

Генеральные факторы высокогорий и адаптации к ним птиц

Э. А. ИРИСОВ

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

АННОТАЦИЯ

На основе анализа данных оригинальных исследований и материалов из литературных источников рассмотрены адаптивные эколого-физиологические реакции организма птиц на генеральные факторы больших высот, к которым автор относит низкое парциальное давление кислорода, интенсивную солнечную радиацию и высокий радиоактивный фон. К адаптации птиц к условиям высокогорий относятся реакции гемоглобина, его высокий полиморфизм у высокогорных птиц, механизмы увеличения кислородной емкости крови. Объясняется принципиальная разница гематологической функции костного мозга у птиц и млекопитающих. Ставится вопрос о соотношении и взаимодействии генеральных факторов больших высот в процессе адаптиогенеза птиц к условиям высокогорий.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема влияния абиотических факторов высокогорий на различные организмы издавна привлекала внимание биологов. Тенденции ко все большему освоению горных территорий, развитие авиации, а затем и космических исследований существенно повысили интерес к этой проблеме. В результате за последние десятилетия появилось значительное число фундаментальных работ по этой тематике, но большая часть их касается млекопитающих. Птицы как объект исследований оказались в меньшей мере в сфере внимания, так как их адаптивные реакции на факторы гор недостаточно хорошо укладывались в общую схему адаптивных процессов, свойственных позвоночным. Это побудило нас в 1962 г. начать изучение адаптации птиц к условиям горных стран.

Предпринятые исследования носили фронтальный характер, но в настоящей статье акцентировано внимание на результатах, касающихся влияния только тех факторов, которые свойственны значительным высотам и отсутст-

вуют либо имеют слабо выраженное проявление на равнине.

Глобальной закономерностью является падение с высотой общего барометрического давления и параллельно с этим снижение парциального давления кислорода, что ухудшает условия насыщения крови последним. На высоте, которой птицы достигают в природе, парциальное давление кислорода может составлять 20–25 % от содержания его на уровне моря. Птицы способны не только находиться, но и активно двигаться на высоте более 2 000 м, иначе говоря, почти на верхней границе тропосферы [1]. Эта уникальная способность из позвоночных присуща только им [2].

Другой важнейшей закономерностью является увеличение солнечной радиации с высотой. Если учесть, что интенсивность солнечной радиации возрастает с подъемом на каждую тысячу метров примерно на 10 % [3], то ее величина на пределе вертикального распространения птиц окажется в два раза и более выше таковой на уровне моря независимо от широты. Из позво-

ночных только птицы способны переносить такие инсоляционные нагрузки [4].

Глобальный характер носит и нарастание природного радиоактивного фона с высотой, который складывается из излучений природных радиоактивных веществ горных пород и космических лучей. Суммарный фоновый уровень радиации в высокогорье может превышать нормальный фон в десятки раз и быть мутагенным фактором среды [5, 6].

Названные факторы мы считаем генеральными. Согласно нашей гипотезе [7], они сыграли ведущую роль в процессе становления класса птиц и их адаптиогенеза. Их влиянию и посвящена настоящая работа, хотя мы уверены в существенной значимости и ряда прочих факторов высоты и гор, таких как рельеф, криогенные проявления, горные катастрофы (вулканы, землетрясения, сели), облачность, электрические поля облаков, струйные течения, ионизация воздуха и др.

Недостаток кислорода на значительных высотах вызывает у птиц целый ряд адаптивных реакций крови как наиболее лабильной системы, участвующей в процессе газообмена. Большинство этих реакций одинаковы у позвоночных и отличаются лишь количественными их выражениями. Прежде всего, это адаптивное увеличение содержания в крови дыхательного белка — гемоглобина. Наивысшие показатели содержания гемоглобина в крови от 18,5 до 20,6 г% обнаружены у птиц, обитающих в высокогорье. У птиц горных популяций гемоглобина больше, чем у равнинных популяций того же вида. Среднее содержание гемоглобина у перелетных птиц равнин несколько больше, чем у оседлых равнинных, однако различие это недостоверно. Оседлые и перелетные птицы гор тоже обнаруживают различие по этому параметру, но тоже недостоверно. Содержание же гемоглобина у перелетных птиц гор достоверно выше, чем у перелетных птиц равнин.

