

УДК 004.9:612.822(045)

**П.В. Білошицький**, д-р мед. наук  
**О.М. Ключко**, канд. біол. наук, доц.  
**Ю.М. Онопчук**, д-р фіз.-мат. наук, доц.

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ УКРАЇНСЬКИМИ ВЧЕНИМИ ПРОБЛЕМ АДАПТАЦІЇ В ПРИЕЛЬБРУССІ

*Наведено підсумки деяких важливих напрямів досліджень українськими вченими проблем адаптації організмів до гірських умов Приельбрусся. Подано результати, отримані під час як обстеження добровольців зі спецконтингентів, так і експериментальних досліджень із подальшим застосуванням математичного моделювання. Наведено теоретичні узагальнення, зроблені на підставі цих результатів.*

*The results of some important directions for problem investigations of organism adaptations for mountain conditions that were obtained by Ukrainian scientists in Prielbrussie are given. Suggested results were registered for volunteers from special mountain groups, were obtained in experimental conditions with further mathematic simulation. Some general theoretic regulations made on this base are suggested.*

### Вступ

Протягом кількох десятиліть колективи вчених, ентузіастів своєї справи проводили на Ельбруській медико-біологічній станції (ЕМБС) НАН України – науково-дослідницькому центрі в горах Кавказу Кабардино-Балкарської Республіки в Росії) на висоті 2100 м унікальні дослідження.

Попередні публікації [1; 2] були присвячені загальній характеристиці ЕМБС та основним напрямам досліджень у цьому науковому центрі, вирішенню завдань, поставлених у зв'язку з розвитком авіації та космонавтики, а також дослідженню проблем нестачі кисню в організмі на висоті (гіпоксичних станів).

У цій статті наведемо деякі результати досліджень на ЕМБС одного з найважливіших напрямів – адаптації організмів до гіпоксичної атмосфери. Проблеми адаптації різних організмів до факторів високогір'я почав вивчати основоположник досліджень на ЕМБС академік М. М. Сиротинін ще в 1929 р. Як і інші дослідження [1; 2], такі дослідження спочатку проводили в експедиційних умовах, а від 1973 р. – у стаціонарних умовах науково-дослідницького комплексу на ЕМБС. Ці багатопланові проблеми вивчали з широким використанням філо- та онтогенетичного підходу, порівняльно-фізіологічних досліджень резистентності й реактивності тварин різних видів під час адаптації до гіпоксичної атмосфери тощо. Прикладне застосування отриманих результатів також було широким: від формулювання загальних закономірностей до розроблення нових методів лікування, підвищення надійності функціонування організму в екстремальних умовах, поліпшення фізичної та розумової працездатності спортсменів найвищих категорій, льотчиків, космонавтів, операторів.

Проблеми адаптації можна вивчати в декількох напрямках:

- для філогенетично різних організмів – комах, рептилій, ссавців тощо (навіть на одній висоті);
- на одному організмі на різних висотах, наприклад, вивчення адаптації людини на різних висотах;
- вивчення адаптаційних змін різних органів та систем на різних висотах, наприклад, систем кровообігу чи дихання у людини;
- на одному організмі із застосуванням різних підходів, наприклад, вивчення адаптації ссавців (ховрашків, людей) у польових спостереженнях, експерименті або з використанням математичного моделювання.

**Постановка завдання** – навести результати деяких досліджень проблеми фізіологічної адаптації (ФА), які проводилися на ЕМБС на філогенетично різних організмах різними методами, ознайомити із внеском школи М. М. Сиротиніна та вченими його школи в адаптаційну медицину і теорію адаптації для застосування отриманих результатів у навчальному процесі в університетах та подальшого проведення подібних досліджень.

### Сучасне поняття фізіологічної адаптації

Сучасне розуміння ФА значною мірою ґрунтується на основі багаторічних досліджень, проведених на ЕМБС [3].

Фізіологічна адаптація – це процес пристосування тваринних чи рослинних організмів до змінних умов середовища.

Несприятливі впливи на організм можуть компенсуватись відповідною поведінкою, технологічними пристосуваннями, наприклад, в герметичних кабінах.

Надійна, довготривала ФА є необхідним фактором розширення сфер діяльності людини, а в екстремальних умовах довкілля підвищує її стійкість та працездатність.

