації, де потрібна відстань задана у вигляді тривалості й інтенсивності міграційного занепокоєння. Таким чином, можна припустити, що обидва параметри міграції – і напрямок, і відстань – включені в ендогенну річну програму.

ЛЕКЦІЯ № 7 РИТМИ ПРАЦЕЗДАТНОСТІ

Вимірювання ритмів працездатності

Розглянемо дані про циркадіанну періодичність одного з аспектів поведінки, який можна назвати працездатністю. Під ним ми розуміємо показники ефективності при виконанні різних завдань, що вимагають здійснення потрібних рухів у результаті сприйняття і переробки головним мозком визначеної сенсорної інформації.

Складність як сенсорних, так і рухових компонентів завдання, а також труднощі його виконання можуть бути різні; однак для дослідження циркадіанної періодичності дотепер звичайно використовували порівняно прості завдання. Правда, варто визнати, що навіть найпростіше, на перший погляд, завдання насправді наймовірно складне, і ми ніколи не можемо з упевненістю сказати, які саме психічні процеси насправді опосередковано відбиваються на отриманому показнику. Необхідно також відзначити, що

дослідження можливих ритмів працездатності в людини пов'язане з труднощами, які відсутні при аналогічному дослідженні фізіологічних процесів. Можливо причина в тому, що виконання завдання – дія довільна. Тому видимі коливання ефективності можуть частково (чи навіть цілком) відображати просто коливання мотивації, а зовсім не справжню працездатність.

Інша проблема – це втома, що виникає при виконанні самого завдання. Навіть найбільш стійко мотивованій людині важко досить довго підтримувати високу продуктивність. Звичайно цю проблему вирішують, обмежуючи як тривалість кожного випробування, так і загальне їх число.

У той час, як втомлюваність знижує працездатність, повторне тренування, навпаки, поліпшує виконання цього завдання. Ефект тренування позначається навіть на найзвичайніших діях, включених у тестову ситуацію. Хоча цей ефект можна (теоретично) виключити шляхом досить складних обчислень, проблему частіше вирішують таким чином: виконати завдання достатнє число раз до початку експерименту з метою переконатися, що ефект від додаткового тренування буде дуже малим. Недолік цього способу – те, що дуже важко підтримувати мотивацію (чи уникати стомлення) протягом досить тривалого періоду.

Ефекту тренування, зрозуміло, можна уникнути, даючи завдання кожному досліджуваному всього один раз. У цьому випадку кожного часу доби для вимірювання середнього рівня працездатності використовується окрема група випробуваних. Однак труднощі підбору рівноцінних груп (скажімо, за здібностями чи за властивостями особистості), як правило, роблять цей підхід нездійсненним.

Нарешті, часто не враховується та очевидна обставина, що працездатність – це, за визначенням, функція тільки активної людини. Під час сну робота неможлива. Тому одна третина будь-якого шуканого ритму не буде представлена в результатах експерименту незалежно від використовуваних методик. Отже, при дослідженні циркадіанних коливань типових показників працездатності ми можемо мати у своєму розпорядженні лише неповні дані.

Залежність від часу доби

Коливання розумової працездатності в період неспання вивчалися щонайменше протягом останніх 100 років. Ще Еббінгауз у 1885 р. відзначив, що запам'ятовування безглузких складів зазвичай швидше відбувається ранком – на його думку, через те, що «у більш пізні години розумові сили і чутливість знижені». З іншого боку, Бехтерев стверджував, що психічні процеси вранці сповільнені, а ввечері – прискорені, причому швидкість їх протікання мінімальна в післяобідній час. Про таке післяобіднє зниження говорив також Крепелін, який пов'язував його з прийомом їжі. Докладно вивчивши «криву працездатності», він теж помітив підйом у ранкові години, але відзначав, що зниження, яке спостерігалось, і слідові явища «аж ніяк не свідчили про втомлюваність», оскільки вони «зникали протягом 2-3 годин, навіть якщо робота продовжувалася».

Втома була визнана важливим фактором, хоча його конкретний прояв у часі залишався спірним. Гейтс, робота якого була зв'язана головним чином з питаннями шкільного розпорядку, відзначив, що вранці усі криві працездатності збігаються (тобто працездатність підвищується приблизно до полудня). Але після полудня «були виявлені характерні розходження»: «власне інтелектуальні» процеси досягають свого максимуму в середині дня і значно знижуються після ленчу, тоді як переважно «рухові» функції виявляють «безперервний підйом ефективності протягом усього шкільного дня».

Лерд, досліджуючи студентів, виявив майже безперервне протягом дня погіршення результатів при вивченні ряду психічних функцій, включаючи пам'ять. Висновок про те, що різні дослідники одержували всі чотири можливі форми кривої працездатності (неухильний підйом; неухильний спад; підйом, потім спад; спад, потім підйом), рівносильний твердженню, що визначеного профілю взагалі не існує.

Є думка, що «більшість кривих працездатності можна зблизити з відомими 24-годинними кривими температури тіла, якщо ігнорувати відхилення піка в ту чи іншу сторону від середини післяобіднього часу». Ґрунтуючись на цьому паралелізмі, припускають існування причинного зв'язку між температурою тіла і працездатністю. Але, зрозуміло, проста кореляція – ще не доказ причинних відносин.

В експериментах Блейка, проведених з молодими військовослужбовцями, найвищі показники при виконанні завдань на «швидку переробку інформації» спостерігалися близько 21 години, хоча в більшості випадків відзначався, крім того, ранковий пік. З іншого боку, було виявлено, що в єдиному істинно «когнітивному» тесті, що давав істотно різні результати («числовий тест» на короткочасну пам'ять), о 21-ій годині ефективність, навпаки, знижувалася до мінімуму.

Погіршення короткочасної пам'яті, яке спостерігав Блейк, виявилося й у наступних роботах. Передбачення про те, що в тестах, що включають як швидку переробку інформації, так і використання короткочасної пам'яті, проявиться деяка проміжна динаміка протягом дня, було підтверджено при дослідженні елементарного логічного мислення. Результати такого роду пояснювали підвищенням рівня активності протягом дня, а можлива роль втомлюваності, про яку згадували попередні дослідники, як правило, недооцінювалася.

Більшість завдань, що використовувалися в згаданих вище роботах, містили лише мінімальний руховий компонент. Деякі дослідження з руховими тестами, проведені останнім часом, в основному підтверджують зроблений раніше висновок про те, що цей вид працездатності досягає максимуму наприкінці дня. Зрозуміло, чим ближче завдання до суто рухового, тим у більшій мірі показник її виконання відбиває фізіологічний стан, а не справжню працездатність, і тому такі експерименти мають менше відношення до ритмів психічних процесів.

В цілому отримано досить даних про те, що час впливає на виконання широкого кола завдань різної складності і з різною часткою участі рухових процесів. Очевидно, більшість змін, що спостерігаються, можна віднести до одного з трьох типів:

- 1) загальний безперервний підйом працездатності протягом більшої частини дня;
- 2) початковий підйом, за яким відбувається загальне зниження;
- 3) два піки, розділені спадом після полуденного прийому їжі.

Поки не зрозуміло, якою мірою на криві, що простежуються, впливає втомлюваність. Незрозуміло також, чи дійсно це фрагменти циркадианних ритмів чи просто результат змін у рівні активності, що можуть бути викликані як періодичними, так і неперіодичними факторами. Доведено лише те, що це не епізодичні відхилення, тому що на великій

кількості матеріалу було показано, що вони зберігаються, не затухаючи, протягом 12 днів і навіть довше.

Цілодобові дослідження

Було проведено кілька цілодобових досліджень, тому що із суто практичної точки зору часто буває важливо знати, чи знижується вночі конкретний вид працездатності (навіть якщо важко було б довести зв'язок змін, що спостерігаються, з якоюсь коливальною системою організму).

Ці роботи фінансувалися військовими відомствами, тому що зрозуміло, що в системах оборони надзвичайно важливо забезпечити високий рівень готовності в будь-які години доби. Була досліджена працездатність у рядового складу військово-морського флоту по цілим рядом тестів; деякі тести імітували дійсні обов'язки моряків в умовах частой зміни вахт, звичайної на військових кораблях. Рівень працездатності в тестах, що вимагають швидкої переробки інформації, виявився вищим під час післяполудневих і вечірніх вахт у порівнянні з ранковими. Під час нічних вахт (перед більш пізнім сном чи після скороченого сну) ефективність у таких тестах була знижена, а час реакції збільшився. Якщо середні показники по окремих вахтах відкласти на одній 24-годинній шкалі, то існування циркадіанного ритму працездатності стає дуже правдоподібним.

Крім військових організацій, цілодобова динаміка працездатності цікавить тих, хто складає графіки робіт по змінах. Робітники (на відміну від лабораторних випробуваних) змушені працювати більш-менш безперервно по 8 і більше годин як у нічні, так і в денні зміни; на підставі результатів описаних вище експериментів можна очікувати, що їх працездатність у першому випадку буде нижчою. Дослідження помилок у записах робітників трьох змін на газовому заводі показало, що працездатність у реальній виробничій діяльності в нічні години справді знижена; дані, об'єднані по всіх трьох змінах, виглядали як чітко виражений добовий ритм. Однак розмах варіацій при порівнянні змін може бути замаскований частковою адаптацією робітників до зміни режиму сну і неспання за час тривалої роботи в нічну зміну. Тому більш точних оцінок величини циркадіанних змін можна чекати в тих випадках, коли такої адаптації не відбувається (наприклад, при швидкому чергуванні змін, коли, скажімо, людина працює

тільки дві ночі підряд). При швидкому чергуванні змін (2–2–2), знайшли дуже великий (40 %) добовий перепад працездатності в завданні на швидку переробку інформації. Отже у результаті цілодобових досліджень створюється враження, що існують регулярні добові варіації працездатності, що, очевидно, відображають циркадіанні ритми психічних процесів, подібні до ритмів фізіологічних функцій. Однак багато досліджень проводилися в таких умовах (як, наприклад, позбавлення сну чи робота по змінах), що самі по собі могли створювати ритмічність. Питання не в тім, чи бувають циркадіанні (цілодобові) варіації працездатності, – це і так ясно, – а в тім, чи зумовлені ці варіації (чи ті, що спостерігаються тільки в денний час) справжньою ендогенною періодичністю процесів, які лежать у їх основі. Відповісти на таке питання дуже важко, але вивчення реакції ритмів працездатності на зміну фази часозадавача проливає деяке світло на цю проблему.

Вплив зсуву фази часозадавача

Один зі способів виявити ендогенність фізіологічного ритму, що спостерігається, полягає в тому, щоб перевірити, чи дійсно він не може одразу ж змінити фазу при різкому зсуві фази часозадавача. У відношенні ритмів працездатності це перевірялося неодноразово. Деякі дослідження проводилися в ізолюваних камерах, де зсув фази задавався простим переведенням годин, інші – у «нормальних» умовах, коли змінювався тільки розпорядок сну – неспання. Крім того, був проведений ряд спостережень за ритмами працездатності до і після перельотів через кілька годинних поясів.

Міллс і Форт вимірювали працездатність до і після переведу годинника на 8 год. уперед та назад при виконанні тестів на викреслювання в ізолюваній камері. Відновлення попередньої фази працездатності відбувалося швидше після випередження, ніж після затримки. Крім того, час, необхідний для перебудови, був більшим, коли сон припадав на час між 8 і 16 годинами (як буває звичайно при роботі в нічну зміну), ніж тоді, коли він приходився на проміжок від 16 години до опівночі. У першому випадку, як правило, змінювалася звичайна послідовність сну, роботи і відпочинку, і ритм повинний був пристосовуватися так само і до цього.

У зв'язку з такими експериментами виникає питання про ефективні часозадавачі для циркадіанних ритмів людини, у тому числі для ритмів

працездатності. Незалежно від того, чи є для людини вирішальним стимулом цикл освітлення, важливу роль, очевидно, відіграють і соціальні фактори; тому очікується, що у випадку, коли група людей змушена працювати вночі, а спати вдень при нормальних інших умовах, повинен виникнути конфлікт між соціальними часозадавачами, зв'язаними з життям усього населення, з одного боку, і з самою групою – з іншого. Тому при соціальній ізоляції ритми повинні перебудовуватися швидше, ніж у звичайному міському середовищі. Тим часом в експериментах Х'юза і Фолкарда виявилось, що навіть у групі, що цілком позбавлена контактів із зовнішнім світом (але зі збереженням нормального фізичного часозадавача) не усі вивчені ритми працездатності перебудовуються через 10 днів після 8-годинного зсуву фази циклу сну і неспання. З іншого боку, ступінь перебудови в цілому все-таки був значно більшим, ніж при дослідженні нічної зміни в звичайному соціальному оточенні. Швидкість перебудови ритмів працездатності після зсуву фази різна для різних завдань. Зсув циклу сну і пильнування призвів до значно більшої перебудови фази для ритму виявлення сигналу в порівнянні з ритмом швидкості обчислень.

