

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Н. С. СТРОГАНОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ И ГАЗООБМЕН У РЫБ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 13 VI 1940)

Нами было проведено исследование общего газообмена (потребление O_2 , выделение CO_2 , NH_3 , дыхательный ритм) у гамбузий разного физиологического состояния (молодые рыбки, у которых пол еще не дифференцирован, самцы, виргильные самки, беременные самки) и у взрослых окуней при разных температурах. Перед опытом рыбы выдерживались при определенной температуре.

Кислород определялся по Ридль и Стюарту, CO_2 —титрованием пробы $NaOH$ до $pH=8,37$ с поправкой на связывание с NH_3 ; NH_3 определялся в дистиллате с реактивом Неслера колориметрически.

Полученные результаты могут быть сведены в следующие положения:

1. С увеличением температуры увеличивается потребление O_2 , выделение CO_2 , NH_3 и увеличивается дыхательный ритм. Графически изменения этих процессов с ростом температуры выражаются двумя S-образными кривыми.

2. Переход одной S-образной кривой в другую S-образную совпадает с той температурой, при которой длительное время находились рыбы перед опытом. Эта зона температур, которую я обозначаю как температурную зону адаптации, занимает у гамбузии $5-7^\circ$. В температурной зоне адаптации процессы потребления O_2 , выделения CO_2 и NH_3 рыбой протекают с наибольшим постоянством. Иными словами, в этой зоне температур физиологический процесс меньше всего зависит от изменения температуры во внешней среде, т. е. гамбузии (так же и окуни) в отношении газообмена в температурной зоне адаптации похожи на гомотермных животных или очень близки к ним.

3. Для нас представляло интерес не столько количественное изменение газообмена, сколько соотношение процессов, составляющих газообмен. Нам думается, что с физиологической точки зрения наиболее существенным для организма является не столько количественный рост газообмена с увеличением температуры, сколько изменение в соотношении звеньев, составляющих этот процесс.

Поэтому нами были определены коэффициенты, характеризующие некоторые соотношения (выделение CO_2 и потребление O_2 —дыхательный коэффициент—ДК; выделение аммиачного азота и потребление O_2 — N/O ; потребление O_2 и дыхательный ритм— O/P).

4. ДК и N/O наиболее постоянны в температурной зоне адаптации, а при изменении температуры от этой зоны ДК и N/O изменяются. С пони-

жением температуры от температурной зоны адаптации ДК у всех исследованных рыб (окунь и гамбузия) увеличивается ($DK > 1,0$), а с повышением температуры от этой зоны несколько понижается (у самцов доходит до 0,63) и при близклетальной температуре (35° для гамбузии и 26° для окуня) ДК опять увеличивается. Наиболее сильно изменяется ДК при сдвиге температуры от температурной зоны адаптации у беременных самок и у половозрелых самцов гамбузии.

N/O наиболее сильно изменяется у виргильных самок и наиболее устойчиво у беременных самок. Аммиачного азота выделяется у гамбузий примерно в 10 раз меньше, чем потребляется O_2 . Количество выделяемого аммиачного азота больше всего у виргильных самок, меньше всего у молодых. Следовательно, у растущей молодой рыбы азотсодержащие вещества тратятся более экономно, чем у взрослой рыбы.

Сопоставляя изменения ДК и N/O с изменением температуры, так же легко видеть, что при отклонении температуры от температурной зоны адаптации происходит изменение коэффициентов ДК и N/O не в одинаковой степени. С изменением температуры у виргильных самок происходит сильное изменение как ДК, так и N/O, а у молодых рыбок и беременных самок более сильно изменяется ДК и очень мало изменяется N/O. Отсюда можно заключить, что регулятивные, адаптивные, в физиологическом смысле слова, процессы протекают у молодых и беременных самок преимущественно за счет неазотсодержащих веществ (углеводы и жиры), а у виргильных самок за счет белков, жиров и углеводов.

5. Нами были специально адаптированы гамбузии к более высокой температуре ($25-29^\circ$). У них получены все те же закономерности, что и описано выше, только переход одной S-образной кривой в другую (кривые, выражающие потребление O_2 , выделение CO_2 и NH_3) совпадает с этой температурной зоной адаптации ($25-29^\circ$).

6. Поглощение кислорода рыбой за одно дыхание (O/P) не остается величиной постоянной, а меняется с изменением температуры. В температурной зоне адаптации O/P наиболее высок (особенно у окуня), а с изменением температуры от температурной зоны адаптации O/P падает. С повышением температуры от этой зоны после первоначального уменьшения наблюдается опять увеличение O/P. Причем это увеличение O/P у окуня не достигает уровня, который имелся в температурной зоне адаптации, а у беременной самки гамбузии значительно превосходит этот уровень. Иными словами, при некотором увеличении температуры от температурной зоны адаптации у беременных самок наблюдается большее потребление кислорода за одно дыхание, несмотря на значительно учащенный дыхательный ритм и, следовательно, более поверхностное дыхание.