Кожний фактор, що діє на організм, викликає відповідь, адекватну якості та силі подразнення, але в кожній такій захисній реакції наявний неспецифічний компонент реактивності організму, що характеризує загальний стан напруження, ступінь активації систем збереження гомеостазу. Саме цей неспецифічний компонент реагування характеризується як загальний адаптаційний синдром (стрес).

Фізіологічна адаптація до екстремальних факторів може проходити ще за типом реакції «активації» чи «тренування».

В. Казначеев розрізняє також «спринтерів», що володіють потужними фізіологічними реакціями, але здатні підтримувати їх тільки короткочасно, та «стаєрів», які можуть підтримувати гомеостаз тривалий час, але за середнього навантаження [3]. Фізіологічна адаптація може бути активною (через гіперфункції біологічних систем) і пасивною (через їх гіпофункції), наприклад, зимова сплячка. Розрізняють негайну (термінову) та довгочасну (тривалу) ФА. Остання виникає поступово внаслідок тривалої чи багаторазової дії на організм певних подразників.

Поняття ФА об'єднує процес і його результат, стан, до якого призводить адаптація.

Ф. Меєрсон [3] виділив генотипічну адаптованість (набуття організмом стійкості до зовнішнього середовища в процесі тривалої еволюції, що закріплена генетично і передається у спадок) і фенотипічну (процес набуття стійкості до певних факторів середовища, який розвивається впродовж індивідуального життя).

М. Мірахімов пропонує розрізнити початкову, перехідну та стабільну стадії адаптованості [3].

Адаптованість характеризується сукупністю структурно-фізіологічних особливостей, кількісних та якісних змін, реакцій, властивостей, показників, які проявляються на всіх рівнях функціонування організму: субмолекулярному, молекулярному, біохімічному, мембранному, клітинному, тканинному, органному, системному та всього організму, а також на рівні популяцій, видів, біогеоценозів, екосистем. Розрізняють кілька ступенів адаптованості:

– недостатню, коли в нових умовах рівень функціонування організму знижується;

– задовільну, коли нормальний, звичайний рівень функціонування забезпечується неекономічними енерговитратами;

– оптимальну, коли необхідний рівень функціонування забезпечується мінімальними енерговитратами.

Адаптованість може також характеризуватися проміжними якісними станами між ними. Адаптаційні реакції, адаптивність, адаптованість найповніше проявляються під час дії на організм екстремальних факторів, які вимагають повної мобілізації функціональних резервів організму, тому на особливу увагу дослідників заслуговують альпіністські сходження, космічні польоти, антарктичні та морські експедиції, переходи пустелі, спортивні змагання, спеціальні тести.

В Україні особливий внесок у вивчення ФА зробили І. Мечников, В. Вернадський, Д. Гродзинський, М. Сиротинін, який розробив концепцію поступової ступеневої активної ФА до гіпоксії для підвищення стійкості, працездатності, спортивних результатів, а також лікування, профілактики, реабілітації [1; 3].

Функціональна адаптація покладена в основу методів гіпокситерапії.

#### **Еволюційні аспекти адаптації**

Уже в 1939 р. було опубліковано монографію [4], в якій проблема адаптації була висвітлена найбільш повно на той час.

Подальше багатопланове, багаторічне дослідження проблеми в порівняльно-фізіологічних, еволюційному аспектах на всіх рівнях організму із застосуванням адекватних сучасних методів і математичного моделювання [5] стало широким загальнобіологічним підходом до розкриття механізмів адаптації, порушення функцій, розвитку гірської хвороби, надійності функціонування організму в екстремальних умовах.

Широке використання філогенетичного та онтогенетичного підходів, вивчення резистентності й реактивності на тваринах багатьох видів дозволило встановити спільну закономірність: з ускладненням організації в процесі філогенезу резистентність до різкого падіння парціального тиску кисню зменшується, а реактивність збільшується, що забезпечує високоорганізованим тваринам і людині більшу можливість компенсації дефіциту кисню й збереження нормального рівня життєдіяльності за помірного зниження парціального тиску кисню у вдихуваному повітрі. Завдяки цим дослідженням школи М. М. Сиротиніна [4–6] вчення про реактивність як властивість зміни життєдіяльності цілісного організму в результаті впливу на нього різних факторів зовнішнього середовища склалося в закінченому вигляді й було обґрунтовано концепцію зміни реактивності та резистентності у філогенезі та онтогенезі. Вона, у свою чергу, сприяла розвитку вчення про гіпоксію [6].