Результати цих досліджень свідчать про те, що припущення про однакову швидкість перебудови всіх ритмів працездатності настільки ж невинуватиме, як припущення про їхню спільну фазу.

Коли люди швидко перетинають на літаку кілька годинних поясів, усі часозадавачі (як фізичні, так і соціальні) одночасно зрушуються на однакову величину. Така ситуація, ідеальна для доказу ендогенної природи ритмів, зрозуміло, використовувалася саме з цією метою щодо різних фізіологічних функцій. Однак за ритмами працездатності таких досліджень дуже мало.

В одній серії експериментів Клейн встановив, що для повної перебудови фаз ритмів працездатності, як правило, потрібно більше п'яти днів. Після перельоту в західному напрямку (тобто затримки фази) перебудова відбувалася в середньому швидше, ніж після перельоту на схід (тобто випередження фази).

Дані, отримані при перельотах, узгоджуються з результатами експериментального дослідження: ритми різних показників працездатності перебудовувалися з різною швидкістю. На думку авторів, велику роль тут може грати ступінь складності завдання; вони висунули також гіпотезу про

те, що швидкість перебудови кожного ритму в такій ситуації частково залежить від його стабільності до польоту: чим більш чітко виражений ритм, тим довше він перебудовується.

Було показано, що середні ритми ефективності в тесті на увагу (критерії: виявлення сигналу і час реакції) і в завданні з обчисленнями перебудовувалися практично миттєво, відразу після 8-годинного перельоту на схід. Так що в цілому картина залишається неясною. Для того, щоб з'ясувати, чи можна вважати ритми працездатності справді ендогенними, потрібні подальші експерименти.

Зсув фази часозадавача приводить до істотної перебудови ритмів працездатності. Однак зміна амплітуд і навіть якоюсь мірою фаз цих ритмів може бути викликана зовсім іншими факторами, навіть при незмінному часозадавачі.

Мотивація, оточення й індивідуальні відмінності

Найважливіша проблема контролю мотивації при дослідженні ритмів працездатності в людини вже згадувалася. У спеціальних експериментах зі спрямованою зміною психічного стану було чітко показано його істотний вплив на ритми працездатності.

Припущення, що пізні піки були зумовлені «ефектом кінця роботи», означає, що на денні коливання працездатності могла впливати мотивація. Експерименти показали, що зміни мотивації дійсно можуть впливати на амплітуду денного ритму в тесті на викреслювання букв. Використавши те, що усі випробувані в групі були добре знайомі один з одним, він підвищив мотивацію, негайно повідомляючи кожен індивідуальний результат у присутності всіх членів групи. Це привело до виникнення духу суперництва між випробуваними і зменшило середній розмах коливань протягом дня до недостовірного рівня. Ефект від підвищення мотивації особливо помітний у ті години, коли працездатність відносно низька (рано-вранці і після полуденного прийому їжі), але практично відсутній в «оптимальні» години (21 година).

Чайлс продемонстрував також «пригнічуючу» дію підвищеного рівня мотивації на амплітуду циркадіанних варіацій працездатності при дослідженні залежності її від різних режимів роботи і відпочинку, якому піддавалися різні групи випробуваних під час тривалої ізоляції в макеті

кабіни космічного корабля. У цих дослідженнях варіації протягом дня були виявлені за декількома показниками; однак ці варіації виявилися несуттєвими в групі випробуваних, котрим попередньо показали криві, отримані в інших групах, і дали завдання напружувати усю свою волю щораз, коли вони почувають деяке зниження робочого тону. Таким чином, їх просили намагатися уникнути спадів кривої працездатності, тобто виключити добові коливання. Той факт, що випробувані справилися із завданням, показує, що при розгляді результатів будь-якого експерименту необхідно враховувати тестову ситуацію і що ризиковано поширювати якінебудь висновки з однієї популяції випробуваних на іншу.

На ефект мотивації впливає така характеристика особистості, як екстравертивність чи інтравертивність. Встановлено, що ефект підвищення мотивації сильніше виявляється в “екстравертів”, чим у “інтравертів”. Але навіть за відсутності навмисно створених розходжень у мотивації інтраверти відрізняються від екстравертів. Принаймні фаза кривої працездатності для тестів на швидку переробку інформації доводить ранкову перевагу інтравертів. Ця ранкова перевага інтравертів підтверджується у дослідженнях з тестом на викреслювання букв, але лише в тому випадку, коли випробувані працювали в умовах ізоляції – по одному. При груповому тестуванні розходження між двома типами особистостей зникало, що ще раз свідчить про важливість факторів оточення. Блейк, використовуючи той же тест, зміг виявити усередині однієї групи випробуваних не тільки позитивну кореляцію між інтравертивністю і працездатністю вранці, але також негативну кореляцію ввечері. Дослідження окремих членів групи тут теж проводилося в умовах ізоляції.

Був виявлений також зв'язок між властивостями особистості і ритмами деяких фізіологічних показників (особливо температури тіла). Встановлене розходження фаз температурного ритму в екстравертів й інтравертів значно сильніше виражене в людей з невротичними симптомами. Пізніше було показано, що навіть ці невеликі особистісні розходження можуть призводити до досить стійких істотних розходжень у здатності ритму пристосовуватися до зрушення фази часозадавача. Наприклад, після перельоту через вісім годинних поясів ритми в невротиків-інтравертів не перебудовувались зовсім, а в невротиків-екстравертів майже цілком перебудовувались. Крім того, було показано, що нічні доглядальниці,

які належать до типу невротиків-інтравертів, виявляють за перший день роботи в нічну зміну значно менше пристосування ритмів, ніж невротики-екстраверти.

Ці спостереження разом з даними про більшу мінливість з дня у день температурної кривої в екстравертів у порівнянні з інтравертами дозволили висунути гіпотезу про те, що система ритмів, принаймні в невротиків-екстравертів, має власний період більше 24 годин. Часткове підтвердження цієї гіпотези можна розглянути в даних Лунда про те, що в невротиків спостерігається велика тенденція до десинхронізації ритмів при тривалій «ізоляції від часу». Іншим поясненням може бути менша фізіологічна (і психологічна) лабільність невротиків і (чи) інтравертів, а тому і менша схильність їхніх ритмів реагувати на зовнішню обстановку, звичну чи незвичну.

У відношенні іншого фізіологічного ритму – частоти пульсу в спокої – показано, що підвищення цього показника після ситного обіду в інтравертів значно менш виражене, чим у екстравертів, а в невротиків-інтравертів, очевидно, зовсім відсутнє. Відзначалося також, що особи останнього типу виявляють найменший післяобідній спад у тесті з простими обчисленнями. Однак через мале число випробуваних статистична вірогідність цих розходжень між невротиками-інтравертами й іншими особами за фізіологічними показниками і працездатністю ще не можна вважати встановленою; це ж стосується даних про більше зниження здатності до обчислень у невротиків-інтравертів після далекого широтного перельоту.

Зі сказаного вище випливає, що працездатність при виконанні різноманітних завдань істотно змінюється в період неспанья, а показники, отримані в нічний час, коли випробуваний звичайно спить, так співвідносяться з денними показниками, що змушують припускати існування циркадіанного ритму якихось процесів, що впливають на працездатність. Доведено, що фаза, амплітуда і конкретна форма цієї циркадіанної кривої можуть залежати в більшій чи меншій мірі від багатьох факторів, які діють окремо чи разом. До цих факторів належать: завантаження пам'яті при виконанні завдання, прийоми їжі, рівень мотивації, тип особистості випробуваного й оточення загалом. Очевидно, на

динаміку показників, що спостерігаються, впливає і втома, хоча не цілком ясно, яким саме чином.

Лабораторні експерименти в спеціальних ізольованих камерах зі штучними часозадавачами, а також дослідження зсувів фази після перельоту через кілька годинних поясів істотно підкріпили гіпотезу про те, що ритми працездатності, подібно до ритмів фізіологічних процесів, за своєю природою ендогенні. Однак не можна сказати, що ми істотно наблизилися до виявлення «психічних» («mental») процесів, відповідальних за ці ендогенні варіації; настільки ж далекі ми від з'ясування їхнього зв'язку з яким-небудь конкретним циклом фізіологічних станів.

ЛЕКЦІЯ № 8

ПРИПЛИВНІ І МІСЯЧНІ РИТМИ

Біологічні ритми рухової активності, розмноження й інших форм поведінки можуть бути узгоджені не тільки з добовими і сезонними змінами навколишнього середовища, але також із припливами і місячним циклом. Тварини, що живуть у припливній зоні, постійно зіштовхуються з підвищенням і зниженням рівня води, а також, на деяких узбережжях, з особливо високими сизигійними припливами, які повторюються двічі кожен місячний місяць. На суші й у дрібних прісних водоймах нічні тварини можуть реагувати на періодичні зміни яскравості місячного світла, і деякі з них синхронізують свою активність з місячною добою (24,8 год.) чи навіть з визначеними фазами місячного місяця. Під впливом припливів і місячного світла в процесі еволюції виробилися різноманітні припливні і місячні ритми. Ми розглянемо:

1) пристосувальне значення припливних і місячних ритмів у зв'язку з флуктуаціями умов середовища;

2) різноманітність механізмів («годинників»), що синхронізують життєдіяльність організму з визначеними характеристиками припливів чи місячного світла;

3) сполучення двох різних «годинників», що створює складну часову програму.

Припливні ритми. Умови середовища в літоральній зоні

Припливи створюються гравітаційними і відцентровими силами, зумовленими рухом і відносним положенням Землі, Місяця і Сонця. Хоча величини цих сил і їх вплив у часі добре відомі для будь-якої точки земної кулі, розрахувати їх дію хоча б у невеликій морській затоці і на підставі цього передбачити припливи вздовж узбережжя дуже важко. Справа в тім, що тут мають значення різні топографічні і фізичні фактори, такі як площа і глибина океанічних басейнів, а також величина і напрямок постійних і припливних течій. Тому фактична картина припливів має складну часову структуру, що міняється вздовж узбережжя і по всій земній кулі. Однак точні тривалі спостереження над місцевими припливами дозволили виділити більше 100 гармонік, що дає тепер можливість гідрологам впевнено передбачати рівень води практично в будь-якій ділянці Землі за спеціальними таблицями, що складаються кожного року. Розрізняють три основних типи припливів.

Півдобові припливи переважають на узбережжях Атлантичного океану, Північного моря й у деяких районах Індійського океану. Їх період складає близько 12,4 год. Вода звичайно піднімається і спадає двічі за добу з приблизно однаковою амплітудою. Амплітуда цих припливів міняється протягом синодичного місяця (від молодого місяця до молодого, період 29,53 дня), оскільки припливна сила досягає максимуму в сизигіях, коли Земля, Місяць і Сонце лежать на одній прямій, тобто поблизу з'єднання (молодий місяць) чи протистояння (повний місяць). Мінімальна величина припливної сили збігається з фазами першої і третьої чвертей, коли напрямок на Сонце і на Місяць утворює прямий кут (квадратуру). Таким чином, зміни амплітуди утворюють півмісячний (синонім: напівсинадичний) цикл, що відповідає зміні фаз Місяця. Для сизигійних припливів характерний одночасно найвищий рівень припливу і найнижчий рівень відпливу, що повторюються кожні 14 чи 15 днів (у середньому через 14,76

дня) приблизно через 1–2 дні після молодого чи повного місяця. Квадратурні припливи з відносно малою амплітудою відбуваються близько місячних чвертей.

Для добових припливів характерні лише один підйом і один спад води на добу під час найбільшої амплітуди припливних коливань. Періоди визначаються головним чином двома складовими припливної сили, одна з яких має період 25,8 год., а інша – 23,9 год. Добові припливи спостерігаються на узбережжях Мексиканської затоки, у Південно-Східній Азії та біля берегів Нової Гвінеї.