Достоверно выше содержание гемоглобина у оседлых птиц гор по сравнению с оседлыми птицами равнин (рис. 1). Следует отметить, что увеличение гемоглобина у птиц в высокогорье связано не только с пониженным парциальным давлением кислорода, но и, как показали наши исследования, с повышенным уровнем солнечной радиации [8].

Из комплекса адаптации к гипоксии можно выделить несколько уровней согласованных механизмов, соотношение которых в организме таково, что в целом обеспечивается надежная и экономная адаптация. Одним из таких механизмов является генетически контролируемое свойство гемоглобина проявлять различное сродство к кислороду, что обеспечивает увеличение кислородной емкости крови при минимальных энергетических затратах.

Такой полиморфизм гемоглобина, дающий адаптивные преимущества в среде с дефицитом кислорода, найден у ряда видов птиц [9, 10]. П. А. Коржув [11] выделил у кур, уток, гусей, голубей и некоторых воробьиных две фракции гемоглобина. По другим данным [12], у кур и уток имеется три компонента гемоглобина.

Одновременное функционирование различных гемоглобинов, доставляемых к тому же разнокачественными эритроцитами, расширяет норму реакции организма [9], так как различные фракции гемоглобина отдадут тканям связанный с ними кислород при различных парциальных давлениях газа в окружающей среде. Биологическая роль гетерогенной системы гемоглобина состоит в повышении резистентности организма.

В исследованиях полиморфизма гемоглобиновых систем уделено очень мало внимания этому явлению у птиц, что побудило нас провести сравнительное исследование распространения различных фракций гемоглобина у птиц,

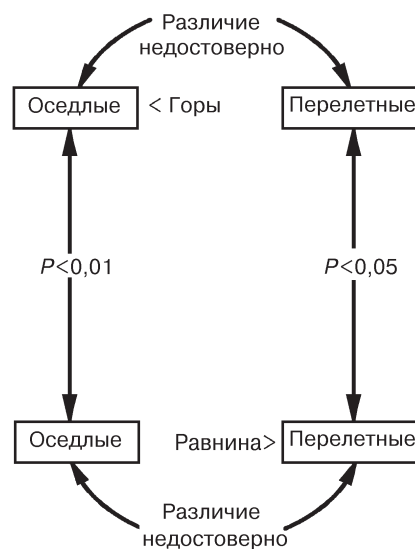


Рис. 1.

обитающих на равнине и в высокогорье. Была исследована кровь у 47 видов (140 особей) горных популяций (Алтай, 2500–3000 м) и 36 видов (70 особей) равнинных (Предалтайская равнина, 300 м). В результате выявлено, что гемоглобин у птиц горных популяций в большей мере, чем у равнинных, обладает полиморфностью. У большинства видов птиц (68 % от числа обследованных) как в горах, так и на равнине гемоглобин представлен двумя фракциями: катодной и анодной. Катодная фракция содержит наибольшее количество белка и является, видимо, основной.

У популяций ряда видов, обитающих и в горах, и на равнине, а также у некоторых горных видов гемоглобин имеет трехфракционный состав. Такой состав гемоглобина имели 27,6 % видов от числа обследованных в горах и 5,7 % – на равнине. Гомогенный гемоглобин найден у 31,4 % видов, обследованных на равнине, и у 8,5 % – в горах. У 35 видов птиц, обитающих на равнине, две фракции гемоглобина имели 22 вида, три фракции – 2 вида и одну – 10 видов. Среди птиц, обитающих в горах, 32 вида из 47 обследованных имели две фракции гемоглобина, 12 видов – три и 3 вида – одну.

Таким образом, у птиц в горах гемоглобин более гетерогенен, чем на равнине. Это, несомненно, расширяет норму реакции и создает определенные преимущества в процессе приспособления птиц к условиям высотной гипоксии. Трехфракционный гемоглобин наиболее распространен у птиц горных популяций, двухфракционный в равной мере встречается как у горных, так и у равнинных видов, гомогенный гемоглобин наиболее распространен у равнинных видов и редок у горных (рис. 2).