Всебічні дослідження гіпоксичних станів завжди були визначальними в наукових вишукуваннях учених школи М.М. Сиротиніна [2]. Вони допомогли сформулювати основні уявлення про адаптацію до гіпоксисбарії як про процес становлення нового стійкого стану, що забезпечує надійність функціонування організму в змінених умовах середовища.

### Порівняльний та еволюційний аспекти адаптації до гіпоксії на прикладі комах

Дослідження комах привертало увагу протягом усієї історії розвитку природничих наук. Однією з найважливіших причин цього є велика чисельність комах у різних часах в екстремальних умовах, наприклад, у горах. Але вивчення механізмів адаптації комах до гірських умов має не тільки теоретичний інтерес.

У разі моделювання ситуацій перенесення живими організмами умов космічних польотів чи умов на інших планетах комахи є надзвичайно важливим об'єктом як організми з високими рівнями захисту та виживання в екстремальних ситуаціях.

Під час вивчення тих адаптаційних характеристик, які можуть бути успадковані, важливими факторами є короткий час життя комах та часта зміна поколінь, що дає змогу відслідковувати закріплення таких змін у процесі еволюції.

На ЕМБС у 2004–2005 рр. проводилися роботи з вивчення адаптаційних механізмів у комах. Було встановлено, що на відміну від адаптації організмів вищих ссавців адаптація комах реалізується своїми, відмінними від ссавців, стратегіями.

Об'єктом вивчення стали передусім нічниць – совки (Noctuidae, Lepidoptera), зигени (Zygaenidae) – на великих висотах, де зазначені групи були малочисельними і домінували інші, збирали також інші види.

Для збирання комах застосовували методи денного та нічного зборів, використовуючи світлову пастку. У деяких випадках застосовували феромони.

Збір проводили на трьох висотах: 2100 м над рівнем моря (Баксанська ущелина в районі г. Чегет, смуга гірських лісів), 2800 м над рівнем моря (г. Чегет, субальпійські луки), 3100 м над рівнем моря (пік Терскол, верхня частина субальпійських луків, де влітку 2004 р. проходила межа снігової лінії). Для кожної висоти аналізували видовий склад, загальну кількість зібраних комах, поведінкові відмінності та відмінності в кольорі – малюнку.

Лісові види нічниць, які поширені на Кавказі, є звичайними для більшості регіонів Палеарктики:

*Arpamea illyria*, *Euchalcia variabilis*, *Xestia ohreago*, *Diachrysis chrysis*, *Syngnapha interrogationis* та багато інших. Деякі види зареєстровані тільки на Кавказі: *Cucullia propingua*, *Autographa aemula*.

Траплялися представники степових видів, хоча і в невеликій кількості – деякі види *Cucullia*, *Acronicta euphorbiae*. На цій же висоті були добре представлені деякі види зиген *Zygaenidae* (*Z. loniceriae*, *Z. filipendulae*, інші). Вище 2800 м над рівнем моря з *Macrolepidoptera* траплялися поодинокі екземпляри, здебільшого тут реєстрували представників *Microlepidoptera*, кількість яких також помітно зменшувалася. На висоті 3100 м над рівнем моря можна було зібрати лише представників *Muscidae* (включаючи *M. domestica*) та кілька екземплярів *Microlepidoptera*.

Аналізуючи загальну кількість зібраних на різних висотах комах, можна зробити попередній висновок про те, що кількість нічниць, що змінюється залежно від висоти, можна описати кривою з максимумом на висоті приблизно 2100 м над рівнем моря. Вище цієї відмітки кількість нічниць поступово спадає до нуля на висоті 3100 м над рівнем моря. Криві спадання кількості для *Microlepidoptera* та *Muscidae* справа від максимуму (для більших висот) більш пологі, ніж для нічниць тобто представники цих груп комах зареєстровані на таких висотах, де нічниць вже не було. Ці дані добре узгоджуються з даними інших авторів, отриманих для інших регіонів планети [7].