Змішані припливи відбуваються вздовж більшої частини узбережжя Тихого океану, біля берегів Австралії та у районах Карибського й Аравійського морів. Для них характерні явна нерівність амплітуд послідовних припливів і проміжків між ними, що створює складний профіль коливань рівня води. Крім того, змішаним припливам властиві великі географічні і сезонні розходження.

Припливи і відпливи впливають на розподіл організмів у літоральній зоні, тому що частота і тривалість оголення дна, які зростають від субліторалі до супраліторалі, впливають на різні організми по-різному. Зв'язаний з цим вертикальний розподіл водоростей і сидячих тварин корелює на більшості узбереж з чотирма основними переломними моментами припливного циклу. Середні рівні високої і низької води при квадратурних припливах визначають власне літоральну зону, де затоплення чергується з осушенням щодня. Середній рівень низької води при сизигійних припливах обмежує знизу субліторальну зону, сама нижня смуга якої оголюється лише раз у два тижні, тоді як середній рівень високої води при сизигійному припливі визначає верхню межу супраліторалі, крайня смуга якої може майже до двох тижнів залишатися оголеною.

Одночасно з підйомом і спадом води змінюються різноманітні зовнішні фактори: характер середовища (водне чи повітряне), перемішування води (що корелює з турбулентністю, підводними звуками і вібрацією – в час підйому води вони виражені сильніше, ніж при її відступі), гідростатичний тиск (0,1 атм. на кожен метр водяного стовпа), температура (яка корелює з розходженнями між поверхневими і глибокими шарами води, між повітрям і водою і, крім того, сезонна і добова зміна температури),

інтенсивність світла і його спектральний склад, зміни солоності та розходження в хімічному складі води і, нарешті, наявність хижаків.

Адаптація поведінки в зв'язку з припливами і відливами

Літоральна фауна відрізняється великою різноманітністю градацій між водним і суходутним способом життя. Більшість видів має морське походження – тут представлені майже всі типи морських тварин. Набагато менше, але все-таки значне число видів походить від наземних форм: це морські комахи, павукоподібні і багатоніжки, що живуть у припливній смузі в ущелинах, у калюжах на скельному ґрунті чи на дні, аж до субліторалі. Під час відпливу птахи і навіть деякі плазуни можуть збиратися в припливній зоні для пошуків їжі. Більшість постійних мешканців літоралі – донні тварини. Значно менше вивчені літоральний планктон і нектон, а також планктонні личинкові стада багатьох представників бентосу, тому що кількісні спостереження в припливних потоках незначні.

Важливо те, що тварини припливної зони звичайно спеціалізовані за своїми конкретними поведінковими адаптаціями – пристосовані або до водної обстановки під час припливу, або до наземної – під час відпливу. Тому надійна синхронізація різних форм поведінки з припливами має селективну цінність.

Локомоторна активність. Більшість форм активності, що спостерігаються, зв'язані головним чином з харчуванням. У деяких бігаючих амфіпод і жужелиць, активних на оголеному березі, рухливість, крім того, обмежена нічним часом, що може бути адаптацією до тиску з боку ворогів (птахів) і до інших факторів середовища (світла, температури). Однак слід зазначити, що активність, узгоджена з припливами, може бути також пов'язана з територіальною поведінкою, з місцевою дослідницькою (орієнтаційною) поведінкою і зі спарюванням.

Міграції. Переміщення до берега і від берега на мілководдя відповідно до припливу і відпливу спостерігалися в камбали й інших, не настільки численних риб, у піщаного краба і креветки. Крім правильного вибору часу міграції при відпливі та припливі і закопування в ґрунт при низькій воді, повинні існувати ще реакції, орієнтовані на напрямок і швидкість струменів, що притікають і відтікають.

Орієнтаційні рухи, погоджені з припливними течіями, спостерігаються також у мігруючих риб, що проходять через естуарій у річку, на шляху до місць нересту. Є дані, що молодняк вугра може розрізняти приливні і відливні течії за запахом. В одного з видів креветки на пізній личинковій стадії ендогенні припливні годинники були виявлені при утриманні личинок у проточній воді шляхом безперервної реєстрації напрямку плавання: дійсно, у природі ці личинки мігрують з місць, де вони виводяться, у напрямку до берега.

Дрейф планктону, погоджений із припливами, був докладно досліджений на прикладі веслоногих рачків у протоках, що утворюються біля припливної зони в області солоних маршів. Під час припливу ці тварини збираються поблизу дна, де щільна океанська вода рухається швидше ніж більш легка вода затоки. Пристосувальне значення такої орієнтованої поведінки полягає в тому, що вона забезпечує дрейф планктону на поверхню за течією і перешкоджає його розсіюванню в поверхневих водах протоки.

Хомінг. Виняткові здібності до хомінгу, погодженого з припливними пересуваннями, властиві молюскам-блюдечкам. У лабораторних експериментах було показано, що ці тварини повертаються до місць свого існування шляхом, відзначеним хімічними речовинами, причому ця міграція відбувається під час відпливу.

Зміна забарвлення. Рух пігментів у хроматофорах багатьох мешканців морської літоралі може відповідати добовому ритму: пігменти розсіюються в денний час, а вночі концентруються (краби). Такі добові ритми можуть видозмінюватися в денний час синхронно з припливами, навіть у постійних лабораторних умовах.

Розмноження. Слід зазначити, що статева і репродуктивна активність літоральних організмів теж повинна бути добре узгоджена з припливами; не тільки тому, що вона, як правило, пов'язана з підвищеною рухливістю, але також і через пристосованість часу розмноження до визначеної припливної ситуації.

Місячні ритми. Умови середовища, пов'язані з фазами Місяця

Місяць впливає на умови середовища двома дивними способами – це світловий вплив уночі, головним чином при повному Місяці, і гравітаційний, який викликає припливи. І місячне світло, і припливи можуть позначатися на поведінці тварин, а також на їх розвитку, у результаті чого складаються важливі видоспецифічні адаптації до нічних чи припливних умов.

Місячне світло і припливи. Видиме місячне світло – це сонячне світло, відбите від поверхні Місяця, майже з тим же спектральним складом, але зрушеним за інтенсивністю в червону область. Порівняно слабке місячне освітлення (0,2 лк і менше) змінюється залежно від фаз Місяця, тривалості перебування Місяця над горизонтом, висоти Місяця і погодних умов. Розподіл інтенсивності місячного світла протягом синодичного місяця в тропічних широтах порівняно постійний, якщо не вважати невеликих сезонних змін часу сходу і заходу Місяця. На більш високих широтах існують складні сезонні зміни, пов'язані з висотою Місяця і моментами його сходу і заходу. Як правило, повний Місяць максимально піднімається над горизонтом приблизно на таку ж висоту, як Сонце, на півроку раніше.

Термінологія. Термін “місячний ритм” може бути використаний, з одного боку, для позначення усіх видів біологічних ритмів, зв'язаних з Місяцем:

1) місячнодобового (двоприпливного), що відповідає періоду 24,8 год. між двома послідовними кульмінаціями Місяця;

2) напівмісячного ритму (сизигійного), що відповідає періоду 14,76 год. між двома відпливами (послідовними сизигіями);

3) місячного циклу (синодичного), зв'язаного з періодом синодичного місяця, що складає 29,53 доби. З іншого боку, місячними можна називати тільки місячні ритми. З метою уникнути непорозумінь надалі використовуються терміни, визначені вище, тому що вони зрозумілі кожному.

Місячно-ритмічні адаптації в поведінці

Місячнодобові ритми в наземних тварин. Можливий вплив місячного світла на нічну активність наземних тварин, на що вказує багато випадкових спостережень, найкраще можна продемонструвати, якщо тримати тварин у клітках для реєстрації активності протягом декількох

місяців при природному освітленні. Таким шляхом було встановлено, що нічне занепокоєння деяких птахів підвищувалося в сезон міграцій разом з нічним місячним освітленням. Чіткі місячнодобові ритми, що відповідають періодам місячного світла, спостерігалися в тропічних нічних ссавців. У нічної мавпи нічна активність при слабкому місячному світлі підвищувалася, а у трав'яного кажана, навпаки, знижувалася; в інших видів кажанів відзначалися проміжні типи активності. На підставі записів, отриманих у лабораторних умовах, можна припустити, що профіль активності в цих тропічних тварин визначається головним чином циркадіанними годинниками, але модулюється ззовні характерною для даного виду прямою реакцією на місячне світло, що підсилює чи пригнічує прояв активності.

Ознаки ендогенно контрольованого місячнодобового ритму були виявлені в нічній активності мурашиного лева. Глибина ямки, у якій він сидить, змінюється з місячнодобовим ритмом: вона стає більшою в період повного Місяця. Оскільки ця активність, крім того, обмежена нічним періодом, поєднання добового і місячнодобового ритмів створює місячнодобовий ритм. Місячний ритм зберігається в лабораторних умовах при постійній темряві (протягом двох циклів) і піддається зсуву фази на півмісяця при інверсії світлового режиму (СТ 14:10).

Модуляція активності місячним світлом, можливо, значно поширена в нічних тварин (вона відома, наприклад, у кенгурового пацюка, вугрів, нічних бджіл та інших сутінкових і нічних комах).

Місячнодобові ритми в популяціях комах. Вилів комах, які злітаються на світло, виявив місячні флуктуації в польотній активності і кількості багатьох видів веснянок, двокрилих і метеликів. Більшість цих даних отримано в тропічних широтах Африки, але деякі у більш високих широтах, наприклад в Австралії і Флориді. Можливе пояснення цих флуктуацій як артефакту, викликаного зміною відносної яскравості пастки стосовно фонового місячного освітлення, було ретельно перевірене і відкинуто, принаймні для деяких видів. З 37 видів комах, досліджених у районі озера Вікторія, тільки в чотирьох спостерігалася явна ритмічність. Було висловлено припущення, що місячний ритм, принаймні в деяких популяціях, зумовлений місячним ритмом виходу імаго і розмноження, тому що в деяких видів час життя імаго порівняно короткий – декілька днів і

навіть менше, як у поденок. Вони виходять з лялечок і рояться протягом п'яти днів повного Місяця, коли ранній схід Місяця продовжує сутінки, що дозволяє цим короткоживучим сутінковим комахам спарюватися і відкладати яйця, незважаючи на короткий, всього лише 30-хвилинний період сутінків у тропіках. Місячний ритм виходу імаго підтримувався в лабораторних умовах 10 діб після того, як німф перевели в постійну темряву, а в двох особин навіть на 6 тижнів, що свідчить про можливе існування ендогенної місячної компоненти.

Місячні ритми чутливості до світла. Якщо дрібну прісноводну рибку *Lebistes reticulatus* при постійній темряві освітлювати з одного боку точковим джерелом світла, вона орієнтує свою дорсовентральну вісь відповідно до кута між світловим і гравітаційним стимулами («дорсальна» реакція на світло). Цей кут відбиває миттєву суб'єктивну чутливість до світлового впливу. Тривалий час реєструючи цей кут, виявили його явні флуктуації, що відповідають змінам суб'єктивної чутливості риби. Протягом декількох років ці флуктуації корелювали в окремі періоди з місячним місяцем (максимум чутливості до жовтого кольору в період повного Місяця), а в інші періоди спостерігалася протилежна залежність чи не було ніякої регулярної модуляції. У додаткових короткочасних спостереженнях був виявлений тільки циркадіанний, але не місячнодобовий ритм, отже, місячна ритмічність не була зумовлена поєднанням циркадіанної і місячнодобової складових. Припустили, що місячний ритм чутливості відображає екзогенну регуляцію якимись невідомими впливами Місяця, оскільки дія місячного світла, гравітації, атмосферного тиску і магнітного поля виключена. Для того, щоб з'ясувати, чи дійсно ці довгострокові флуктуації залежать від впливу Місяця, чи вони зумовлені ендогенно (подібно до менструального циклу в жінок) і лише час від часу випадково стають синхронними з місячним місяцем, – для цього необхідні подальші спостереження при постійних, а також експериментально змінюваних умовах.

