

В. Я. АЛЕКСАНДРОВ

## О СВЯЗИ МЕЖДУ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬЮ ПРОТОПЛАЗМЫ И ТЕМПЕРАТУРНЫМИ УСЛОВИЯМИ СУЩЕСТВОВАНИЯ

(Представлено академиком А. Д. Сперанским 14 I 1952)

Ведущим принципом советской биологии является принцип единства организма с окружающей средой. Из него следует, что для понимания жизненных явлений необходимо изучить свойства организмов и их частей в связи с условиями существования. Такой вывод обязателен для всех разделов биологии. Вместе с тем в цитологии он до сих пор находит слабое отражение. Изучение зависимости свойств протоплазмы от условий среды на многоклеточных организмах осложняется тем, что здесь факторы среды влияют на клетку опосредованно через целостную систему организма.

Настоящая работа имеет предварительный характер; она дает некоторые материалы, свидетельствующие о наличии связи между устойчивостью протоплазмы клеток мерцательного эпителия различных организмов к нагреву и температурой среды их обитания для пойкилотермных или температурой тела для гомойотермных форм. Мерцательный эпителий в качестве объекта был избран по двум причинам. Во-первых, он удобен для сравнительного анализа потому, что, за исключением большинства членистоногих и некоторых червей, имеется почти у всех групп животных; при этом он по своим морфо-физиологическим свойствам относительно сходен даже у филогенетически очень отдаленных форм. Во-вторых, по наличию или отсутствию мерцания легко судить об устойчивости клеток к температурному воздействию.

У моллюсков изучался мерцательный эпителий на наружных концах жабр, у амфибий — эпителий нёба или начала пищевода, у рептилий, птиц и млекопитающих — эпителий трахен. Определение теплоустойчивости кусочков эпителия у морских моллюсков производилось в морской воде, у пресноводных — в прудовой и у позвоночных — в соответствующих рингеровских растворах. Длительность нагрева во всех опытах равнялась 5 мин. Находились две температурные точки: А — минимальная температура нагрева, после которой уже наблюдается полное прекращение мерцания, и Б — максимальная температура нагрева, после которой еще сохраняется где-либо на препарате мерцательное движение. Средняя величина между температурами А и Б принималась в качестве условного предела теплоустойчивости протоплазмы. Определение предела будет тем точнее, чем меньше интервал между температурой А и Б. В опытах с моллюсками он был равен  $1,0^{\circ}$ , в остальных опытах не превышал  $0,5^{\circ}$ . Точность каждого определения  $\pm 0,1^{\circ}$ . Результат опыта регистрировался в течение первых 5 мин. после прекращения нагрева.

Полученные результаты приведены в табл. 1 и 2. На основании их можно сделать ряд предварительных заключений.

1. У исследованных пойкилотермных организмов теплоустойчивость протоплазмы не обнаруживает сезонных изменений и для особей данного вида в данном месте обитания является величиной весьма постоянной.

Таблица 1

№№	Вид, местообитание и сезон	Число опытов	Предел теплоустойчивости протоплазмы в °
1а	<i>Pecten islandicus</i> , Баренцево море, сублитораль, лето (июль) . . . . .	5	30,0
1б	То же, зима (март) . . . . .	2	30,5
2а	<i>Mutilus edulis</i> , Баренцево море, литораль, лето (июль) . . . . .	3	39,5
2б	То же, зима (январь, февраль) . . . . .	4	39,5
3а	<i>Anodonta sугnea</i> , окрестности Ленинграда, лето (август) . . . . .	4	43,0
3б	То же, зима (декабрь), из-под льда . . . . .	3	43,2
4а	<i>Unio pictorum</i> , окрестности Ленинграда, лето (август) . . . . .	3	44,0
4б	То же, зима (декабрь), из-под льда . . . . .	4	44,4

Действительно, мерцательные эпителии *Mytilus*, *Pecten*, *Anodonta*, *Unio*, *Rana temporaria*, исследованные летом в активном периоде жизни (табл. 1, №№ 1а, 2а, 3а и 4а; табл. 2, № 2а) и взятые в зимний период (табл. 1, 1б, 2б, 3б и 4б; табл. 2, № 2б), показали одинаковые пределы теплоустойчивости протоплазмы. Эта величина, повидимому, не изменяется и у гомойотермных во время зимней спячки. Изученные летучие мыши взяты были из природы (пещеры около Саблино) в марте с температурой тела около 5° и пущены в опыт до про-

буждения. Величина предела теплоустойчивости их мерцательного эпителия (табл. 2, №№ 6 и 7) близка к таковой других неспящих млекопитающих (см. табл. 2).