По современным представлениям [9], компенсаторное повышение содержания минорных фракций гемоглобина как переносчиков кислорода незначительно вследствие их низкого содержания в крови, а количество связанного ими кислорода почти такое же, какое связывает основная фракция. Но минорные фракции гемоглобина могут образовывать комплексы с органическими фосфатами при их повышенном содержании, что характерно для организма при гипоксии. В результате такого комплексования понижается сродство гемоглобина к кислороду, что улучшает снабжение тканей кислородом. По-видимому, наличие третьей

“малой” гемоглобиновой фракции в крови птиц также способствует увеличению кислородной емкости крови и приспособлению к жизни в условиях недостатка кислорода.

Из всех наземных позвоночных птицы имеют самое низкое сродство гемоглобина к кислороду. У них P_{50} колеблется от 37 до 58 мм. рт. ст. Это свойство возникло в процессе длительной эволюции и генетически закреплено. Особенности гемоглобина не коррелируют ни с уровнем филогенетического развития животных, ни с особенностями их экологии [13–16]. Приспособительные реакции повышения сродства гемоглобина к кислороду у высокогорных птиц, живущих постоянно на больших высотах, сохраняются из поколения в поколение даже тогда, когда птицы перемещаются в среду с более высоким содержанием кислорода [16].

Исследований газотранспортных свойств крови птиц в условиях высотной гипоксии не так уж мало [17–26], но почти все они сделаны на одомашненных видах, а если на диких, то содержащихся в неволе. Некоторые исследования проделаны без учета высоты местности. Специальных эколого-физиологических исследований в этой плоскости мало [27–34]. Анализ информации перечисленных источников приводит к заключению, что адаптивные реакции эритроцитов птиц к высотной гипоксии в сфере газотранспортных процессов, так же как

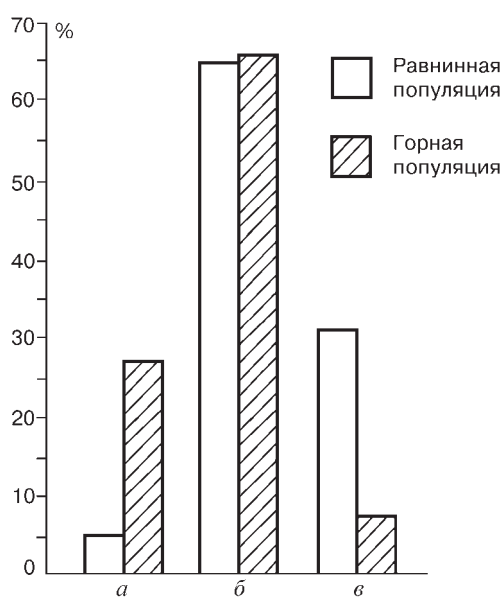


Рис. 2.

и ранее рассмотренные, очень близки таковым млекопитающих.

В целом с высотой наблюдается изменение эритроцитарной картины, которое сводится к увеличению кислородной емкости крови путем увеличения числа эритроцитов и их суммарной поверхности в единице объема крови, уменьшения размеров и изменения формы эритроцитов, проявляющегося в увеличении их эллипсоидности (рис. 3, 4).

Таким образом, в условиях высотной гипоксии у птиц функционирует комплекс скоординированных адаптивных реакций, в том числе увеличиваются содержание гемоглобина, степень его гетерогенности, интенсифицируется действие отдельных его фракций, возрастает число эритроцитов, увеличивается их эллипсоидность.

Следует обратить внимание на разницу гематологической функции скелета у птиц и млекопитающих. У птиц чрезвычайно резко выражена пневматизация скелета, и хотя степень ее у представителей различных систематических и экологических групп различна, но она всегда выше, чем у млекопитающих. Если у последних костный мозг составляет от 3,5 до 5,0 % от массы тела, то у птиц – от 1,7 до 2,5 %. По сравнению с млекопитающими птицы имеют более высокую температуру тела, более интенсивные окислительные процессы, более интенсивный обмен веществ. Учитывая также особенности

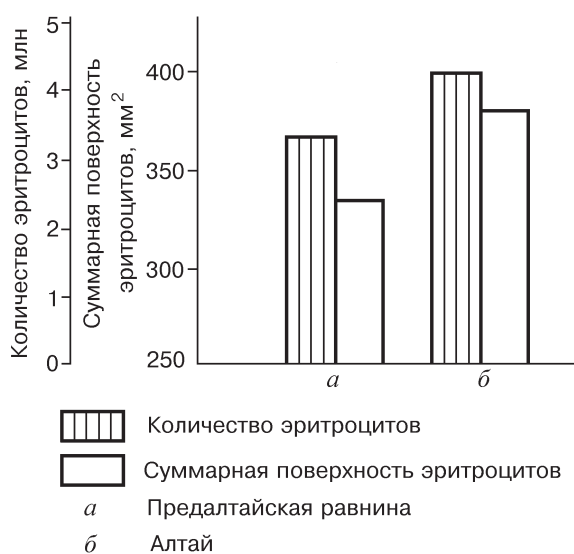


Рис. 3.

