

ФИЗИОЛОГИЯ

М. Е. ЛОБАШЕВ и Л. А. КОРЕНЕВИЧ  
ИССЛЕДОВАНИЕ СУБСТАНЦИОНАЛЬНОЙ АДАПТАЦИИ  
МЕТОДОМ ВИТАЛЬНОЙ ОКРАСКИ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 27 II 1947)

Многочисленными исследованиями установлено, что организм на всех этапах своего становления — развития способен привыкать, адаптироваться к сменяющимся условиям. Такая адаптация повышает жизнестойкость организма к неблагоприятным факторам среды, изменяет значение отдельных функций органа и, наконец, способна привести к морфологическим новообразованиям приспособительного характера. Однако вопрос о том, как изменяется реакция живого вещества клетки в процессе адаптации, до сих пор остается мало затронутым. В качестве одной из первых попыток в этом направлении нами был применен метод витальной окраски тканей организма. Насоновым (1) и его сотрудниками (2-4) было установлено, что обратимые повреждения в клетках сопровождаются увеличением их сорбционных свойств к кислым и основным красителям. Брауном и Ивановым (3) впервые был разработан объективный метод учета количества адсорбированной краски, которым мы и воспользовались в данной работе для целей изучения адаптации ткани.

**Материал и методика.** В качестве объектов исследования служили головастики жабы (*Bufo bufo*) и взрослые лягушки (*Rana temporaria*). Всего было проведено три серии опытов.

В первой серии брались две группы только что выклюнувшихся головастиков. В одной из них головастики подвергались 9-кратному воздействию высокой температуры 30—31° С в течение 30 мин., после чего они на 30 мин. переносились в сосуд с водой с температурой 17°. Другая группа, служившая контролем, постоянно находилась при температуре 17°. Через 12 час. после последнего воздействия температурой 30—31° обе группы головастиков одновременно помещались в сосуды с раствором нейтральной красной (концентрация 0,05%), где они свободно плавали, и оба сосуда помещались в водяную баню с температурой 32—33° на 20 или 30 мин. После такого воздействия головастики вылавливались и переносились в чистую воду для промывки и определения объема каждого из них. Затем они обсушивались на фильтровальной бумаге и помещались в подкисленный (1% HCl) спирт 94°. Количество спирта бралось в строгой пропорции к объему головастика. Величина экстрагированной краски в вытяжке определялась на ступенчатом фотометре Пульфриха и выражена в его условных единицах (*E*). В первой серии было сделано по десять измерений вытяжек для опыта и контроля.

Во второй серии опытов использовано три группы головастиков: две опытных и одна контрольная (*K*). Одна группа (*A*) приучалась к высокой температуре (26—28°) 9-кратной сменой высокой и контрольной температуры; вторая группа (*a*) подвергалась непрерывному воздействию высокой температуры (26—28°) в течение 4½ час. Затем первые две группы переносились в контрольную температуру (17°), из кото-

рой через 30 мин. (см. рис. 1), 12 час. и 24 часа пребывания в ней брались головастики и одновременно с контрольными подвергались воздействию высокой температуры (28—29°) в растворе нейтральной красной.

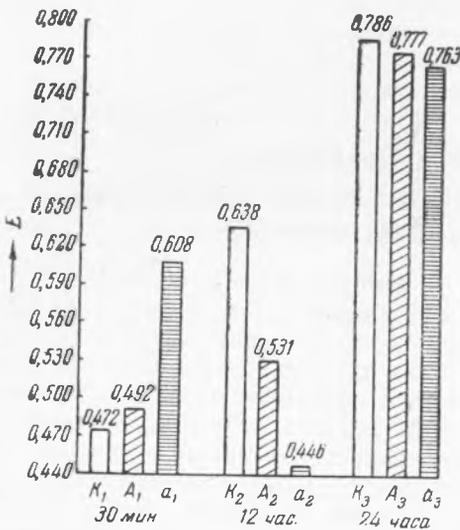


Рис. 1. Влияние последствия приучения к высокой температуре на изменение адсорбционных свойств тканей головастика жабы (*Bufo bufo*)

вались и опускались в подкисленный спирт; объем спирта брался в определенной пропорции к весу мышцы. Вытяжки фотометрировались. Результаты первой серии опытов приведены в табл. 1, второй — на рис. 1 и третьей — в табл. 2.