7. После этих наблюдений были поставлены опыты на скорость физиологической адаптации. Из предыдущих опытов можно заключить, что рыбы, находящиеся длительное время при определенной температуре, физиологически адаптируются к ней. Создается определенный уровень обмена с определенной координацией в соотношении между отдельными звеньями, составляющими обмен. Организм как бы физиологически несколько перестраивается, приспособляя (настраивая) координирующие процессы к новой температуре. В результате такой перестройки (или, как я называю, физиологической адаптации) процесс газообмена протекает более постоянно, мало изменяясь с изменением температуры во внешней среде, в этой новой адаптационной температурной зоне. Для выяснения вопроса: как скоро адаптируются рыбы к новой температуре и как изменяется газообмен в процессе физиологической адаптации, и были затем поставлены специальные опыты. Виргильные и беременные самки гамбузии предварительно адаптировались в температуре $23-27^\circ$, а затем посте-

ленно охлаждались со скоростью 2—3° в час до температуры в 16° (одна группа) и до 10° (другая группа). После достижения определенной температуры определялся газообмен у рыб в течение длительного времени. Температура опыта (16 или 10°) сохранялась постоянной за весь исследуемый период.

8. При таком переносе рыб в пониженную температуру (10°) наблюдается постоянное падение газообмена со временем, хотя рыбы непрерывно пребывают при постоянной температуре в 10°. Через 2½—3 суток от момента достижения рыбой 10° некоторые гамбузии гибнут (около 30% рыб). Виргильные самки погибли все через 7 суток, а беременные самки через 4 суток.

Коэффициенты ДК и N/O резко возрастают, причем у беременных самок больше, чем у виргильных. К моменту смерти рыб ДК у беременных самок достигает 3,9, у виргильных 2,76, а N/O у беременных самок достигает величины 0,45 и у виргильных 0,11 (при нормальных условиях 0,07—0,08). Дыхательный ритм и поглощение кислорода рыбой за одно дыхание все время падают.

Таким образом падение общего потребления O₂ со временем совпадает с падением дыхательного ритма и потребления O₂ рыбой за одно дыхание. Здесь ясно видно, что при такой постановке опыта гамбузии не способны физиологически быстро адаптироваться к такому ускоренному и значительному снижению температуры. Следовательно, на физиологическую адаптацию требуется какое-то время и кроме того сам процесс перестройки с одного уровня физиологических процессов (в первую очередь обмен) на другой не может совершаться координированно при таком сравнительно быстром понижении температуры. Физиологические процессы «сломлены», а не «согнуты» (образно выражаясь) на новый уровень температуры.

9. При понижении температуры до 16° сперва (от момента достижения 16°) также наблюдается падение всего газообмена в первые сутки, но затем идет его увеличение и на 6—8 сутки достигает постоянного уровня (прослежено в течение одного месяца).

Коэффициенты ДК и N/O также после 3—4 дней становятся постоянными величинами и численно равняются коэффициентам нормальных рыб.

Дыхательный ритм у гамбузий в первые 6 суток после понижения температуры до 16° возрастает, а затем уменьшается и спустя 15 суток остается величиной, почти постоянной, на уровне, какой был в первые часы пребывания рыбы при 16°.

При переводе этих рыб, пробывших в воде с температурой в 16° в течение 23 дней, в воду с температурой в 10° со скоростью охлаждения 2—3° в час, в первые 4 суток наблюдаются изменения в газообмене, по своему характеру (характер кривых) аналогичные изменениям в газообмене у рыб, находящихся первые 5 суток при температуре в 16°. После четырех суток пребывания этих рыб при 10° газообмен достигает определенной величины, которая поддерживается на одном уровне в течение длительного времени (прослежено в продолжение 1½ месяцев). Дыхательный ритм и поглощение O₂ рыбой за одно дыхание все же постепенно падает.

Если сравнивать продолжительность жизни гамбузий при 10°, переведенных от 25 к 16°, то разница получается большая. Ступенчатый переход от более высоких температур к пониженным дает возможность лучше перестроиться (физиологически адаптироваться) к новой температуре, чем если такой переход сделать достаточно быстро, когда организм не может физиологически скоординировать гармонично отдельные звенья, составляющие газообмен. Процесс физиологической адаптации (или физиологической настройки) к новой температуре (от 25 к 16° или от 16 к 10°) совершается в основном в первые 4—5 суток.

Из изложенного выше видно, что, во-первых, существует температурная зона адаптации, где процессы, составляющие газообмен, протекают наиболее координированно, а во-вторых, при изменении температуры от этой зоны происходит качественное изменение в обмене, происходит изменение в соотношении процессов, и, следовательно, сильно меняются коэффициенты ДК, N/O и O/P. Процесс перестройки (физиологической адаптации) на новый уровень совершается тем легче, чем меньше изменения в температуре.

На сегодняшний день, по существу, нет теории физиологического действия температуры, а есть данные по приложению формул физико-химиков к биопроцессам при изменении температуры. Существование у всех организмов, населяющих современную землю, «биологических нулей», «оптимальных зон», «нормальных интервалов температур» заставляет обратить особое внимание именно на эти физиологические особенности.

Лаборатория гидробиологии и физ.-хим. биологии
Института зоологии
Московского государственного университета

Поступило
13 VI 1940