Півмісячний і місячний контроль часу розмноження

Приклади поведінки тварин на морських узбережжях і в тропічних озерах. У деяких літоральних форм, що живуть на узбережжях з півдобовими чи змішаними припливами, спостерігалися як півмісячні, так і

місячні ритми розмноження, пов'язані з чергуванням високих і низьких припливів. Важливо відзначити, що, незважаючи на щоденне запізнювання припливів, при обох типах припливів будь-яка фаза припливного півдобового циклу кожні 14–15 днів припадає на ту саму годину доби, і це продовжується протягом усього року, тому що щоденне запізнювання на 0,84 год. приводить до затримки на 12,4 год. за кожен 14,76 добовий цикл. Таким чином, будь-яка конкретна припливна ситуація на певній ділянці узбережжя повторюється в ту ж годину доби кожні 2 тижні. Наприклад, середній час післяобіднього відпливу в дні з високими припливами на берегах Гельгоlanda в Північному морі відхилявся від табличних передбачень не більше ніж на 2 хв. У літоральних видів з півмісячним чи місячним ритмом розвитку і поведінки, зв'язаного з розмноженням, виробилися пристосування до таких припливних ситуацій. Довгострокові біологічні ритми забезпечують не тільки зустріч партнерів для спарювання, але також визначену припливну ситуацію, сприятливу для розвитку яєць чи личинок на ранніх стадіях.

Відомий черв палоло, що живе в південній частині Тихого океану, відрізняється строгим сезонним обмеженням місячного ритму. Одночасне скупчення епітокних сегментів і викид гамет у відкрите море відбувається в останній місячній чверті наприкінці жовтня чи на початку листопада в основному протягом однієї ночі.

Розмноження в лабораторних умовах. Докази взаємодії ендогенних складових з екзогенними сигналами часу можна одержати лише в експериментах при контрольованих лабораторних умовах. Вперше це вдалося Хауеншильду. Він індукував місячний ритм роїння поліхети *Platynereis dumerilii*, незалежний від фаз Місяця, імітуючи місячне світло в штучному 24-годинному циклі освітлення кожні 30 діб протягом декількох послідовних ночей. Тим же способом вдавалося індукувати напівмісячні ритми в бурої водорості *Dictyota dichotoma* (одночасний викид гамет). Контроль півмісячного ритму місячними сигналами часу вказує на існування важливого ендогенного компонента, що визначає період ритму.

Стійкі місячні ритми. Дані про існування ендогенних годинників з періодом, близьким до періоду природного циклу розмноження, були отримані у двох серіях експериментів при незмінних умовах (досліди із синхронізованими культурами і досліди, у яких асинхронну популяцію

піддавали дії синхронізуючого стимулу тільки один раз, так що зовнішня інформація про місячний період була відсутня). За вільноплинним ритмом популяції можна сказати, що він відбиває ендогенний довгочасний ритм окремих осіб. Цей ендогенний механізм годинника забезпечує періодичність початку метаморфозу і розмноження тільки з напівмісячними чи місячними інтервалами. Величина вільноплинного періоду – властивість, характерна для даної популяції. За аналогією з циркадіанними, чи добовими, явищами період ендогенного вільноплинного ритму був названий місячним (circalunar) у випадку місячного ритму й напівмісячним (circasemilunar) у випадку напівмісячного ритму.

ЛЕКЦІЯ № 9

РІЧНІ РИТМИ (ЗАГАЛЬНА ПЕРСПЕКТИВА)

Явище сезонності

Середовище життя більшості організмів піддається глибоким сезонним змінам. Буквально всі важливі для життя фізичні фактори, такі як температура, тривалість дня і кількість опадів, – змінюються протягом року настільки сильно, що більшості рослин і тварин довелося виробити спеціальні адаптивні стратегії, щоб протистояти цим змінам. Найбільш очевидний прояв необхідності такої адаптації – те, що багато видів біологічної активності частково чи цілком приурочені до найбільш сприятливих пір року. Це стосується, наприклад, розмноження, час для якого «розраховано» так, щоб розвиток потомства припадав на сприятливий період, тобто на кінець весни чи літа. Інші сезонні явища включають поведінкові, фізіологічні і морфологічні адаптації, пов'язані із суворими зимовими чи екстремальними літніми умовами; це періоди спокою,

діапауза, сплячка і міграція. Такі процеси індивідуального розвитку, як зміна шкіри, вовни чи пір'я часто вклинюються між розмноженням і зимівлею. Крім того, багато фізіологічних показників, наприклад рівень основного обміну чи швидкість росту, безперервно змінюються протягом року як прямий чи непрямий наслідок сезонних змін середовища.

Оскільки сезонні розходження зовнішніх умов звичайно зростають зі збільшенням географічної широти, річна ритмічність особливо чітко виявляється в організмів, що населяють помірні і полярні зони. Вдалі приклади можна знайти серед річних циклів розмноження: розподіл шлюбних сезонів у птахів на різних широтах. В екваторіальних районах птахи, що висиджують яйця, зустрічаються протягом усього року незалежно від сезону. З іншого боку, у північній і південній півкулях у широтах, вищих приблизно 30°, розмноження відбувається в сприятливі весняні і літні місяці. Крім того, сезон розмноження в обох півкулях починається пізніше і стає більш чітко визначеним у міру збільшення широти відповідно до запізнювання і скорочення тривалості найкращого весняно-літнього періоду. Загальні закономірності для помірних і полярних кліматичних зон характерні не тільки для птахів у цілому (і багатьох інших тварин), а й для більшості окремих рядів, родин і навіть видів птахів. З іншого боку, в тропіках це маскується об'єднанням даних про птахів різних систематичних і екологічних категорій. Хоча є дані, що вказують на безперервне розмноження тропічних птахів загалом, проте окремі види часто виводять пташенят з визначеним річним ритмом. Різні екологічні групи можуть розмножуватися в різний час, і географічні варіації тут зазвичай набагато краще виражені, ніж у помірній і полярній зонах, внаслідок чого сумарний сезон розмноження збільшується.

У тропіках розмноження птахів звичайно пов'язане із сезонним розподілом опадів. Як правило, птахи, що населяють тропічні дощові ліси з рясними зливами, мають тенденцію виводити пташенят у більш сухі місяці. Мешканці районів з одним дощовим і одним сухим сезоном розмножуються в період дощів, тоді як у районах із двома вологими і двома сухими сезонами деякі види розмножуються лише в один з обох дощових періодів. Серед останніх є види з двома розділеними популяціями, що розмножуються в різний час, а особи деяких видів здатні приводити потомство двічі на рік, тобто розмножуватися з періодичністю. Важливо відзначити, що всі ці узагальнення дуже гіпотетичні. Насправді все набагато

складніше через безліч винятків. Наприклад, хоча багато птахів будують гнізда в дощовий період, окремі екологічні групи віддають перевагу сухому сезону (хижі і деякі рибоїдні види).

В більшості тропічних районів розмноження птахів організоване на основі річного (чи піврічного) ритму, але є кілька видів, у яких цикли розмноження зовсім не пов'язані з річною ритмічністю середовища. Класичним прикладом служить темна крачка, що виводить пташенят кожні 10 місяців. Подібні цикли з періодами, коротшими за рік, були виявлені й в інших тропічних морських птахів, а також у двох видів горобиних птахів у тропічних дощових лісах Борнео.

Місцевість, де спостерігався справді аритмічний профіль розмноження, – це деякі посушливі райони, особливо в пустелях Центральної Австралії. Тут багато видів водоплавних і горобиних зграй відкладають яйця лише після дощів, час випадання яких майже непередбачуваний. Подібна, хоча і менш виражена тенденція відзначається в посушливих районах Південно-Західної Африки.

Хоча щорічне розмноження може бути найбільш яскравим проявом річної ритмічності, що ілюструє різноманітність профілів і їх географічні варіації, такі ж загальні закономірності властиві і багатьом іншим явищам, таким як міграції, зимова сплячка і діапауза. Разом ці сезонні функції утворюють в особини річну карту фаз, що порівнюється з циркадіанними картами фаз. Очевидно, що деякі з цих процесів неминуче виключають один одного, тому що вони несумісні за часом чи в ергономічному відношенні (наприклад, розмноження і міграція); інші пов'язані між собою (наприклад, міграція і нагромадження жиру). З цього випливає, що будь-яка еволюційна стратегія сезонних пристосувань повинна враховувати не тільки різні вимоги до умов середовища, що необхідні для цих видів активності, але й їхню взаємну залежність. Річний профіль, який спостерігається, загалом завжди буває складним компромісом між реакціями на безліч різноманітних факторів добору.

«Суттєві» фактори в контролі річних ритмів

Хоча важко буває з'ясувати різноманітні зовнішні і внутрішні залежності, які визначають весь річний цикл того чи іншого організму, все-таки можна сказати, що природний добір сприяє генним комплексам тих осіб, які виявляють визначену активність у найбільш сприятливий для неї

час. Ті змінні параметри середовища, що у ході еволюції створювали селективний тиск, який обмежує час даної активності визначеною порою року, можна назвати «суттєвими» факторами. Ці фактори можуть бути дуже різними залежно від виду організмів і сезонної активності; навіть один тип сезонної активності може контролюватися декількома такими факторами.

Одним з основних «суттєвих» факторів для розмноження вважають наявність багатих харчових ресурсів, достатніх для вирощування потомства і для відновлення додаткових енерговитрат батьків. Цю думку підкріплює той факт, що у всіх вивчених видів сезон розмноження збігається з найбільшим доступом до їжі. Наприклад, у деяких птахів Аляски, у яких пташенята вилуплюються точно в той час, коли виводяться двокрилі комахи – їх головна їжа. Якщо пташенята спізнюються до цього терміну, то багато з них гинуть. На їжу як «суттєвий» фактор для розмноження вказують також річні цикли тих птахів помірної зони, які не виводять пташенят навесні: усі вони пристосовані до їжі, що стає доступною в інші сезони. Наприклад, сокіл Елеонори, що живе на дрібних островах Середземного моря, виводить пташенят головним чином у серпні і вересні; він годує їх дрібними горобиними птахами, які перетинають Середземне море в цей період – час осінньої міграції.

Їжа – головний, але, звичайно, не єдиний «суттєвий» фактор для розмноження. У деяких видів птахів час розмноження залежить також від наявності місць гніздівлі. Птахи, що гніздяться в траві, будують гнізда не на самому початку сезону, а після того, як трава виросте настільки, щоб бути укриттям. У тропіках птахи, що гніздяться по берегах рік (ластівки, бджолоїди, зимородки), часто розмножуються наприкінці посушливого періоду, коли рівень води низький і тому можна знайти більше місць для гніздівлі. У багатьох арктичних птахів розмноження, приурочене (принаймні частково) до періоду танення снігу і льоду. Інші фактори середовища, що впливають на розмноження, зв'язані з хижаками, конкуренцією і т. п.

ЛЕКЦІЯ № 10

РІЧНІ РИТМИ В ЛЮДИНИ

Сезонні ритми фізіологічних функцій

Вивчення сезонної ритмічності фізіологічних процесів у людини почалося на рубежі століть, коли один з піонерів у цієї галузі – Маллінг Хансен (1886) – вперше описав періодичні зміни швидкості росту в дітей, а Ліндхард (1917) протягом року вимірював показники дихання, включаючи вміст CO_2 в альвеолярному повітрі, у себе самого в умовах Арктики (76°46' п. ш.). Ліндхард прийшов до висновку, що виявлена ним періодична чутливість дихального центра до CO_2 була «обумовлена насамперед зміною інтенсивності сонячного світла». Слід відмітити роботи Дорно (1919), що вимірював сезонні коливання ультрафіолетової радіації, і Раддера (1952), що докладно розглянув розвиток скелета і процесів метаболізму в зв'язку з впливом ультрафіолетових променів на організм. Хильдебрандт уже зміг перерахувати більше тридцяти фізіологічних показників, у яких були описані сезонні ритми.

Коливання швидкості розвитку в німецьких, шведських і шотландських дітей більш-менш подібні – у всіх випадках збільшення росту значно прискорюється навесні чи на початку літа, а крива збільшення ваги, як правило, має два максимуми. Аналогічні криві збільшення ваги отримані для туберкульозних хворих – з протилежними фазами в північній та південній півкулях і характерною залежністю амплітуди від широти місцевості. Майже у всіх статтях з цього питання автори відзначають, що на швидкість росту впливають у першу чергу світло і температура навколишнього середовища. Однак Сендерс відзначив, що припущення різних авторів про дію факторів не можна вважати досить обґрунтованими. Здається ймовірним, що на це впливає цілий ряд факторів – температура, світло, харчування, спосіб життя, захворювання. Весняне підвищення рівня гемоглобіну теж приписують впливу сонячного світла, але Коултхард, ґрунтуючись на даних досліджень, заперечує: «...В усіх відомих мені описах відзначається, що рівень гемоглобіну починає підвищуватися десь між

груднем і січнем. І які б не були причини цього, зрозуміло, що до них не може відноситися вплив сонячного світла чи тепла».