За теорією [6], організм реагує на несприятливі умови, наприклад, високогір'я, які можуть призводити до змін у поведінці комах або до гормональних змін (зміни відтінків забарвлення).

На сьогодні достовірно зареєстрували лише поведінкові відмінності у комах (Noctuidae, меншою мірою *Muscidae*) зі зміною висоти.

Особини, які демонстрували надзвичайно активну поведінку на висоті 2100 м над рівнем моря, на висоті 2800 м над рівнем моря були пасивні, найчастіше або завмирили непорушно на рослинах, або мляво по них повзали. Така поведінка була характерною і для сонячного теплого літнього полудня.

Отже, можна припустити, що саме нестача кисню є її причиною.

Літаючі комахи у разі намагання їх впіймати або несподіваних поривів вітру найчастіше «імітували смерть» раптово завмирили, падали та губилися у рослинному покриві. Таку реакцію на висотах понад 2800 м над рівнем моря демонстрували переважна більшість комах, тоді як зі зниженням до 2100 м над рівнем моря її виявляли лише поодинокі особини.

### Адаптивні можливості ховрашків

Результати дослідження тварин у стані природної зимової сплячки для включення їх у замкнені екологічні системи під час освоєння космічного простору показали, що такі організми функціонують збалансовано та їхні тканини достатньо забезпечуються киснем. Було встановлено, що адекватні оксидотичні взаємини в умовах природної зимової сплячки забезпечуються на фоні значного зниження потреби тканин у кисні, збільшення в крові кількості еритроцитів і гемоглобіну, вмісту кисню в артеріальній крові та особливо вуглекислоти (до  $49,2 \pm 1,7$  об. % проти  $29,4 \pm 1,4$  об. % у активних особин), підтримки в м'язах напруги кисню на рівні  $14 \pm 1$  мм рт. ст. ( $18 \pm 1$  гПа), рівномірного зниження інтенсивності споживання кисню в різних тканинах – для тканин мозку, серця, м'язів однаковий ( $Q_{10} = 1,37$ ) та ін.

Проведені дослідження дозволили виявити деякі особливості гетеротермних тварин порівняно з гоміотермними. Тому постало питання про вивчення механізмів пристосування до умов гіпоксичного середовища у тварин, здатних до мінімізації життєдіяльності.

Було встановлено, що в крапчастих ховрашків українських степів у процесі ступеневої (поетапної) адаптації, а також після тривалого перебування в горах на висоті 3000 м над рівнем моря в умовах природного перебування зростає потужність систем, що відповідають не тільки за постачання, але й за утилізацію кисню.

Під час порівняння функціональних показників у ховрашків, привезених на висоті Кавказу, і ховрашків-аборигенів високогір'я також були помітні істотні відмінності, що свідчать про відмінність механізмів адаптації цих двох груп тварин.

В адаптованих до умов гірських висот степових ховрашків кількість еритроцитів збільшувалась, уміст гемоглобіну підвищувався й залишався протягом тривалого часу на високому рівні.

У ховрашків-аборигенів високогір'я ці величини відносно низькі, незважаючи на підвищену еритропоетичну активність кісткового мозку, що, мабуть, пов'язано зі збільшенням об'єму циркулюючої крові.

У ховрашків-аборигенів високогір'я адаптація характеризується збільшенням об'єму циркулюючої крові за незначного збільшення вмісту гемоглобіну в одиниці об'єму крові. Очевидно, це генетично закріплене в процесі тривалої еволюції пристосування є оптимальним щодо енерговитрат. Але зі збільшенням об'єму циркулюючої крові й потреби в підтриманні швидкості кровотоку на постійному рівні потрібна посиленна

робота серця, і дійсно – у таких ховрашків відношення маси серця до маси тіла більше, ніж у тих, що мешкають на рівнині.

В адаптованих до умов гірських висот ховрашків інтенсивність споживання кисню висока з тенденцією до деякого зменшення в разі збільшення терміну перебування в горах, а в гірських – відносно низька (тенденція до зниження зі збільшенням висоти).

Зниження інтенсивності споживання кисню, що забезпечує збереження гірської популяції, пов'язане з деяким зниженням загального рівня функціонування систем організму. Проте встановлений факт низької інтенсивності споживання кисню в гірських ховрашків не можна пояснити зниженим кисневим запитом життєво важливих органів.