Результаты опытов. Цитофизиологи принимают (5), что прижизненное увеличение сорбционных свойств ткани является пока-

Таблица 1

Условия	Темпер. воздействия, °С	Длительность воздействия, мин.	Число повторных воздействий	Темпер. воздействия в нейтр. красной (через 12 час.)	E
Опыт . . . . .	30—31	30	9	32—33	0,262
Контроль . . . . .	17	30	9	—	—
	17	—	—	32—33	0,418

затем паранекротических изменений клетки, в основе которых лежит обратимая денатурация белков цитоплазмы. Следовательно, изменение количества адсорбированной краски может служить показателем степени повреждения ткани высокой температурой. Сравнивая интенсивность окраски вытяжек в опыте и в контроле, мы можем говорить о большей или меньшей степени повреждаемости ткани. Если в результате предварительного приучения головастика к высокой температуре адсорбция краски в опыте окажется ниже, чем в контроле, то вероятно, что ткань опытных головастика приобрела более высокую резистентность к действию высокой температуры. Данные, приведенные в табл. 1, с очевидностью доказывают, что количество краски, экстрагированной из контрольных головастика, оказалось на 121% выше, чем в опытной серии.

Следовательно, предварительное ритмическое воздействие в опыте

выработало в тканях организма головастиков адаптацию в виде повышения резистентности ткани к повышенной температуре.

Как видно на рис. 1, при испытании головастиков на адсорбцию краски при высокой температуре (28—29°) вскоре после приучения (через 30 мин.) к ней в опытных группах  $A_1$  и  $a_1$  значительно увеличивается количество адсорбированной краски по сравнению с контролем  $K_1$ . Более высокая адсорбция краски в группе  $a_1$  позволяет сделать вывод, что при ритмическом влиянии повреждающий эффект температуры значительно меньше, чем при монотонном действии.

При испытании головастиков через 12 час. контрольные головастички  $K_2$  оказались более чувствительными к высокой температуре, чем таковые в группах  $A_2$  и  $a_2$ . При этом важно отметить, что головастички группы  $a_2$ , испытавшие наиболее сильное воздействие, проявили наибольшую резистентность; головастички группы  $A_2$ , испытавшие ритмическое воздействие температуры, хотя и не пережили сильного повреждения ( $A_1$ ), но через 12 час. выявили значительно большую резистентность к температуре по сравнению с контролем. Это явление имеет принципиальное значение для понимания физиологического механизма онтогенетической адаптации.

Третье испытание — через 24 часа после пребывания головастиков в контрольной температуре — указывает на почти полную нивелировку адсорбционных свойств тканей головастиков. Это может говорить о том, что проявление резистентности ткани опытных головастиков было временным и обратимым явлением.

Таким образом, на основании результатов первой и второй серий опытов мы имеем основание говорить о том, что сама ткань и составляющие ее клетки способны привыкать, как бы „запоминать“ ранее пережитые воздействия. Результаты приведенных здесь опытов дают нам основание говорить о существовании субстанциональной адаптации. Под этим термином мы понимаем способность живого вещества клетки привыкать к факторам, воздействующим на него монотонно или ритмически.

Однако в приведенных опытах мы имели дело с целыми организмами. Чтобы убедиться в том, что и изолированная ткань проявляет адаптивную реакцию, нами была поставлена третья серия опытов со взрослыми лягушками, результаты которых приведены в табл. 2. Из данных этой таблицы видно, что мышцы левой ноги лягушки, предварительно адаптировавшихся к повышенной температуре (25°) в течение 11 дней, оказываются более резистентными к кратковременному воздействию высокой температуры (32—34°), чем мышцы лягушек, находившихся в низких температурах. Та же картина имеет место для эпителия лапки. Количество адсорбированной мышцами краски в высокой температуре у холодных лягушек больше, чем у тепловых. В низкой температуре ожидалось, наоборот, повышение сорбции краски мышцами тепловых лягушек в холоде и снижение сорбции у холодных лягушек. Однако четкой реакции мы не получили.