Коливання екскреції кортикостероїдів стали основою для висновку, що низька температура середовища стимулює роботу наднирників, а висока пригнічує її, але через те, що часто спостерігались бімодальні профілі вмісту кортизолу в плазмі крові було також висловлене припущення, що стимулюючу дію може мати і висока, і низька температура. Хоча криві кортизолу плазми менш однотипні, чим криві виділення його із сечею, все-таки, очевидно, ритмічність (можливо, бімодальна) тут існує, так само, як і у випадку тестостерону плазми. Для ілюстрації різноманіття явищ, у яких вивчалися сезонні варіації, можна згадати менструації, поріг виникнення зубного болю, пильність залізничних машиністів. Тому навряд чи можна сумніватися в тім, що організму людини властиві сезонні ритми. Ці ритми, цілком можливо, взаємодіють з циркадіанними ритмами, що приводить до систематичних змін циркадіанних фаз чи амплітуд середніх рівнів. Такі зміни циркадіанних параметрів були встановлені для виділення електролітів із сечею, оральної температури, концентрацій кортизолу та гормону росту в плазмі і народжуваності. Однак варто пам'ятати про можливість помилково прийняти за прояв річної ритмічності прості зрушення циркадіанної фази без змін середнього (циркадіанного) рівня тієї чи іншої змінної. З іншого боку, сезонні зміни циркадіанних параметрів цілком можуть відбивати зміни в способі життя (спосіб життя ескімосів). При з'ясуванні причин сезонних змін у фізіології людини не має сенсу обговорювати питання, в якій мірі ці зміни обумовлені ендогенними ритмічними процесами. Якщо в людини, як і у тварин, є циркануальна (приблизно річна) система ритмів, все ж залишається питання про природу зовнішніх факторів (часозадавачів), які керують цією системою. Часткову відповідь дають статистичні дані.

Смертність, самогубства і частота зачать

Статистичні дані щодо загальної смертності, числа самогубств і народжуваності (з яких виводиться частота зачать) збиралися для багатьох країн. Первинні дані по місяцях нормалізувалися на 30-денні умовні місяці і потім переводилися у відсоток відхилень від середньорічного значення. Сезонні ритми чітко виділяються у всіх трьох випадках, але криві

розрізняються за амплітудою і за сезонами максимумів і мінімумів. При подальшому аналізі з них виводили два параметри: акрофазу, тобто час максимуму (з точністю до місяця), і відносну – амплітуду-відхилення максимального значення від середньорічного (у відсотках). Криві з двома і більше максимумами (як наприклад, криві кількості самогубств у Швеції в 1956–1959 роках і частоти зачатъ в Італії в 1968–1972 роках) виключалися, а при одному невеликому додатковому максимумі (як правило, в грудні – частота зачатъ у Швеції) дані оброблялися за типом одновершинних кривих.

Довгострокові тенденції в змінах акрофази й амплітуди

Амплітуда ритмів самогубств у другій половині минулого сторіччя в ряді європейських країн і в Японії була вищою за 25%, а потім у більшості цих країн стала повільно зменшуватися. На відміну від цього акрофаза майже не змінювалася: протягом ста років максимальна кількість самогубств припадала на травень чи червень. Слід зазначити, що сталість фази і неухильне зменшення амплітуди ніяк не були зв'язані з абсолютним числом самогубств.

Дані щодо частоти зачатъ розбили умовно на три групи. У деяких європейських країнах амплітуда коливань була невелика вже наприкінці минулого століття, але акрофази повільно зсувалися від травня до липня. В інших країнах амплітуда ритмів зменшувалася (особливо круто в Японії), а акрофаза, що припадала на квітень-травень, залишалася сталою. У скандинавських країнах амплітуда залишалася постійною на проміжному рівні, у той час як акрофаза досить сильно запізнювалася вже в 1920 році.

У статистиці смертності за останні 50 років переважало зниження амплітуди з поступово все більш раннім настанням акрофаз. Очевидно, тільки в деяких країнах ні амплітуда, ні акрофаза не змінювалися. (Нагадаємо, що в даних про смертність враховуються летальні випадки усіх хвороб, а від різних хвороб, як відомо, частіше вмирають у різні періоди року. Тому зрушення акрофази загальної смертності може просто відбивати зміни в частці різних причин смерті).

Можна стверджувати так:

1. Сезонні ритми числа самогубств, частоти зачатъ і смертності точно існують.

2. Хоча мають значення і соціально-культурні фактори, важко заперечувати біологічну основу всіх трьох ритмів, особливо якщо врахувати наявність у деяких з них чіткої і незмінної за положенням акрофази.

3. У навколишньому середовищі повинні бути такі фактори, що або самі породжують зазначені ритми, або виступають синхронізаторами ендогенних навколорічних ритмів. Цей зв'язок особливо очевидний у ритмів з однією і тією ж акрофазою у всій північній півкулі, фази яких не змінювалися протягом десятиліть.

4. Неухильне зменшення амплітуди може означати зменшення «ефективності» зовнішніх факторів чи зниження сприйняття людського організму. Швидше за все, ці зміни зв'язані з індустріалізацією і підвищенням рівня життя протягом останніх ста років. Кауджилл в одній зі своїх робіт із сезонних змін народжуваності стверджувала, що амплітуда збільшується при «економічній відсталості: бідності країни і сільському способі життя громадян». Моміама і Катаяма, що описали згладжування сезонних коливань смертності в усьому світі, одним з важливих факторів вважали центральне опалення.

Ці цілком правдоподібні причини зменшення сезонних розходжень все-таки не можуть розкрити суть природних факторів, які викликають такі розходження. Для вирішення цієї проблеми може виявитися корисним порівняння даних з різних географічних широт.

Залежність від географічної широти місцевості

Відносна амплітуда є мінімальною в областях, близьких до екватора, і досягає максимуму в північній півкулі близько 40° п. ш. У північній півкулі акрофази ритмів смертності групуються переважно близько січня, а в південній – близько липня. Такий зсув фази на шість місяців відбувається, однак, не на самому екваторі, а приблизно на 10° на північ від нього. У тій же області мінімальними є відносні значення амплітуди. У сукупності ці дані вказують на існування «біологічного екватора», розташованого трохи північніше від географічного екватора і, можливо, зв'язаного з метеорологічним екватором (близько 6° п. ш.), де відзначаються «максимальні температури земної поверхні, де сходяться повітряні потоки, а також максимум хмарності й опадів».

Амплітуди щонайменше двох зовнішніх сезонних ритмів досягають максимуму близько 40° п. ш. – це ритм середньомісячної температури і ритм середньомісячної тривалості сонячного сйва. При визначенні тривалості

сонячного сьйва враховувалася середня місячна хмарність. Визначальним фактором можна було б вважати температуру повітря, оскільки багато авторів незалежно один від одного виявили тісну кореляцію між змінами температури і смертністю: акрофази смертності збігаються із найхолоднішими місяцями. Однак відносна амплітуда ритму смертності сильніше пов'язана з амплітудою зміни тривалості сонячного сьйва, ніж з амплітудою коливань температури. Вивчення кореляцій між окремими метеорологічними змінними і тим чи іншим статистичним медичним показником варто вважати неадекватним підходом. Тому при подальшому аналізі треба враховувати й інші фактори, наприклад сезонний ритм загального теплообміну, максимум амплітуди якого знаходиться трохи нижче від 40° п. ш. Проте слід відзначити, що тривалість сонячного сьйва – змінна, котру дотепер не брали до уваги, – теж може вносити свій внесок.

Дані про частоту зачатъ відрізняються від даних про смертність у двох важливих відношеннях: акрофаза тут явно залежить від широти місцевості, а максимальні амплітуди припадають на 20–25° п. ш., а не на 40°. Поступовий зсув акрофаз у бік випередження при переході до все більш низьких північних широт, уперше описаний Бетшелетом, змінюється в бік запізнювання близько 20–25° п. ш., тобто в області максимальних амплітуд. Ці особливості профілів амплітуди і фази зовсім не пов'язані зі змінами діапазону коливань навколишньої температури чи тривалості сонячного сьйва за місяць. Однак у сезонному ритмі тривалості сонячного сьйва є ще один цікавий показник. Якщо побудувати графік залежності середньорічної тривалості сонячного сьйва від широти місцевості, то виявляться два виразних максимуми: між 20° і 30° пн. ш. і між 20° і 30° пд. ш. (Відзначимо, що це не збігається із широтами, на яких реєструються максимальні амплітуди місячної тривалості сонячного сьйва). Тому не дивно, що відзначається позитивна кореляція між середньорічною тривалістю сонячного сьйва і відносною амплітудою частоти зачатъ і негативна кореляція між тривалістю сонячного сьйва і положенням акрофази зачатъ. На жаль, незначна кількість даних по екваторіальних країнах і областях на південь від екватора не дозволяє зробити більш конкретні висновки.

Через неповноту фактичних даних не встановлено, як середньорічна тривалість сонячного сьйва могла б впливати на фазові й амплітудні

характеристики сезонного ритму зачатъ. До того ж, поки взагалі незрозуміло, чи бере участь у його регулюванні сонячне світло, оскільки наведені кореляції не у всіх випадках добре виражені, і потрібно враховувати дані ряду авторів на користь того, що важливу роль відіграє температура повітря. Справді, скрізь між 30° і 50° п. ш. акрофази ритму зачатъ збігаються з тим часом, коли температура повітря досягає +18,5 °С – рівня, що вважають «оптимальним» для зачаття. І нарешті, треба згадати про те, що, на відміну від сезонних ритмів смертності і числа самогубств, частота зачатъ сильно залежить від соціально-культурних факторів. На це вказує сталість другорядного максимуму в грудні, що відмічається у всіх північних широтах і зумовлена, швидше за все, соціальними факторами. Кауджилл докладно розглядала це явище і прийшла до висновку, що в Північній Америці сезонний ритм народжуваності в значній мірі визначається соціальними причинами, у Європі ж, навпаки, метеорологічними.

Дуже цікавими є дані щодо кількості самогубств для всієї північної півкулі. Фазовий профіль ритму самогубств не подібний до профіля ритму зачатъ, але й не знаходиться з ним у протифазі, як передбачалося на підставі попереднього аналізу; він повторює за профілем ритм смертності: акрофази не залежать від широти, а амплітуди досягають максимуму близько 40° пн. ш. Ці дані відрізняються лише тим, що амплітуди ритму самогубств трохи більші за амплітуди ритму смертності, а піки самогубств припадають на травень, а не на січень. Ці попередні результати наводять на думку про необхідність включати також дані про злочини із застосуванням насильства, що виявляють, як відомо, сезонні ритми з акрофазами на початку літа; на цьому етапі розробки проблеми важко передбачити, до яких ритмів – самогубств чи зачатъ – вони виявляться ближче за профілем акрофаз.

На цей час сезонні ритми у фізіології людини добре документовані, і ще більше їх число буде описано в майбутньому. Є також дані про те, що і психічні функції, у тому числі емоційні стани, пов'язані із закономірними коливаннями залежно від пори року. Тому сезонна тимчасова упорядкованість цілком може виявитися настільки ж фундаментальним явищем, як і циркадіанна. Важко що-небудь заперечити проти гіпотези про те, що такі ритми відіграють важливу роль у сезонних коливаннях смертності, самогубств і зачатъ і що, з іншого боку, повинні існувати

зовнішні (природні) фактори, які керують цими ритмами і створюють дивний феномен «біологічного екватора». Це твердження не заперечує можливості соціально-культурних впливів. Останні можуть усе сильніше перекривати вплив природних факторів, на що особливо вказують тривалі тенденції зсуву акрофаз у ритмі зачаття; швидше за все, саме соціальні фактори викликали зменшення амплітуди цього ритму в останні десятиліття. Зменшення сезонних розходжень – це «віддалення від природи» у результаті індустріалізації й урбанізації, тобто підвищення рівня життя. Цю точку зору підкріплює факт оберненої залежності між соціально-економічним статусом населення й амплітудою ритму народжуваності.