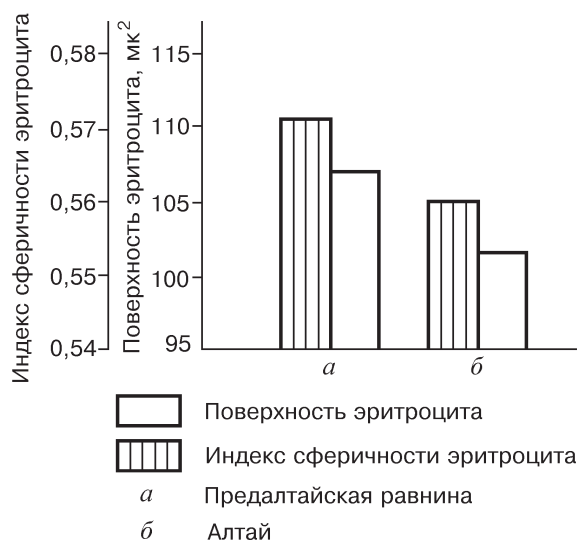


Рис. 4.

их экологии, выражающиеся в регулярной резкой смене высоты пребывания в течение малых промежутков времени, следовало бы ожидать, что очаги гемопоэза у них должны быть не меньшей или даже большей мощности, чем у млекопитающих. Однако это не так. У млекопитающих костный мозг активно участвует в пролиферации клеток в гипоксических ситуациях. Но это лишь одна из его функций. Относительно большое количество костного мозга у них имеет глубокий биологический смысл, так как этот очаг гемопоэза принимает активнейшее участие в процессе формирования плода в период беременности, увеличивая количество крови в организме на 25–30 %. Птицы же унаследовали от рептилий внеутробное развитие плода. С другой стороны, проблему высотной гипоксии они лишь отчасти решают с помощью описанных выше лабильных универсальных адаптивных механизмов. Радикальное же решение этой проблемы у птиц эволюционно пошло по пути принципиально иной организации дыхательной системы, представляющей собой уникальное, не имеющее аналогов среди позвоночных явление.

Различие дыхательных систем птиц и млекопитающих не ограничивается наличием у птиц воздушных мешков и особенностями циркуляции воздуха. Сами легкие у птиц морфологически радикально отличаются от легких млекопитающих. Конечные элементы легких у

млекопитающих представляют собой тупиковые мешковидные васкуляризованные альвеолы. У птиц эти элементы – сквозные трубки (парабронхи), обеспечивающие сквозной ток воздуха, который идет через легкие, непрерывно соприкасаясь с газообменной поверхностью. Особенность такой системы заключается в том, что воздух всегда течет через легкие от каудальной их области к краниальной как при вдохе, так и при выдохе [35], что обуславливает максимальную эффективность газообмена. Благодаря этому в оксигенированной крови, которая покидает легкие, парциальное давление кислорода больше, чем в выдыхаемом воздухе. Кровь, покидающая легкие, обменивается с воздухом, который только что вошел в легкие из задних мешков и в котором парциальное давление кислорода еще не снизилось. По мере прохождения через легкие воздух теряет кислород и насыщается двуокисью углерода, и на всем пути этот воздух встречает кровь со все более низким напряжением кислорода и поэтому отдает ей все больше и больше кислорода. Поэтому у птиц кровь может извлекать из легочного воздуха больше кислорода и отдавать в легких больше двуокиси углерода, чем у млекопитающих.

Детальные представления о работе дыхательной системы птиц достаточно подробно изложены в монографических работах последних лет [14, 35], и нет надобности их здесь излагать.