Стан адаптованості зимовосплячих тварин до умов гіпоксичного середовища ймовірно сприятливий для перебігу зимової сплячки, оскільки період її у гірських тварин більш тривалий, ніж у рівнинних.

Отже, генотипна адаптованість гетеротермних тварин до умов гіпоксичного середовища на відміну від фенотипної адаптованості характеризується відносно низькими величинами вмісту гемоглобіну, кількості еритроцитів (зі збільшенням об'єму циркулюючої крові), інтенсивності споживання організмом кисню.

Механізм розвитку фенотипної адаптованості до гіпоксисбарії в гоміотермних тварин не відрізняється від такого в активних гетеротермних тварин [8].

Отже, процеси адаптації можуть розглядатися на рівні не тільки цілісного організму комах і ховрашків, а й систем організму. Так, багато уваги на ЕМБС було приділено вивченню адаптації системи дихання у ссавців і людей (див фотознімок).



Вивчення механізмів адаптації ховрашків у польових умовах на схилах Ельбрусу (2700 м над рівнем моря)

### Математична модель короткострокової адаптації до гіпоксії ссавців

Процес дихання, під час якого відбувається транспортування і масообмін респіраторних газів, розглядається як керована динамічна система, що описується системою диференціальних рівнянь та алгебричних співвідношень.

Параметрами керування (саморегуляції) є  $\dot{V}$ ,  $Q$ ,  $Q_{Cj}$ ,  $j = \overline{1, m}$ . Вони наведені в математичній моделі функціонування системи дихання [9]. Тим самим припускається, що виконавчими органами регуляції процесу дихання є дихальні м'язи, м'язи серця та гладенькі м'язи судин у тканинах.

Збурення, що діють на функціональну систему дихання, поділяються на зовнішні (зміна складу дихальної суміші, барометричного тиску навколишнього середовища) і внутрішні (зміна інтенсивності обмінних процесів в органах і тканинах), показниками яких є швидкості утилізації кисню ( $q_{Tj}^{(1)}$ ,  $j = \overline{1, m}$ ) та виділення вуглекислого газу ( $q_{Tj}^{(2)}$ ,  $j = \overline{1, m}$ ).

Роль короткотермінової адаптації системи дихання до гіпоксії полягає у виведенні збуреної динамічної системи транспортування і масообміну респіраторних газів у деякий стаціонарний стан, що буде стійким для сформованих умов життєдіяльності організму.

Для формального запису і розв'язання задачі необхідно задати:

– початковий стан системи, що характеризується фазовими змінними

$$P_{RP}^{(1)}, P_{RP}^{(2)}, P_{AL}^{(1)}, P_{AL}^{(2)}, P_{LC}^{(1)}, P_{LC}^{(2)}, P_A^{(1)}, P_A^{(2)}, P_{Cj}^{(1)}, P_{Cj}^{(2)}, P_{Tj}^{(1)}, P_{Tj}^{(2)}, j = \overline{1, m}, P_V^{(1)}, P_V^{(2)},$$

у момент  $\tau_0$  початку дії збурювальних факторів;

– область зміни параметрів керування:

$$\left. \begin{aligned} \dot{V}_{\min} &\leq \dot{V} \leq \dot{V}_{\max}, \\ Q_{\min} &\leq Q \leq Q_{\max}, \\ Q_{Cj, \min} &\leq Q_{Cj} \leq Q_{Cj, \max}, j = \overline{1, m}, \\ \sum_{j=1}^m Q_{Cj} &\leq Q; \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

– термінальну множину станів, обумовлену співвідношеннями:

$$\left. \begin{aligned} |G_{Tj}^{(1)} - q_{Tj}^{(1)}| &\leq \varepsilon_{Tj}^{(1)}, j = \overline{1, m}, \\ |G_{Tj}^{(2)} - q_{Tj}^{(2)}| &\leq \varepsilon_{Tj}^{(2)}, j = \overline{1, m}, \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

де  $\varepsilon_{Tj}^{(1)}$ ,  $\varepsilon_{Tj}^{(2)}$ ,  $j = \overline{1, m}$ , – досить малі додатні величини.