Таблица 2

№№	Вид, местообитание и сезон	Число опытов	Предел теплоустойчивости протоплазмы в °	№№	Вид, местообитание и сезон	Число опытов	Предел теплоустойчивости протоплазмы в °
1	<i>Triturus vulgaris</i> , окрестности Ленинграда . . . . .	3	43,7	6	Летучая мышь — кожан (в зимней спячке) . . . . .	2	46,4
2а	<i>Rana temporaria</i> , Ленинград, лето (май—июнь) . . . . .	4	41,7	7	Летучая мышь — ушан (в зимней спячке) . . . . .	2	46,1
2б	То же, зима (декабрь, март), из-под льда . . . . .	4	41,7	8	Еж европейский . . . . .	1	44,6
3а	<i>Rana ridibunda</i> , Ленинград . . . . .	3	44,4	9	Белая мышь . . . . .	2	45,1
3б	То же, Харьков . . . . .	2	44,6	10	Белая крыса . . . . .	3	46,3
3в	То же, Симферополь . . . . .	1	44,3	11	Морская свинка . . . . .	3	46,9
3г	То же, Нальчик . . . . .	1	44,8	12	Кролик . . . . .	3	47,7
4	<i>Bufo bufo</i> , окрестности Ленинграда . . . . .	2	43,2	13	Кошка . . . . .	1	46,1
5	<i>Lacerta vivipara</i> , окрестности Ленинграда . . . . .	2	46,4	14	Голубь . . . . .	2	49,2
				15	Петух леггорн . . . . .	3	49,2

IIa. Различия в теплоустойчивости протоплазмы у видов данного класса или отряда пойкилотермных форм находятся в соответствии с различиями в температуре их обитания в активный период жизни. Так, для *Pecten* в сублиторали Баренцова моря эта температура колеблется в пределах 3—9° (1). *Mytilus* живут на литорали и в периоды отлива в

летние месяцы могут прогреваться до 18—23° (2). Средняя же температура их среды должна быть ниже, чем у *Anodonta* и *Unio*, живущих в окрестностях Ленинграда. В хорошем соответствии с этим находятся различия в протоплазматической теплоустойчивости этих форм: *Pecten* 30,0°, *Mytilus* 39,5°, *Anodonta* 43,0°, *Unio* 44,0°. Разница между теплоустойчивостью протоплазмы у *Rana temporaria* (41,7°) и *Bufo bufo* (43,2°), возможно, стоит в связи с тем, что *Bufo* является более «теплолюбивой» формой. Северная граница распространения *Bufo bufo* в Европейской части СССР проходит примерно на 5° южнее, чем у *Rana temporaria*; у последней она доходит до северных границ континента (3), карта № 1).

IIб. Исследованные виды грызунов имеют разные пределы теплоустойчивости протоплазмы (табл. 2): белая мышь 45,1°, белая крыса 46,3°, морская свинка 46,9°, кролик 47,7°. Оказалось, что эти различия находятся в соответствии с различиями температур тела данных животных. Одновременные измерения ректальных температур у грызунов, находившихся в одинаковых условиях содержания, дали мне следующие средние величины: белая мышь 33,4° (10 измерений); белая крыса 34,9° (8 измерений); морская свинка 35,9° (5 измерений); кролик 36,8° (7 измерений). У голубя и петуха, имеющих температуру в клоаке около 41°, и предел теплоустойчивости протоплазмы оказался, соответственно, выше: 49,2°.

III. Большой интерес представляло сравнение теплоустойчивости протоплазмы *Rana temporaria*, живущей под Ленинградом, с *R. ridibunda*, завезенной в район Ленинграда с юга; завоз произошел, видимо, не позднее 1910 г. (в коллекциях Зоологического института АН СССР имеется экземпляр *R. ridibunda*, пойманной в окрестностях Ленинграда (Ляхта) в 1910 г.). Предел теплоустойчивости протоплазмы *R. ridibunda* оказался на 2,7° выше, чем у *R. temporaria* (табл. 2). Несмотря на то, что *R. ridibunda* под Ленинградом вполне акклиматизировалась, снижения теплоустойчивости протоплазмы у них не произошло. Это можно заключить, сравнив ее с теплоустойчивостью протоплазмы экземпляров *R. ridibunda*, взятых из более южных районов страны (Нальчик, Симферополь, Харьков) (табл. 2). Следовательно, у ленинградских *R. ridibunda* акклиматизация шла, главным образом, за счет каких-то других механизмов. В пользу этого говорят наблюдения А. Г. Банникова (4). Он показал, что в Московской обл. температурный оптимум *R. temporaria* лежит в пределах 13—26°, а *R. ridibunda* — в пределах 18—28° (эти данные находятся в хорошем соответствии с обнаруженными мною различиями в теплоустойчивости протоплазмы этих видов). Различия в температурных оптимумах у этих двух форм при обитании в одинаковых условиях Московской обл. компенсируются разным их поведением: *R. temporaria* уходит на зимовку при температурах 8—12°, *R. ridibunda* при 12—15°. Выходит из зимовки *R. temporaria* при 6—8°, *R. ridibunda* при 11—14°.