Сравнительная зоология дает достаточно материала о филогенетическом родстве рептилий и птиц. Однако она оказывается совершенно беспомощной в объяснении факторов, породивших столь специфическую дыхательную систему птиц. Мы считаем [7], что устройство легких и всей дыхательной системы птиц, а также уникальная их способность пребывать даже в условиях верхней границы тропосферы свидетельствуют о том, что зарождение этого класса и его последующая эволюция протекали в среде, обедненной кислородом. Такая ситуация в наземных условиях существует только высоко в горах.

Дыхательная система птиц приблизительно втрое мощнее таковой млекопитающих. Возникновение такой системы исключало надоб-

ность в мощных очагах гемопоэза в костях и с лихвой перекрывало возможности, которые могло обеспечить совершенствование универсальных адаптивных механизмов. Последние играют существенную роль лишь у группы ныряющих птиц, которая имеет относительно большое количество костного мозга и решает проблему функциональной гипоксии в немалой степени путем изменения состава красной крови.

Вторая проблема, с которой приходится сталкиваться птицам на больших высотах – это высокая инсоляция. Каким образом переносят инсоляционные нагрузки птицы, находясь на высотах в несколько тысяч метров? Прежде всего обращает на себя внимание то, что обследованные нами мелкие и крупные типичные высокогорные птицы имеют плотно прилегающее жесткое оперение. Жесткость оперению придает интенсивная пигментация, особенно стволов перьев. В том случае, когда апикальные части опахал перьев были светлые, то базальные части пера всегда оказывались меланизированными.

Меланиновая пигментация у птиц наиболее широко распространена в горах, особенно в высокогорье. Птицы, обитающие на самых больших высотах в горах, на всех континентах имеют исключительно черную окраску почти всего оперения [36]. Анализ данных из орнитологической литературы, освещающей орнитофауну наиболее высоких горных поднятий Земли, свидетельствует, что белые птицы (либо птицы со сплошным белым верхом), как правило, свойственны малым высотам. В горные регионы они изредка проникают в низкогорья. Наибольшее число видов с такой окраской обнаруживается в высоких широтах (приполярных областях). На значительных высотах белые (светлые) птицы не обитают.

Это дало повод для проведения эксперимента, в котором были использованы белые и темные голуби, доставленные в горы Алтая на высоту более 2000 м. Экспонирование птиц на солнце в третьей декаде июня в течение двух дней (по 9 ч) привело к ожогу кожи головы и частично шеи у белых птиц, что вызвало сплошное выпадение перьев на местах ожога, поражение верхних слоев кожи и даже гибель нескольких птиц, тогда как у темных голубей таких явлений не отмечено [36].

Таким образом, в горах черная либо темно-бурая (темная) окраска оперения обеспечивает экранирование от солнечной радиации, являющейся мощнейшим фактором больших высот.

Голова и шея у птиц в описанном эксперименте оказались наиболее уязвимыми для солнечных лучей, так как они покрыты наиболее мелким пером и с наименьшей общей толщиной покрова. Видимо, по этой причине в мировой фауне очень много видов, имеющих черную шапочку, черную голову или черную голову и верхние отделы шеи (рис. 5). Уместно заметить, что высотными дневными мигрантами, как правило, также являются черные (темно-бурые) птицы. Большинство же птиц, совершающих высотные миграции, начинают их после захода солнца и прекращают утром перед восходом. По всей вероятности, ночные миграции позволяют избежать влияния солнечной радиации на больших высотах при трансконтинентальных перемещениях птиц.

У высокогорных птиц в качестве экрана, защищающего от солнечных лучей, выступают и пигментированные участки кожи на голове под перьевым покровом вокруг глаз, ушей, уздечки. При сравнении равнинных и высокогорных популяций одного и того же вида оказывается, что кожные участки головы у высокогорных популяций пигментированы более интенсивно.

Мощная инсоляция на больших высотах сказывается не только на адаптивных процессах кожного и перьевого покровов взрослых птиц, но и на пигментации скорлупы яиц открыто гнездящихся птиц, на пигментации кожных покровов птенцов, а также на гематологических показателях. Так, по нашим наблюдениям, по-

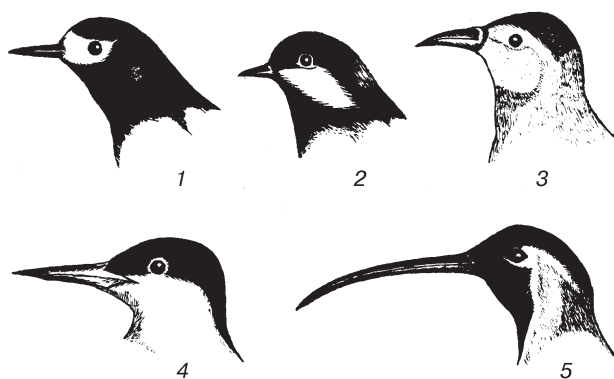


Рис. 5.