ЛЕКЦІЯ № 11

ЧАСОВІ ХАРАКТЕРИСТИКИ СНУ

Основа сну й інших біологічних ритмів

Сон має довгу еволюційну історію як фактор, що змінює інші фізіологічні показники. Наскільки тісною є взаємозалежність сну та інших систем, видно з історичних висловлювань і відносно великої кількості посилок на літературу.

Розглядаючи температуру тіла, Клейтман відзначає, що вплив сну на температуру тіла вже давно був предметом дискусій. Ніхто не сумнівається в тім, що вночі температура тіла падає, але легко уявити собі, що це результат відпочинку в горизонтальному положенні і розслаблення м'язів. Однак той факт, що температура починає знижуватися задовго до сну і робить свій звичайний добовий цикл, навіть якщо людина не спить усю ніч, розцінювали як вказівку на те, що сон – не пряма причина низької нічної температури.

Пресс вказував, що давно відомо, що в людей, так само як і в багатьох тварин, пульс, артеріальний тиск і особливо температура тіла змінюються протягом доби. Розходження між максимальною температурою після полудня і мінімальною вночі в людини складає близько 1 °С. У 1875 р.

фізіологи вже зв'язували цей ритм із чергуванням світла і темряви, що приводить до чергування активності і спокою, тому вони вважали, що можна викликати інверсію ритму, перемістивши денну активність на нічну. Однак результати таких експериментів залишалися вкрай суперечливими доти, поки Тулуз і П'єрон у 1907 р. не показали, що температурна крива інверсує в медичних сестер після переходу з денної зміни в нічну. Ця інверсія відбувалася поступово, і для її завершення було потрібно не менш 30–40 днів”.

Зміни сну в людини були досліджені в експериментах п'яти типів:

- 1) вимір біологічних показників у період, коли випробувані відпочивають, але не сплять у звичайний для сну час;
- 2) вимір біологічних показників у період, коли випробувані знаходяться в стані активного неспанья в звичайний для сну час;
- 3) перенесення звичайного сну на інший час доби;
- 4) створення режимів, відмінних від 24-годинних;
- 5) усунення сигналів часу.

У перших трьох типах експериментів сон виступав як змінюваний діючий фактор, подібно до світлових циклів для нижчих тварин. В експериментах двох останніх типів режим сну теж значно видозмінювався, але такі зміни розглядалися лише як вторинні. В усіх дослідженнях головна увага була зосереджена на збереженні чи зміні тимчасових профілів інших показників. Наприклад, Льюїс і Лоббан докладно описують ритми екскреторних процесів при зміні тривалості доби (тип 4), але про сам сон згадано лише кількома словами. Зокрема автор говорив про те, що досліджувані спали не гірше, ніж у себе в Англії, у зручних ліжках, у темний час доби. У дослідженнях Ашоффа і його співробітників (експерименти типу 5) основна увага приділялася таким показникам, як «одиниці активності», температура тіла і виділення сечі, але донедавна не було отримано даних щодо сну як такого.

Сон як біологічний ритм

Наприкінці 1960-х років дослідники стали розглядати сон і його характеристики в контексті біологічних ритмів. Найбільший інтерес викликали фактори, що визначають час початку і закінчення сну, а також зміну його стадій, таких як фаза швидкого сну (ШРО).

Очевидно, що інтерес до дослідження сну як біологічного ритму зростає. З 1968 р. Служба інформації з проблем мозку в Центрі медичних наук (UCLA) публікує щорічну велику бібліографію з вивчення сну. У 1969 р. через ріст кількості літератури з цієї галузі була введена категорія «біоритми». Число публікацій про біоритми зросло з 16 у 1969 р. до 91 у 1977 р., а їхня частка збільшилася з 2,5 до 4,9 %.

Характеристики сну

Можна виділити два головних об'єктивних аспекти сну: його профіль і структуру.

Поняття профіль сну означає часові відносини між сном і неспанням. Профіль визначається моментами початку і закінчення сну. Ці моменти звичайно визначаються в 24-годинному циркадіанному контексті і в результаті виходять такі показники, як сумарний час сну, число епізодів сну, їхня тривалість і параметри розподілу (наприклад, частка денного сну, середній час початку і закінчення).

Під структурою сну розуміють процеси під час самого сну, про які, як правило, судять з електроенцефалограми (ЕЕГ). У дорослої людини розпізнаються п'ять субодниць, чи «стадій», сну. Перші чотири стадії розрізняються в основному за «глибиною» сну. П'яту стадію виділяють за профілем ЕЕГ, характерним для стадії 1, і за кількома супутніми фізіологічними ознаками, наприклад за змінами електроміограми (ЕМГ), ерекціями пеніса і швидкими рухами очей (ШРО). Цю стадію звичайно називають швидким сном. У людини вона тісно пов'язана зі сновидіннями. У період сну відзначаються також короткі епізоди пробудження; їх позначають як стадію 0.

Тимчасові характеристики сну в людини

Через значні видові і вікові розходження опис картини сну необхідно обмежити вузьким віковим діапазоном для кожного біологічного виду. Ми розглянемо характеристики сну в молодих і дорослих людей.

Профіль сну звичайно визначають за допомогою анкет чи самоспостережень протягом деякого часу (щоденник сну). Такі щоденники, зібрані в 102 студентів віком 18–22 років і ретельно проаналізовані щодо тимчасових параметрів, дали вихідний матеріал для опису профілів сну.

Щоденники сну виявили несподівану складність при описі сумарної тривалості сну. За двотижневий період середній час нічного сну у вивченій популяції становив 7,5 год. (стандартне відхилення 0–0,85 год.). Сумарна тривалість сну в будень становила 7,4 год. (0–0,92), а у вихідні дні – 7,9 год. (0–1,07). Сумарна тривалість за добу виявилася рівною 7,9 год. (0–0,82); ця величина включає епізоди додаткового сну (дрімоти). Незважаючи на розходження в методах одержання даних (анкети і щоденники) різними авторами, оцінка середньої тривалості сну в молодих людей дала подібні результати: вона становить 7,5 год. зі стандартним відхиленням близько 1 год. і з деякими розходженнями в будень і вихідні дні.

Стандартні відхилення відбивають істотні міжіндивідуальні розходження. Спостерігаються також істотні внутрішньоіндивідуальні варіації: середня величина стандартних відхилень для тривалості сну в окремого випробуваного протягом двох тижнів становила 1,53 год., кореляція тривалості сну між сусідніми тижнями була 0,68, у 20 % випробуваних варіації тривалості сну за тижневий період перевищували 1 год.

Епізоди денного сну (дрімоти) є істотними компонентами профілю сну в студентів. У середньому за тиждень відзначається 1,6 такого епізоду (0=1,3) загальною тривалістю 2,6 год. (0=2,8 год.). Тільки в 16 % випробуваних протягом двох тижнів зовсім не було денного сну, а в 42 % за той же час було по п'ять і більше епізодів. Шляхом опитування студентів встановили, що 7 % з них засинали вдень «майже завжди» і 28 % – «досить часто». Очевидно, ці відхилення від однофазного нічного сну залежать від зовнішніх обставин. Тьон повідомив про дослідження на групі людей у віці від 20 до 29 років (очевидно, не студентів) протягом восьми тижнів. У першому виявилось, що 60 % зовсім не сплять удень, а в другому – за вісім тижнів у середньому був відзначений лише один епізод денного сну.

Повертаючись до студентської популяції, слід зазначити що всі випробувані спали здебільшого вночі. Однак спостерігалася велика між- і внутрішньоіндивідуальна мінливість часу відходу до сну. Середнім часом засинання в будень була північ, але стандартне відхилення складало 0,99 год., тоді як у вихідні дні сон починався о 1 год. 30 хв зі стандартним відхиленням 1,27 год. Внутрішньоіндивідуальне середнє стандартне відхилення часу відходу до сну за двотижневий період становило 1,58 год.

Лише 30 % студентів щовечора засинали в той самий час у межах півгодини. Додатковою тимчасовою характеристикою є розподіл окремих стадій протягом усього періоду сну.

Далі ми докладно зупинимося на ультрадіанній циклічності під час сну.

Порівняльні аспекти

Істотну зміну сну в ході еволюції можна помітити, порівнявши його картини в пацюка й у людини. У пацюка можна виділити дві структурні складові сну, чи дві «стадії»: повільнохвильову (ПХС) і стадію «активованого» сну, під час якого коркова ЕЕГ практично не відрізняється від ЕЕГ у період неспання. Оскільки в багатьох тварин не буває супровідних рухів очей (ШРО), «активований» сон частіше розпізнають за втратою м'язового тонусу чи за тета-хвилями в ділянці гіпокампу. Тому цю стадію нерідко називають парадоксальним сном (ПС). Вона й у деяких інших важливих відношеннях відрізняється від стадії ШРО у людини. Час від початку одного епізоду до початку наступного становить близько 8 хв, а один епізод займає в середньому близько 2,5 хв. Протягом сну епізоди не подовжуються, однак у світлі години доби вони значно довші і повторюються рідше ніж у темний час.

Профілі сну в пацюка і людини теж значно розрізняються. У пацюка сон поліфазний. Число епізодів сну за добу коливається від 45 до 90, при цьому тривалість кожного епізоду лежить у межах від 1 до 105 хв. Хоча пацюки схильні не спати вночі, близько 40 % епізодів сну припадає на темний період доби. Відношення тривалості сумарного денного сну до тривалості нічного становить 1,47. Усього за добу пацюк спить приблизно 13 год.

Існують значні міжвидові розходження як за структурою, так і за профілем сну. У приматів можна виділити п'ять стадій сну, що практично збігаються за картиною ЕЕГ зі стадіями сну людини, хоча співвідношення їх тривалості інше. У кішок виявляються дві різні стадії повільнохвильового сну. Жуйні, а також деякі інші тварини значну частину часу проводять в «дрімотному» стані. Питання про профіль і структуру сну в земноводних і плазунів залишається значною мірою спірним. У птахів спостерігаються виражені епізоди повільнохвильового і парадоксального сну, хоча вони

звичайно коротші, ніж у ссавців, і парадоксальна стадія в жодного з досліджених видів не перевищує 10 % усього часу сну.

Дуже тривалий сон відзначається, наприклад, в опосума (19,4 год.), у кажана (19,9 год.), броненосця (18,1 год.) і в нічної мавпи (17 год.). Короткий час сну властивий козулі (2,6 год.), козам та вівцям (3,8 год.) і африканському слону (3,3 год.). Частка парадоксального сну варіює від 33,7 % в опосума до 5,6 % у миші. Тривалість циклу коливається від 124 хв в індійського слона до 6,5 хв у шиншили.

Виявили значну негативну кореляцію між сумарною тривалістю сну і вагою мозку ($-0,71$), що, у свою чергу, тісно корелює з інтенсивністю метаболізму (0,96), тривалістю життя (0,85) і тривалістю вагітності (0,85). Є повідомлення про кореляцію 0,68 між інтенсивністю обміну і тривалістю повільнохвильового сну (у свою чергу, тісно корелює із сумарним часом сну і вагою мозку). Негативна кореляція між тривалістю парадоксальної стадії сну і вагою мозку ($-0,54$), негативна кореляція між повільнохвильовим сном і ступенем «відкритості» (незахищеності) місця, де тварина спить, ($-0,58$), а також ступенем загрози для даного виду з боку хижаків ($-0,54$).

Для кожного виду бажано одержати в природних умовах протягом повної доби дані, які правильно відображають профіль і структуру сну. Труднощі вимірювання звичайно не дозволяють одночасно задовольнити всі ці вимоги. Укриття для сну (наприклад, нори) і широкі відкриті ділянки заважають робити точні виміри. Якщо для точності застосовувати електроенцефалографію, то природна поведінка виявиться сильно обмеженою.

З погляду біоритмології, особливо не вистачає даних про такі показники, як число і розподіл епізодів сну.

Відображені в літературі біоритмологічні дослідження сну тварин стосуються лише дії годування як конкуруючого часозадавача і наслідків зміни світлового циклу. Муре показав, що годівля білих пацюків тільки у світлій фазі циклу СТ 12:12 викликає в них втрату добового ритму сну і приводить до рівного розподілу сну між обома фазами. Така зміна профілю супроводжується збільшенням частки парадоксального сну. Встановлено, що в розподілі сну за таких умов виявляється насправді 8-годинна періодичність, хоча в його сірих пацюків частка ПС не збільшувалася.