При акклиматизации разных организмов в различных условиях ведущее, преобладающее значение могут иметь те или иные механизмы: изменение поведения, смещение цикла развития, изменение состояния и деятельности органов, связанных с выработкой, поглощением и отдачей тепла, увеличение или уменьшение теплоустойчивости протоплазмы. Полученные мною данные на моллюсках, бесхвостых амфибиях, грызунах и птицах показывают, что в филогенезе теплоустойчивость протоплазмы оказывается в определенном соответствии с температурой среды (для пойкилотермных) или температурой тела (для гомойотермных). С другой стороны, нарушение этого соответствия при переносе пойкилотермных форм из одних температурных условий существования в другие может относительно быстро компенсироваться и без изменения теплоустойчивости протоплазмы, за счет более высоких «этажей» организма в павловском смысле этого слова (5). Этому, конечно, не противоречит

возможность получения у этих же форм изменения теплоустойчивости протоплазмы в искусственных условиях эксперимента (6). У гомойотермных организмов изменения температуры среды в определенных пределах могут вообще не достигать (или почти не достигать) протоплазмы клеток благодаря механизму терморегуляции.

Цито-физиологический анализ должен показать, в каких случаях и в какой мере в процесс акклиматизации и адаптации вовлекается переделка самой протоплазмы. Очевидно, что удельный вес перестройки теплоустойчивости протоплазмы при температурной адаптации будет различен на разных ступенях филогенетической лестницы. Ведущее значение она должна иметь у простейших и бактерий, у которых термофильность и криофильность непосредственно связаны с различным отношением протоплазмы к температуре. У растений изменение теплоустойчивости протоплазмы при переходе в новые температурные условия играет, видимо, большую роль в акклиматизации, чем у животных. Специально поставленные опыты показали, что предел теплоустойчивости протоплазмы клеток подорожника выше у экземпляров, растущих на солнце, чем у растущих в тени.

IV. В настоящей работе теплоустойчивость протоплазмы определялась кратковременным — 5-минутным нагревом. Естественно допустить, что повреждение, полученное в такой короткий срок, связано с непосредственным действием нагрева на протоплазму и прежде всего с тепловой денатурацией протоплазматических белков (7). Поэтому я предполагаю, что различные величины «пределов теплоустойчивости протоплазмы» свидетельствуют о различной устойчивости клеточных белков изученных объектов. В пользу этого говорят данные о том, что 1-я стадия денатурации миозина кролика наступает около 45°, у миозина же лягушки — около 38° (8). К этому примыкают и данные о том, что теплоустойчивость трипсина разных организмов находится в соответствии с температурными условиями их существования (9).

V. У исследованных пойкилотермных животных средняя температура среды в активном периоде жизни отстоит от температуры предела теплоустойчивости протоплазмы примерно на 20—30°. В отличие от этого у изученных гомойотермных животных интервал между температурой тела и пределом теплоустойчивости протоплазмы равен всего 7—12° (среди гомойотермных у хищников (кошка) и птиц этот интервал около 7—8°, у грызунов, насекомыхядных и рукокрылых около 11—12°).

Можно думать (7), что такое приближение температурных условий жизни к пределу теплоустойчивости протоплазмы имеет своим результатом ускорение идущей в норме физиологической денатурации клеточных белков и, соответственно, усиление компенсирующих процессов ренативации. Это должно сочетаться с общей интенсификацией энергетического обмена клетки.

Поступило  
14 I 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> П. П. Воронков, Н. С. Уралов и Е. Н. Черновская, Тр. Мурманск. биол. ст., 1 (1948). <sup>2</sup> З. П. Тиховская, там же, 1 (1948). <sup>3</sup> П. В. Терентьев и С. А. Чернов, Определитель пресмыкающихся и земноводных, изд. 3, 1949. <sup>4</sup> А. Г. Банников, Зоол. журн., 22 (1943). <sup>5</sup> И. П. Павлов, Лекции по физиологии, 1912—1913, изд. АН СССР, 1949. <sup>6</sup> М. Е. Лобашев и Л. А. Кореневич, ДАН, 57, № 9 (1947). <sup>7</sup> Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, Реакция живого вещества на внешние воздействия, изд. АН СССР, 1940. <sup>8</sup> A. Mirsky, Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 6 (1938). <sup>9</sup> П. А. Коржуев и Х. С. Коштянц, Зоол. журн., 13 (1934).