вышенная солнечная радиация вызывает увеличение гемоглобина в крови [8] и понижает количество лейкоцитов.

Как явствует из материалов по изучению домашних птиц, увеличение ультрафиолетового облучения вызывает увеличение количества эритроцитов, их общей поверхности [37], влияет на свертываемость крови и ее фибринолитическую систему [38, 39].

В числе генеральных факторов высокогорья нами назван также повышенный природный радиоактивный фон. Измерений его ранее не проводилось, и какие-либо данные на этот счет в литературе отсутствуют.

Нами были проведены измерения природного радиоактивного фона на Алтае в местах расположения гнезд высокогорных птиц на высотах 2500–3000 м. Если учесть, что нормой считается радиоактивный фон 12 мкр/ч, то в большинстве вариантов верхний предел его увеличен примерно в 2–3 раза. На высокогорьях Памира (3500–3600 м) мы получили более высокие показатели, превышающие норму в 7–8 раз. Таким образом, отдельные популяции птиц в высокогорье находятся в условиях повышенного радиоактивного фона, который может обуславливать спонтанный мутагенез [40]. Мы считаем, что видовое (подвидовое) многообразие птиц в горных странах в настоящее время есть результат действия на птиц в процессе эволюции главным образом фактора повышенного природного радиоактивного фона [41].

Адаптированностью к большим высотам в горах, а именно к условиям повышенного природного радиоактивного фона, видимо, следует считать и пониженную плодовитость птиц в условиях высокогорий [42]. Пониженное число яиц в кладках у горных популяций по сравнению с теми же видами воробьиных на равнине в свое время позволило Л. С. Степаняну [43] назвать это явление гипсоморфным эффектом. В последующие годы существование этого эффекта получило подтверждение в ряде исследований.

Если следовать представлениям Д. Лэка [44], то число яиц в кладке определяется количеством птенцов, которое родители в состоянии выкормить. Р. Л. Потапов [45] полагает, что на уменьшение плодовитости птиц на больших высотах влияет недостаток пищи, а не

специфические физические условия высокогорья. В сущности, в основе этих трех предположений лежит один фактор — трофический.

С. П. Чунихин [46] пытался объяснить это явление на основе динамики популяций, сравнивая условия обитания в горах с островными, при которых снижение плодовитости является закономерностью, но эта точка зрения не получила дальнейшего развития.

Перечисленные объяснения нельзя считать достаточно убедительными, так как они весьма уязвимы для критики, что осознавал каждый из авторов.

Наши тридцатилетние исследования адаптации птиц к условиям горных стран позволяют высказать некоторые соображения относительно причин пониженной плодовитости птиц в высокогорье. Прежде всего, для понимания рассматриваемого вопроса целесообразно посмотреть на проблему не только с точки зрения орнитологии, а с общепробиологических позиций: влияют ли высокогорные условия на плодовитость позвоночных? На этот вопрос мы найдем утвердительный ответ в ряде публикаций [45–52].

Современными исследованиями доказано, что плодовитость у людей-аборигенов в высокогорьях Африки, Азии и Америки снижена [51]. У мышевидных грызунов отмечено уменьшение величины выводка у аборигенных видов с высотой [54–56]. Нам не удалось найти сведений о понижении плодовитости амфибий и рептилий в достаточно высоких горах. Но приведенная информация о плодовитости человека и ряда видов млекопитающих свидетельствует, что уменьшение плодовитости на больших высотах — явление, свойственное высшим позвоночным. Результаты различных исследований позволяют утверждать, что условия высокогорий отрицательно влияют на репродуктивную функцию. И наиболее существенным из факторов мы считаем повышенный радиоактивный фон. Так, например, у птиц Гималаев и птиц Анд на высотах более 4 000 м кладки, как правило, содержат значительно меньше яиц (1–3), чем на равнине.