Коли після світлових циклів тварин поміщали в постійні умови і протягом семи діб безперервно реєстрували вільноплинні ритми, ритм сну продовжувався в незмінному виді, лише з трохи іншим періодом, що відповідає його природі як ендогенного циркадіанного ритму. Однак Мітлер показав на мишах, що після тривалого перебування в умовах постійного освітлення може відбутися згасання ритму сну і сон може стати поліфазним. Ці результати нагадують ефект, отриманий для ритмів активності при умовах постійного освітлення, але в даному випадку особливо цікаво те, що ритми бігу в колесі, які реєструються одночасно зі сном, не порушувалися. Можна припустити, що постійне освітлення розривало зв'язок ритму сну з якимось загальним для обох ритмів осцилятором, або ритми сну і бігу в колесі мають незалежні ведучі механізми. Було показано, що в самок паванів, яких протягом трьох років утримували при постійному освітленні, збереглися інтактні ритми повільнохвильового і парадоксального сну.

Короткі цикли чергування світла і темряви істотно впливають на розподіл сну в пацюків. При режимах СТ 6:6, СТ 2:2, СТ 1:1, СТ 10 хв : 10 хв, СТ 5 хв : 5 хв, СТ 2,5 хв: 2,5 хв парадоксальна фаза припадає здебільшого на темний проміжок, а не на світлий, як при нормальних умовах. Ці ефекти завжди накладаються на вільноплинний циркадіанний ритм сну, який модулює їх величину.

До сказаного вище має відношення той факт, що вимикання світла може незмінно викликати епізод парадоксального сну в пацюка, який знаходиться в стадії повільнохвильового сну.

Онтогенетичні аспекти

Як профіль, так і структура сну змінюються з віком. Спочатку ми розглянемо зміни в структурі.

У людини стадія ШРО істотно змінюється з віком як за сумарним часом, так і за довжиною циклу. В новонароджених дітей «активний» сон складає досить велику частку всього сну: за даними цим авторів, – цілих 50 % при 20–25 % у дорослих. Однак очевидно, що точна частка «активного» сну і її зміна в процесі розвитку залежать від використовуваних критеріїв. Можна виділити шість взаємозалежних ознак парадоксального сну:

- 1) швидкі рухи очей;
- 2) неритмічне дихання;

- 3) посмикування тіла;
- 4) мінливий пульс;
- 5) відсутність ЕМГ при відведенні від підборіддя;
- 6) безперервний низькоамплітудний профіль ЕЕГ.

Враховуючи наявність не менш ніж чотирьох з цих ознак, виявили 84 % активного сну в 29-тижневих недоношених дітей, 58 % – у 30-тижневих і 40 % – у доношених дітей.

«Зрілий» профіль ЕЕГ і ШРО (як у дорослих) розвивається таким чином: у віці 41–45 тижнів він становить 10 %, у 46–50 тижнів–62 %, у 50 тижнів і далі – 100 %. На підставі цього стійкого критерію, частка ШРО до кінця першого року життя оцінюється приблизно в 30 %. Вільямс відзначив зменшення частки ШРО із 30 % у віці 3–5 років до постійного рівня від 22 % до 28 % приблизно до 10 років. Після 70 років у чоловіків спостерігається деяке зменшення частки ШРО. В інших видів зміна частки ШРО (чи ПС) підлягає «закону дозрівання». Пташині види виявляють високий відсоток ПС при народженні в порівнянні зі зрілим періодом, а у виводкових тварин звичайно не буває істотних розходжень у долі ПС у період від народження до зрілості.

Цикл ШРО, що визначається як проміжок між моментами початку двох послідовних епізодів ШРО, змінюється з віком. У немовляти довжина циклу становить 50–60 хв. Вона збільшується приблизно від 90 хв у віці 3–5 років до 105–120 хв до 8 років і залишається в цих межах аж до 29 років в обох статей. Середня довжина циклу лежить у межах від 92 до 108 хв у віці від 30 до 80 років у жінок і від 30 до 69 років у чоловіків. Найдовший цикл ШРО виявився в чоловіків у віці 70–80 літ – в середньому 130 хв.

«Сонні веретена» у ЕЕГ (ритмічні хвилі частотою 12–14 Гц), пов'язані в дорослих із другою стадією сну, з'являються, починаючи приблизно з другого місяця життя і цілком дозрівають звичайно до четвертого місяця. Надалі друга стадія практично не міняється з віком ні в кількісному, ні в якісному відношенні.

Повільнохвильовий сон, стадія 0 і стадія 1 істотно змінюються в період старіння. Частка повільнохвильового сну починає помітно знижуватися після 30 років, у чоловіків більшою мірою, ніж у жінок.

Частка стадії 1 з віком неухильно підвищується, з 2–3 % у 10 років до 8–10 % до 60 років. У жінок всіх вікових груп частка стадії 1 звичайно

менша. Сумарна тривалість пробуджень у період сну дуже мало змінюється з раннього дитинства до 50 років у жінок і 40 років у чоловіків. Після цього віку як тривалість пробуджень, так і їхнє число різко збільшуються.

Профіль сну теж значно змінюється з віком. Відмічають лінійне скорочення часу сну протягом перших 6 місяців життя; до кінця першого року цей час зменшується приблизно на 2,5 год. Потім відбувається більш пологий лінійний спад майже до 20 років, при цьому сон скорочується ще на 6 год. Після цього час сну стабілізується і залишається постійним до 80 років.

Щодо профілю сну є дані ще по двох показниках – це розподіл і число епізодів. Це проміжні денні періоди сну, що виявляються у вигляді дрімоти. Поступовий зсув денного сну на нічні години простежили на 46 грудних дітях, вважаючи нічним періодом час з 7-ї год. вечора до 7-ї ранку.

Перехід до нічного сну після 6 місяців можна представити лише приблизно, тому що денний сон у цей час значно змінюється. У двох ранніх роботах була вивчена загальна тривалість нічного сну дітей у віці від 2 до 6 років. Було виявлено, що час денного сну зменшується з віком таким чином: у 2 роки – 81 хв, у 3 роки – 70 хв, у 4 роки – 50 хв, у 5 років – 15 хв. Це наслідок скорочення окремих епізодів сну і випадання деяких епізодів цілком. Шинн спостерігав денний сон у дворічних дітей у 96 % випадків, а у п'ятирічних – тільки в 50 % випадків. Рейнолдс і Маллей відзначили, що серед дворічних дітей щодня сплять вдень тільки 50 %, серед трирічних – всього 8 %, а з чотирирічних – ніхто. Дані ряду інших досліджень показують, що в літньому віці епізоди денного сну трапляються досить часто. Наскільки це залежить від відсутності регулярної роботи і наскільки – від визначених змін ритмічної структури сну, сказати важко, тому що в студентів, що менш обтяжені регулярним режимом діяльності, відзначається досить багато епізодів денного сну. Досліджень на тваринах з цього питання дуже мало.

Різні режими сну і неспання

У такій двокомпонентній системі, як сон і неспання, що розташована в межах циркадіанної одиниці часу (24 год.), можуть змінюватися три основних параметри, які визначають сон: тривалість сну, час засинання і пробудження. Ці три параметри взаємозалежні і можуть створювати різні

профілі. У зв'язку з цим при плануванні експериментів виникають складні проблеми.

Зі збільшенням періоду неспання систематично зростає частка стадії 4 і зменшується сумарна тривалість пробуджень після відходу до сну.

Оскільки в людини різні стадії розподілені під час сну по-різному, скорочення чи збільшення періоду сну неминуче в більшій мірі позначається на частці швидкого сну і мало торкається стадії 4, що виявляється в основному у перші 4 год. сну.

В експериментах з обмеженням тривалості сну було відзначено зниження працездатності. В одній роботі створювали помірні обмеження протягом 8 тижнів, в іншій обмеження сну поступово посилювалося, і пізніше було встановлено, що мінімальна потреба в сні становить близько 4,5 год. Було показано, що обмеження сну систематично збільшує час наступного необмеженого сну.

В одному з варіантів дослідження тривалості сну увага була зосереджена на індивідуумах, що відхиляються від групової норми, чи на індивідуальних розходженнях з цього показника. Описано випадок надзвичайно короткого нічного сну (близько 1 год.), а також не настільки малі, але досить короткі періоди сну (4-4,5 год.). При вивченні звичайних варіантів було показано, що короткий сон відрізняється «компактністю», у ньому трохи збільшена частка стадії 4 і дещо зменшена частка швидкого сну, тоді як тривалий сон відрізняється підвищеною часткою швидкого.

Швидкий сон (ШПРО), безсумнівно, залежить від фази циркадіанного циклу. Якщо за «стандартний» час сну прийняти проміжок від 23 до 7 год., то можна помітити поступове посилення схильності до ШПРО протягом ночі і далі в ранкові години (від 7 до 10 год.), потім ця схильність знижується і досягає мінімуму поблизу часу відходу до сну (23 год.). Цю систематичну тенденцію відображає час від моменту засинання до прояву ШПРО, вимірний в різних ділянках циркадіанної доби. Інші стадії сну лише в обмеженій мірі залежать від часу засинання. Після контрольованого неспання час до появи кожної стадії сну мінімальний при «звичайному» періоді сну (з 23 до 7 год.); далі він поступово зростає протягом дня і досягає максимуму незадовго до звичайного часу засинання.

Детальне дослідження сну на фоні вільноплинних ритмів показало, що засинання і пробудження в цих умовах відповідають типовому профілю,

встановленому у роботах Ашоффа. Відповідно до цього, можна припустити подвійний ритмічний ефект: циркадіанні впливи і вільноплинні впливи.

Багато робіт присвячено вивченню сну при недобових режимах. Застосовувалися режими з періодами 90 хв (60 хв неспання: 30 хв сон); 3 год. (2 год.: 1 год) та ін. У цілому й тут стадії сну відображають динаміку часових режимів. Крім того, з отриманих даних випливає, що чим сильніше режим відрізняється від циркадіанного, тим менша частка сну припадає на відведений для нього час.

Ультрадiаннi ритми i сон

До ультрадiанних належать ритми з перiодами коротшими, нiж у циркадiанних ритмiв. Розглядаючи ультрадiаннi ритми в зв'язку зi сном, iх можна умовно роздiлити на явища, якi в основному вважаються залежними вiд сну, i явища, що спостерiгаються цiлодобово, що можуть бути продовженням ритмiв, залежних вiд сну, чи бути зв'язаними з ними. Прикладами ритмiв першої групи можуть служити епiзоди ШРО i соннi веретена. Ритми другої групи повиннi мати приблизно такi ж часовi характеристики, але виявлятися i пiд час неспання.

Ультрадiаннi ритми пiд час сну

Слiд зазначити, що час появи ШРО задається не точно.

Хартман в одній з раннiх робiт визначав довжину циклу як вiдстань мiж кiнцями епiзодiв ШРО. Хоча таке визначення вносить додаткову мiнливiсть, зв'язану з розходженнями в тривалостi окремих епiзодiв ШРО, дiапазон мiнливостi для окремого iндивiдуума досить широкий.

Глобус визначав довжину циклу за допомогою автокореляцiї. Десять випробуваних спали по 10 ночей у лабораторiї. Автокореляцiйнi функцiї обчислювалися для кожної ночi, i перiод найкращого збiгу використовувався для визначення довжини циклу. У той час як середня довжина циклiв популяцiї становила 101,5 хв, в окремих випробуваних середнiй перiод лежав у межах вiд 85,5 хв до 112,4 хв, а внутрiшньоiндивiдуальне стандартне вiдхилення довжини в межах вiд 6,2 хв до 24,7 хв. Середнє стандартне вiдхилення становило 12,7 хв, йому вiдповiдав середнiй дiапазон мiнливостi циклу в окремого iндивiдуума, рiвний 72 хв.

Один зі шляхів з'ясування джерел такої мінливості полягає в спробі встановити зв'язок між ШРО і реальним часом доби чи припустити залежність ШРО від сну як такого. Так, якщо ШРО дійсно зв'язані з реальним часом доби, мінливість може бути зумовлена розходженнями в показниках внутрішніх годинників в окремих індивідуумів, тоді як у випадку залежності ШРО від самого сну вона може бути наслідком розходжень у часі засинання. Глобус досліджував це питання, змінюючи час засинання у двох випробуваних. В одного була виявлена чітка залежність від моменту початку сну, в іншого ж спостерігалися деякі ознаки залежності від реального часу. Шульц прийшов до висновку, що початок першого епізоду ШРО – пов'язаний з моментом засинання, а інші ШРО зміщаються за фазою щодня на 5–10 хв. Це дозволяє припустити, що цикли ШРО можуть не залежати ні від сну (за винятком першого епізоду), ні від реального часу доби і являти собою ендогенний вільноплинний ритм.