В опытах с лягушками мы видим, что адаптация к температуре 20—25° повышает резистентность ткани к более высокой температуре (32—34°). То же самое имело место с головастиками в первой серии опытов (табл. 1) Сходная картина обнаружена для гонады дрозофилы (6). Эти наблюдения позволяют предположить, что адаптация смещает границы или пороги повреждения ткани. Таким образом, расширение нормы реакции организма, повидимому, происходит благодаря сдвигу порога повреждения.

С точки зрения теории паранекроза (5) изменение нормы реакции в результате адаптации можно рассматривать как смещение границ паранекротической фазы, т. е. изменение границ обратимого повреждения. В свете этих соображений процесс адаптации представляется

как сохранение нормального функционирования клетки при новом состоянии нативных белков протоплазмы. По мере того как продолжается действие фактора в одном и том же направлении, происходит стабилизация этого измененного состояния белков протоплазмы с изменением той или иной функции клетки. Поэтому необычный для организма фактор в первый момент действует повреждающим образом в пределах обратимой фазы. Затем при длительном, монотонном или

Таблица 2

Объект испытания в растворе нейтр. красной (0,025%)	Адаптированные к темпер. 20—25° С (в течение 11 дней)		Находящиеся в температу- ре 3—8° С (контроль)	
	левая нога	правая нога	левая нога	правая нога
	t° 32—34°	t° 3—5°	t° 32—34°	t° 3—5°
Икрожные мышцы (m. gastro- spemius)	0,495 E	0,194 E	0,650 E	0,292 E
	0,670	0,297	0,726	0,239
	0,524	0,151	0,529	0,243
	0,197	0,139	0,778	0,362
	0,638	0,387	0,678	0,214
Эпителий кожи лапки	0,641	0,141	0,876	0,396

ритмическом его действии фактор, ранее повреждающий, перестает быть таковым и вызывает адаптивную или, точнее, адекватную реакцию клетки. Чем раньше в онтогенезе происходит такая перестройка белков цитоплазмы, тем вероятнее ее закрепление в дальнейшем ходе развития организма. В свете этих представлений обратимые реакции клетки являются не только защитными реакциями на кратковременные действия повреждающего агента, но, весьма вероятно, лежат и в основе адапционных реакций в онтогенезе.

Установленное нами явление субстанциональной адаптации может пролить свет на процесс стабилизации адаптивных реакций организма на ранних этапах эволюции. Адаптация цитоплазмы, повидимому, является одним из первичных свойств живого вещества, возникшего на основе паранекротической реакции. Субстанциональная адаптация, повидимому, является одной из самых древних реакций в организме. На первых ступенях развития животных и растений — в виде ли одноклеточных форм или когда появлялись первые признаки организации — способность протоплазмы привыкать к действию внешних факторов могла явиться одной из причин автономизации живых существ.

Вероятно, клетки разных тканей обладают различной способностью к адаптации. Например, клетки нервной системы организма, разделенной в процессе эволюции функцией интеграции разнообразных процессов в организме и являющейся своего рода амортизатором воздействий внешних условий, возможно, обладают более высокой способностью к процессу адаптации, чем клетки какой-либо другой ткани и системы; видимо, такой же высокой способностью к адаптации обладают клетки тканей органов, непосредственно соприкасающихся с факторами среды и выполняющих рецептивные функции, как, например, эпителий кишечника и др.

Биологический институт  
Ленинградского государственного университета

Поступило  
27 II 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> D. Nassonov, *Protoplasma*, 15 (1932). <sup>2</sup> W. Alexandrov, *ibid.*, 77 (1932).  
<sup>3</sup> А. Браун и М. Ф. Иванов, *Архив анат., гист. и эмбриол.*, 12 (1933). <sup>4</sup> Э. Айзенберг, там же, 13 (1934). <sup>5</sup> Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, *Реакция живого вещества на внешние воздействия*, изд. АН СССР, 1940. <sup>6</sup> М. Е. Лобашев, *Диссертация*, Ленинградск. гос. ун-т, 1946.