Весьма интересен вопрос о соотношении и взаимодействии генеральных факторов высокогорий в процессе эволюции класса птиц. Так, если в становлении дыхательной системы веду-

щая ароморфная роль принадлежала фактору низкого парциального давления кислорода на высоте, то солнечной радиации принадлежит важнейшая подобная роль в образовании и развитии перьевого покрова, как защитного средства, с одной стороны, от ультрафиолетовой радиации, с другой — как одного из условий гомойотермии.

Фактор повышенного природного радиоактивного фона обеспечил в целом прогрессивную эволюцию класса птиц. Если два первых фактора сыграли ведущую роль в возникновении и развитии класса птиц, наделив их адаптивными качествами, которые мы сейчас у них находим, то последний, сыграв роль катализатора эволюции птиц, продолжает и в настоящее время выполнять ведущую роль в процессах видообразования в условиях достаточно высоких гор.

ЛИТЕРАТУРА

1. R. Laybourne, *Wilson Bull.*, 1974, 86, 461–462.
2. Э. А. Ирисов, Экологические аспекты изучения, практического использования и охраны птиц в горных экосистемах: Тез. докл. Всесоюз. симпозиума, Фрунзе, 1989, 39.
3. С. В. Калесник, Общие географические закономерности Земли, М., Мысль, 1970.
4. Э. А. Ирисов, Тез. докл. к 2-й сибирской орнитол. конф., Горно-Алтайск, 1983, 13–15.
5. В. И. Абрамов, В. А. Шевченко, Радиационный мутагенез и его роль в эволюции и селекции, М., Наука, 1987, 83–109.
6. И. Д. Александров, Радиационный мутагенез и его роль в эволюции и селекции, М., Наука, 1977.
7. Э. А. Ирисов, *Русский орнитол. журн.*, 1992, 1: 1, 51–56.
8. Э. А. Ирисов, Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью, Барнаул, Алтайск. кн. изд-во, 1977, 108–127.
9. Л. И. Иржак, Гемоглобины и их свойства, М., Наука, 1975.
10. Л. Проссер, Сравнительная физиология животных, М., Мир, 1977а, т. 2, 5–83.
11. П. А. Коржуев, Гемоглобин, М., Наука, 1964.
12. С. Manwell, С. М. А. Barer, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1963, 49, 496–504.
13. Н. А. Коржуев, *Успехи физиол. наук*, 1973, 4: 3, 69–112.
14. Л. Проссер, Сравнительная физиология животных, пер. с англ., т. 1, М., Мир, 1977, 349–421.
15. П. Хочачка, Дж. Сомеро, Стратегия биохимических адаптаций, пер. с англ., М., Мир, 1977.
16. З. И. Барбашова, Экологическая физиология животных, ч. 2, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1981, 68–91.
17. Н. Н. Rostorfer, A. Rigdon, *Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hole*, 1947, 92, 23–30.
18. Р. О. Altland, *J. Appl. Physiol*, 1961, 16, 141–143.
19. R. R. Burton, A. H. Smith, *Ibid.*, 1967, 22, 782–785.