Найбільший аналіз періодичності під час сну провів Кин. Автор використовував обчислювальну техніку. Цикли бета-, дельта- і сигма-ритмів ЕЕГ, а також щільності ШРО виявилися в межах від 85 до 106 хв зі стандартними відхиленнями від 12 до 21 хв. Не було відзначено ніякої залежності довжини циклу від віку. Однак з віком змінювалася картина в першій і другій половині сну: бета-активність у першій половині з віком збільшувалася, а дельта-активність, навпаки, зменшувалася. Нарешті, були детально вивчені швидкі рухи очей і стадія ШРО під час сну, а також руху ока в період неспанья. Сумарна кількість ШРО виявилася незалежною від ряду додаткових показників (наприклад, від інтенсивності рухів). Показники рухів очей під час сну корелювали з такими ж показниками під час неспанья, які вимірювалися, наприклад, при розгляданні картинок.

В останні 10 років проводилося багато досліджень щодо ролі різних нейромедіаторів у регуляції сну. Особливу увагу викликали біогенні аміни. Однак їхня роль у зв'язку зі сном ще не зовсім зрозуміла. Було висловлене припущення, що важливим нейромедіатором у системі сну служить серотонін – про це говорили результати досліджень на кішках. Досліди, проведені на пацюках, з більш специфічними впливами на серотонінергічну систему, дали негативні результати і всерйоз поставили під сумнів серотонінергічну теорію сну. Важливу роль у механізмах швидкого сну приписували катехоламінам, особливо норадреналіну.

Ацетилхолін теж пов'язували з процесами сну. Відомо, що його введення в різні ділянки центральної нервової системи викликає сон, однак така відсутність анатомічної специфічності ускладнює з'ясування ролі ацетилхоліну в нормальних тварин. Більш пізні роботи вказували на його зв'язок зі стадією ШРО. Досліджували також роль нейропептидів і інших нейромедіаторів, але у всіх випадках зверталась особлива увага на механізми окремих складових реакції сну, а не на час їх здійснення. Тому роль нейрохімічних процесів у визначенні часу сну залишається поки не вивченою.

Процеси, що контролюють циркадіанний розподіл сну, очевидно, не залежать від цілісності механізмів сну, локалізованих у стовбурі мозку.

Важливим центром, що визначає багато ритмів, є гіпоталамус. Ушкодження супрахіазмальных ядер гіпоталамуса руйнує ритми активності і споживання води в пацюків. В інших дослідженнях була показана можлива роль цих ядер як центрів, що задають ритми активності ацетилсеротонінметилтрансферази в епіфізі, гіпоталамогіпофізарної регуляції роботи наднирників, секреції лютеїнізуючого гормону, споживання їжі, температури мозку, частоти серцевих скорочень і ряду інших. Ці результати дозволяють припустити, що супрахіазмальні ядра відіграють ключову роль у циркадіанній системі ссавців.

Ушкодження ядер руйнує також ритми сну в пацюків; у всіх цих дослідженнях виявилось, що ритми повільноплинного і парадоксального сну у тварин з ушкодженими супрахіазмальними ядрами згладжені навіть при наявності світлових циклів. Поки не відомо, чи відіграють ці ядра роль центрального осцилятора, який зв'язує механізм чи ж виконують якусь іншу, більш складну функцію. Невивчені також анатомічні і фізіологічні зв'язки між цими ядрами і різними циркадіанними ритмами, включаючи ритм сну. Однак встановлено, що для захоплення таких ритмів світловими циклами необхідні прямі ретиногіпоталамічні зв'язки.

Крім супрахіазмальных ядер, певну роль в утворенні ритму сну відіграє епіфіз. Видалення епіфіза в пацюків призводить до збільшення частки парадоксального сну в темний час доби і її зменшення у світлий час, тоді як повільнохвильовий сон залишається без змін. Таким чином, не виключено, що епіфіз бере участь у заданні циркадіанного ритму парадоксального сну і його фазових відносин з повільнохвильовим сном.

ПИТАННЯ ДЛЯ ПІДСУМКОВОЇ ФОРМИ КОНТРОЛЮ

1. Поняття біологічного ритму. Спектр ритмів.
2. Біологічні ритми у природі. Чотири циркаритми.
3. Ультрадільні та інфрадільні ритми.
4. Взаємодія ритмів та їх доцільність.
5. Вроджені періодичні програми.
6. Узгодженість біоритмів організму з циклами навколишнього середовища.
7. Вільноплинні та синхронізовані (захоплені) ритми.
8. Залежність вільноплинних циркадних ритмів від зовнішніх та внутрішніх факторів.
9. Механізми синхронізації внутрішніх біоритмів із зовнішніми періодичними факторами середовища.
10. Біологічний годинник та його прояв у природі. Місцезнаходження біологічного годинника в живих організмах.
11. Природа і механізми роботи біологічного годинника. Можливість управління біологічним годинником.
12. Практичне використання управління біологічними ритмами у природі.
13. Поняття онтогенезу ендогенної біоритміки.
14. Зародження біоритмів організму. Особливості розвитку біоритміки організму.
15. Роль зовнішнього та внутрішнього середовищ в онтогенезі біоритмів.
16. Старіння як ритмічний процес.
17. Внутрішня часова узгодженість біоритміки організму у стійкому синхронізованому із зовнішнім середовищем стані.
18. Часова узгодженість внутрішньої біоритміки організму при відсутності зовнішньої інформації про час.
19. Анатомічна та фізіологічні передумови внутрішньої узгодженості біоритміки організму.
20. Взаємоузгодженість ритмів людини та їх залежність від зовнішніх умов.
21. Вільноплинні ритми людини. Синхронізація біоритмів слабкими і сильними факторами середовища.
22. Внутрішня десинхронізація. Експерименти із зрушенням фази і перельоти у широтному напрямі.
23. Нервова та ендокринна регуляція циркадної ритмічності у безхребетних.
24. Циркадільні детектори у нервовій системі безхребетних.

25. Нервова та ендокринна регуляція циркадної ритмічності хребетних.

26. Сприйняття синхронізуючих ритмів хребетними.

27. Первинні ритмовідні системи.

28. Роль гіпоталамуса у створенні внутрішніх біоритмів ссавців.

29. Ритми локомоторної активності.

30. Ритми харчування.

31. Ритми спарювання.

32. Ритми репродуктивної поведінки.

33. Ритми орієнтаційної поведінки.

34. Ритмічність у процесах навчання.

35. Загальна циркадіальна організація поведінки.

36. Визначення ритмів працездатності людини. Залежність працездатності від часу дня.

37. Цілодобові дослідження працездатності людини.

38. Мотивація, обстановка та індивідуальні відмінності у працездатності людини.

39. Явище сезонності.

40. Сезонні ритми фізіологічних функцій. Смертність, самовбивства і частота зачаття.

41. Суттєві фактори в контролі річних ритмів. Попереджуючі фактори в контролі річних ритмів.

42. Циркануальні системи.

43. Часова структура біологічних ритмів.

44. Гармонічність хронограм фізіологічних ритмів.

45. Функціональна біосиметрика.

46. Біологічні процеси і функціональна біосиметрика.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Агаджанян Н. А., Чеснокова С. А., Михайловская Т. А. Фактор времени и физиологические реакции. – М.: Изд-во Университета дружбы народов, 1989. – 56 с.
2. Биологические ритмы / Под ред. Ю. Ашоффа: В 2 т. – М.: Мир, 1984. – Т.1. – С. 5–406; Т.2. – С. 5–260.
3. Бреус Т. К., Чибисов С. М., Баевский Р. М., Шебзухов К. В. Хроноструктура биоритмов сердца и внешней среды. – М.: Изд-во Российского университета дружбы народов, 2002. – 232 с.
4. Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов. (Физиологические часы) / Пер. с нем. – М.: Изд-во иностран. лит-ры, 1961. – 184 с.
5. Гласс Л., Мэки М. От часов к хаосу. Ритмы жизни. – М.: Мир, 1991. – 248 с.
6. Губин Г. Д., Герловин Е. Ш. Суточные ритмы биологических процессов и их адаптивное значение в онто- и филогенезе позвоночных / АН СССР, Сиб. отделение; Акад. мед. наук СССР, Сиб. филиал. – Новосибирск: Наука, 1980. – 278 с.
7. Дедов И. И., Дедов В. И. Биоритмы гормонов. – М.: Медицина, 1992. – 255 с.
8. Детари Л., Карцаги В. Биоритмы. – М. Мир, 1984. – 160 с.
9. Доскин В. А., Лаврентьева Н. А. Ритмы жизни. – М.: Медицина, 1991. – 176 с.
10. Дубров А. П. Симметрия биоритмов и реактивности. – М. Медицина, 1987. – 176 с.
11. Заславская Р. М. Хронодиагностика и хронотерапия заболеваний сердечно-сосудистой системы. – М.: Медицина, 1991. – 320 с.
12. Ионичевский В. А. Хрономедицина Древнего Китая. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – 118 с.
13. Кассиль Г. Н. Внутренняя среда организма. – М. Наука, 1983. – 224 с.
14. Котельник Л. А. Чи винен Місяць. – К.: Общество "Знання", 1990. – 46 с.
15. Котельник Л. А. Ми – діти сонця. – К.: Общество "Знання", 1991. – 46 с.
16. Лебедев Н. Н. Биоритмы пищеварительной системы. – М.: Медицина, 1987. – 256 с.
17. Оранский И. Е., Царфис П. Г. Биоритмология и хронотерапия (хронобиология и хронобальнеофизиотерапия). – М., 1989. – 159 с.
18. Уинфри А. Т. Время по биологическим часам. – М.: Мир, 1990. – 208 с.

19. Путилов А. А. “Совы”, “жаворонки” и другие. – Новосибирск, Изд-во Новосиб. ун-та, 1997. – 264 с.
20. Уинфри А. Т. Время по биологическим часам. – М.: Мир, 1990. – 208 с.
21. Хронобиология и хрономедицина / Под ред. Ф. И. Комарова. – М.: Медицина, 1989. – 401 с.
22. Чижевский А. Л. Земное эхо солнечных бурь. – М.: Мысль, 1973. – 349 с.
23. Вернадский В. И. Живое вещество. – М.: Наука, 1978. – 358 с.
24. Allada R. Circadian clocks: a tale of two feedback loops. – Cell. – 2003. – Vol. 112. – №.3. – P. 284-286.
25. Cermakian N., Boivin D. B. A molecular perspective of human circadian rhythm disorders. – Brain. Res. Brain. Res. Rev. – 2003. – Vol. 42. – №.3. – P. 204-220.
26. Fu L., Lee C. C. The circadian clock: pacemaker and tumour suppressor. – Nat. Rev. Cancer. – 2003. – Vol. 3. – №. 5. – P. 350-361.
27. Green C. B., Menaker M. Circadian rhythms. Clocks on the brain. – Science. – 2003. – Vol. 301. – №. 5631. – P. 319-320.
28. Guo Y. F., Stein P. K. Circadian rhythm in the cardiovascular system: chronocardiology. – Am. Heart J. – 2003. – Vol. 145. – №. 5. – P. 779-786.
29. Holzberg D., Albrecht U. The circadian clock: a manager of biochemical processes within the organism. – J. Neuroendocrinol. – 2003. – Vol. 15. – №. 4. – P. 339-343.
30. Rivkees S. A. Developing circadian rhythmicity in infants // Pediatrics. – 2003. – Vol. 112. – №. 2.– P. 373-381.
31. Schultz T. F., Kay S. A. Circadian clocks in daily and seasonal control of development. – Science. – 2003. – Vol. 301. – №. 5631. – P. 326-328.
32. Touitou Y. Introduction aux rythmes biologiques dans le domaine de la sante // Pathol. Biol. – 1996. – Vol. 44. – №. 6. – P. 479-486.
33. Touitou Y. Le vieillissement des rythmes biologiques chez l’homme // Pathol. Biol. – 1987. – Vol. 35. – №. 6. – P. 1005-1012.