Розв'язанням сформульованої таким чином задачі короткотермінової адаптації є будь-який набір значень керувальних параметрів  $\dot{V}$ ,  $Q$ ,  $Q_{Cj}$ ,  $j = \overline{1, m}$  з рівняння (1), оскільки через деякий час він переводить збурену систему у стан, що характеризується умовами (2). При цьому рівень гіпоксії та ступінь нагромадження вуглекислоти в організмі будуть більш чи менш значними.

У зв'язку з цим задачу короткотермінової адаптації подано як задачу оптимальної саморегуляції. Припускається, що оптимальним є такий набір параметрів керування з рівняння (1), який забезпечує на траєкторіях руху збуреної динамічної системи мінімум функціонала:

$$I = \int_{\tau_0}^{\tau_0+T} \left[ p^{(1)} \sum_{l=1}^m \lambda_{Tj} (G_{Tj}^{(1)} - q_{Tj}^{(1)})^2 + p^{(2)} \sum_{l=1}^m \lambda_{Tj} (G_{Tj}^{(2)} - q_{Tj}^{(2)})^2 \right] d\tau,$$

де  $p^{(1)}$ ,  $p^{(2)}$  – коефіцієнти чутливості організму до гіпоксії і гіперкапнії відповідно;

$\lambda_{Tj}$  – коефіцієнти, що характеризують морфофункціональні особливості кожного органу чи тканинного регіону, їх «життєву значущість».

Під час розрахунків було прийнято, що

$$\lambda_{Tj} = \varphi\left(\frac{V_{Cj}}{V_{Tj}}\right), j = \overline{1, m}. \quad (3)$$

Зазвичай, квадратична функція  $\varphi$  від наведеного у відношенні (3) характеризує наповнюваність кров'ю одиничного об'єму тканинного резервуара. З моделлю короткотермінової адаптації проведено серію обчислювальних експериментів, результати яких наведено в таблиці.

Саморегуляція системи дихання відбувається і на етапах середньотривалої та довготривалої адаптації, коли протягом тривалого часу (тижнів, місяців) збурення діють на систему постійно або періодично повторюються. Це призводить до розвитку додаткових пристосувальних механізмів, які дозволяють у відповідь на збурення більш ефективно організувати обмінні функції в тканинах.

Модифікацію моделей адаптації на цих етапах буде викладено в наступних публікаціях.

### Регуляторна реакція організму і напруги кисню та вуглекислоти за різних видів збурень (короткотермінова адаптація)

Вид збурення	Параметр	Тканини					
		Мозок	Серце	Печінка	Нирки	Скелетні м'язи	Інші тканини
Фізичне навантаження 600 кгс·м/хв	$P_{Tj}^{(1)}$	26,2	15,7	43,8	60,5	13,0	37,2
	$P_{Tj}^{(2)}$	51,1	57,2	50,2	45,0	54,0	47,8
	$Q_{Cj}$	23,5	29,5	42,6	16,0	298,8	11,4
Гіпоксикація ( $P_A^{(1)} = 70$ , $P_A^{(2)} = 30$ )	$P_{Tj}^{(1)}$	32,2	20,8	38,1	44,0	26,0	36,1
	$P_{Tj}^{(2)}$	30,0	33,5	30,4	28,2	40,5	44,1
	$Q_{Cj}$	14,5	5,6	24,5	21,5	21,0	10,5
Гіпероксія ( $P_A^{(1)} = 205$ , $P_A^{(2)} = 42$ )	$P_{Tj}^{(1)}$	43,0	27,5	46,0	62,1	29,5	38,0
	$P_{Tj}^{(2)}$	47,0	38,0	47,0	45,0	50,0	48,0
	$Q_{Cj}$	13,6	4,0	20,5	14,5	17,5	8,5

**Примітка.** Величини  $P_{Tj}^{(1)}$ ,  $P_{Tj}^{(2)}$ ,  $P_A^{(1)}$ ,  $P_A^{(2)}$  подано у міліметрах ртутного стовпа,  $Q_{Cj}$  – у мілілітрах на секунду.