20. R. R. Cohen, *Physiol. Zool.*, 1969, 42, 120–125.
21. J. J. McGrath, *J. Appl. Physiol.*, 1971, 31, 274–276.
22. L. G. Jaeger, J. J. McGrath, *Ibid.*, 1974, 37, 357–361.
23. W. W. Weathers, G. K. Snyder, *J. Comp. Physiol.*, 1974, 93, 127–137.
24. H. Kadono, E.L. Besch, *Environ. Physiol. Biochem.*, 1974, 4, 1–6.
25. J. M. Colacino, D. H. Hector, K. Schmidt-Nielsen, *Resp. Physiol.*, 1977, 29, 265–281.
26. C. Carey, M. L. Morton, *Comp. Biochem. Physiol.*, 1976, 54 A, 61–74.
27. В. Н. Куранова, Э. А. Ирисов, Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью, Барнаул, Алтайск. кн. изд-во, 1977, 118–127.
28. В. Н. Куранова, Э. А. Ирисов, Вопросы биологии, – Томск, Изд-во Томск. ун-та, 1978, 25–33.
29. Э. А. Ирисов, Кислородный режим организма и механизмы его обеспечения: Тез. докл. Всесоюз. конф., Барнаул, 1978, 41.
30. Э. А. Ирисов, В. Н. Куранова, Там же, 95–96.
31. Э. А. Ирисов, С. И. Камаева, О. А. Андрияшина и др. Методы комплексных исследований сложных гидросистем, Томск, Изд-во Томск. ун-та, 1980, 129–143.
32. Э. А. Ирисов, О. А. Ирисова, Адаптации на разных уровнях биологической организации: Тез. докл. VI Всесоюз. конф. по экологической физиологии, т. 2, Сыктывкар, 1982, 103.
33. О. А. Ирисова, Э. А. Ирисов, Морфологические параметры эритроцитов, их изменчивость и характер связи, М., 1987. Деп. в ВИНТИ 18.05.87. № 3487–В87.
34. О. А. Ирисова, Э. А. Ирисов, Параметры крови птиц семейств дроздовых и вьюрковых, обитающих в горах различных широт. М., 1987. Деп. в ВИНТИ 18.05.87. № 3486–В87.
35. К. Шмидт-Нильсен, Физиология животных. Приспособление и среда, т. 1, М., Мир, 1982.
36. Э. А. Ирисов, Орнитологические проблемы Сибири: Тез. докл. к конф., Барнаул, 1991, 124–125.
37. Э. А. Ирисов, Явления в природных комплексах Алтая, обусловленные вертикальной зональностью, Барнаул, Алтайск. кн. изд-во, 1977, 102–107.
38. В. Н. Гилярова, Г. М. Франк, Ультрафиолетовое излучение, М., Медицина, 1966, 162–167.
39. А. Т. Платонова, Влияние солнечной активности на атмосферу и биосферу Земли, М., Наука, 1971, 191–193.
40. Е. Д. Рождественская, К.Ф. Новикова, Влияние солнечной активности на атмосферу и биосферу Земли, М., Наука, 1971, 193–198.
41. А. М. Кузин, Природный радиоактивный фон и его значение для биосферы Земли, М., Наука, 1991.
42. Э. А. Ирисов, Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия: Тез. докл. конф., Фрунзе, 1990, 58–59.
43. Л. С. Степанян, *Журн. общ. биологии*, 1970, 5, 609–614.
44. Д. Лэк, Численность животных и ее регуляция в природе, пер. с англ., М., Изд-во иностр. лит., 1957.
45. Р. Л. Потапов, Биология птиц, М.–Л., Наука, 1966, 3–119.
46. С. П. Чунихин, Мат-лы III Всесоюз. орнитол. конф., кн. 2, Львов, 1962, 237–238.
47. Дж. Уайнер, Биология человека, пер. с англ., М., Мир, 1968, 331–439.
48. Н. В. Башенина, Пути адаптации мышевидных грызунов, М., Наука, 1977.
49. М. В. Гулидов, Внешняя среда и развивающийся организм, М., Наука, 1977, 174–201.
50. И. Б. Смирнова, Э. Я. Граевский, М. М. Константинова, А. А. Нейфах, Там же, 1977, 91–126.
51. Е. Дж. Клегг, Биология жителей высокогорья, пер. с англ., М., Мир, 1981, 78–134.
52. Р. Крус-Кок, Там же, 59–77.
53. Н. П. Дубинин, Общая генетика, М., Наука, 1986.
54. H. Kahman, *J. Halbgewachs, Säugetierk. Mitt.*, 1962, 10: 2, 64–82.
55. М. И. Рудишин, *Наук. зап. нар. прир. муз. АН УССР*, 1962, X, 122–127.
56. В. Н. Большаков, Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям, М., Наука, 1972.

General Factors of High Altitudes and Birds' Adaptation to Them

E. A. IRISOV

*Institute of Animal Systematics and Ecology
Siberian Branch of the Russian Acad. Sci.*

On the basis of analysis of original studies and of bibliographic data, adaptive ecophysiological reactions of birds' organism to general factors of high altitudes, to which the author ascribes low partial pressure of oxygen, intense solar radiation, and high radioactivity background, are considered. These include reactions of hemoglobin, its high polymorphism in high mountain birds, and mechanisms of increasing blood oxygen capacity. The fundamental difference in hematological, function of bone marrow between birds and mammals is explained. The question of relationship and interaction of general factors of high altitudes in the process of birds' adaptation of high altitudes condition is raised.