### Висновки

1. Перші дослідження механізмів адаптації комах та їх еколого-фауністичний аналіз у високогірних регіонах Кавказу (Приельбрусся) виявили певні закономірності. Наведено найбільш характерні види нічниць з їх списку для фауни Приельбрусся, де наявні як лісові, так і степові види. Отримано попередні дані про відмінності видового складу нічниць та Microlepidoptera залежно від висоти, що відображає реалізацію механізмів адаптації цих організмів на різних висотах. Розподіл кількості комах з висотою також може бути відображенням їх адаптаційних властивостей, оскільки є реалізацією однієї із класичних адаптаційних стратегій для цієї групи організмів. Крива розподілу кількості комах з висотою, побудована нами, загалом збігається з подібними результатами інших авторів, отриманих для інших регіонів світу [7], що може вказувати на найбільш загальні закономірності адаптації комах на різних висотах, на вплив фактора гір незалежно від їх географічного розташування.

2. Отримані відмінності в механізмах адаптації ховрашків до умов гірських висот можна пояснити так. Забезпечення тканин киснем визначається парціальним тиском кисню у вдихуваному повітрі, об'ємом легеневої вентиляції, загальною дифузійною поверхнею легень, кисневою ємністю крові, об'ємною швидкістю кровотоку в легенях і тканинах, градієнтом напруги кисню на всіх

етапах транспорту його до тканин, швидкістю оксигенації й дезоксигенації, часом контакту еритроцитів з киснем в легенях, співвідношеннями площі вентиляваних альвеол до площі функціонуючих капілярів, об'єму капілярного кровотоку до об'єму тканин та ін. Ці параметри й співвідношення не є постійними, вони можуть змінюватися залежно від функціональної потреби й умов навколишнього середовища. Одні з них (об'єм легеневої вентиляції, швидкість кровотоку) збільшуються навіть за короткочасної, інші (киснева ємність крові) – за довгострокової кисневої недостатності. Але збільшення цих параметрів має межі, обумовлені функціональними можливостями, "вартістю" адаптації, зворотними взаємозалежностями, коли збільшення одного показника веде до зменшення іншого й т. д. Тому не дивує строката картина функціональних змін при адаптації до високогір'я – вони обумовлюються видовими й індивідуальними особливостями організму, взаємозумовленістю функціональних показників, ступенем гіпоксії, тривалістю адаптації.

3. Подібні аналізи в подальшому стимулювали необхідність впровадження методів математичного моделювання адаптаційних процесів. Як приклад у роботі наведено модель короткострокової адаптації системи дихання у ссавців.

4. Адаптація організмів людей до гіпоксисбарії з урахуванням вікових змін реактивності організму збільшує їх працездатність, стійкість, захищає від передчасного старіння і сприяє довголіттю. З віком здатність організму пристосовуватись до гіпоксії зменшується, проте повністю не втрачається – літні люди можуть адаптуватись до гірських висот аж до 5000 м над рівнем моря.

#### Література

1. Білошицький П.В., Ключко О.М., Онопчук Ю.М. Результати деяких медико-біологічних досліджень українських вчених на Ельбрусі // Вісн. НАУ. – 2007. – № 2. – С. 10–16.
2. Білошицький П.В., Ключко О.М., Онопчук Ю.М. Вивчення проблем гіпоксії українськими вченими в районі Ельбрусу // Вісн. НАУ. – 2007. – № 3-4. – С. 44–50.
3. Білошицький П.В. Адаптація фізіологічна // Енциклопедія сучасної України. – 2002. – 1, А. – С. 180–181.
4. Сиротинін М.М. Життя на висотах та хвороба висоти. – К.: АН УРСР, 1939. – 225 с.
5. Молекулярні аспекти адаптації до гіпоксії // під ред. Ф.М. Серкова, П.В. Білошицького. – К.: Наук. думка, 1979. – 266 с.
6. Сиротинин Н.Н. Эволюция резистентности и реактивности организма. – М.: Медицина, 1981. – 236 с.
7. Brehm G., Colwell R., Kluge J. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevation gradient // Abstracts of XIV SEL Congress. – Roma (Italy). – 2005. – P. 20.
8. Белошицкий П.В. О физиологических особенностях горных сусликов // Молекулярные аспекты адаптации к гипоксии. – К.: Наук. думка, 1979. – С. 129–135.
9. Математическое моделирование в исследовании процесса адаптации организма к гипоксии / Ю.Н. Онопчук, П.В. Белошицкий, Д.И. Марченко и др. // Автоматизированный анализ гипоксических состояний. – Нальчик; М., 2003. – С. 193–195.

Стаття надійшла до редакції 20.03.08.