

Б. И. УШАКОВ, И. М. ПАШКОВА, И. С. ЧЕРНОКОЖЕВА

**ИЗМЕНЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ ОРГАНИЗМА  
И МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ ГОЛОВАСТИКОВ ЛЯГУШЕК  
ПРИ ТЕПЛОВОЙ АККЛИМАЦИИ КАК СТАБИЛИЗИРУЮЩАЯ  
АДАПТАЦИЯ**

*(Представлено академиком С. С. Шварцем 1 III 1971)*

Изменения теплоустойчивости клеток и белковых комплексов протоплазмы при температурной акклимации животных определяются исходным уровнем устойчивости субстрата <sup>(1)</sup>. В этих работах было показано, что между исходным уровнем теплоустойчивости клеток и белковых комплексов и величиной его изменения при сдвигах температуры внешней среды существует обратная корреляция. До настоящего времени такого рода опыты ставились только на изолированных тканях и белковых комплексах протоплазмы, а реакция организма как целого не изучалась. В этой работе мы поставили перед собой задачу выяснить соотношение между исходным уровнем устойчивости организма головастика и его изменением при повышении температуры среды, а также рассмотреть вопрос о корреляции между уровнем устойчивости организма и входящей в его состав мышечной ткани.

Определение теплоустойчивости организма связано с гибелью животных и исключает повторное ее определение у одной и той же особи, поэтому эксперименты ставились на ряде семей головастика травяных лягушек — *Rana temporaria* L. Сравнению подвергались средние уровни теплоустойчивости организма двух групп головастика из одной и той же семьи лягушек, выращенных при естественной (12°) и повышенной (19°) температурах. Испытуемые головастики обеих групп находились на второй стадии развития по Бляхеру <sup>(2)</sup> и имели одинаковые размеры. Детали методики оплодотворения икры лягушек и условий культивации головастика описаны в работе <sup>(1)</sup>, там же описан метод определения индивидуального уровня теплоустойчивости мышечной ткани хвоста головастика, характеризуемого временем потери возбудимости его мышц к электрическому току в результате нагрева в растворе Рингера при температуре, равной 38°. При статистической обработке данных использовались логарифмические значения времени потери возбудимости мышц <sup>(3)</sup>.

Устойчивость организма головастика к нагреву определялась в отстойной водопроводной воде, нагретой в термостате до 33°. В химические стаканы емкостью 300 см<sup>3</sup> помещалось 20 особей животных. По прошествии 15, 30, 60, 120, 240 мин. стаканы с головастиками вынимались из термостата и животные переносились в воду комнатной температуры, где и оставались до следующего дня. Через сутки определяли процент погибших животных. Полученные экспериментальные данные наносили на график зависимости процента погибших особей от времени температурного воздействия и по нему определяли время 50% гибели головастика для каждой группы животных. Таким образом, критерием теплоустойчивости организма служило среднее время теплового воздействия, приводящее к 50% гибели головастика каждой отдельно взятой семьи.

Уже самое беглое рассмотрение экспериментальных данных, полученных на организме головастика, показало, что разные семьи животных изменяют организменную устойчивость при тепловой акклимации неодинаково.

наково. В то время как у одних семей лягушек среднее время развития теплового шока в результате акклимации не изменилось, у других наблюдалось резкое повышение устойчивости к нагреву, которое приводило к увеличению среднего времени развития теплового паралича животных на 50% и более. В одном семействе головастиков (из 23) зарегистрировано не повышение теплоустойчивости организма при тепловой акклимации, а ее достоверное снижение.

Более детальный анализ показал, что величина сдвига устойчивости организмов является функцией от исходного уровня, т. е. от того уровня, который они имеют при выращивании в более низкой температуре, соответствующей в нашем климате естественной температуре развития животных в весеннее время. На рис. 1а представлена корреляция между этим

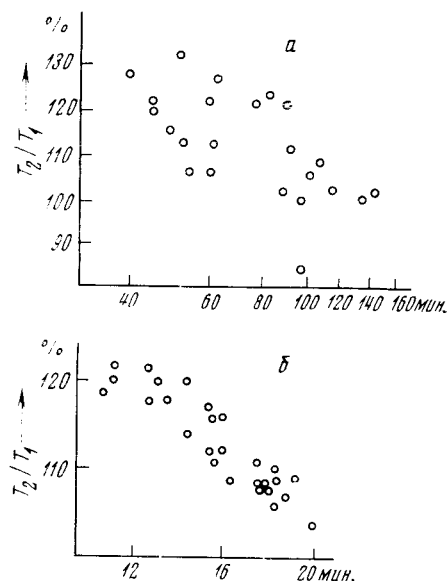


Рис. 1. Зависимость между уровнем теплоустойчивости организма (а) и мышечной ткани (б) у головастиков, выращенных при температуре 12°, и изменением этих показателей у животных, выращенных при 19°. Для а:  $T_1$  — время 50% гибели головастиков, выращенных при 12°, при действии на них температуры 33°;  $T_2$  — то же для головастиков, выращенных при 19°. Для б:  $T_1$  — время потери возбудимости мышц головастиков, выращенных при 12°, при действии на них температуры 38°;  $T_2$  — то же для головастиков, выращенных при 19°

уровнем и его изменением в результате тепловой акклимации животных. Каждая точка соответствует средним результатам, полученным на одной семье головастиков. Представленный на графике материал отчетливо показывает, что, чем ниже исходная устойчивость организма животных, тем сильнее она повышается при тепловой акклимации. Наоборот, у семей с высокой устойчивостью существенных изменений не происходит, а у одного семейства лягушек обнаружено снижение устойчивости организма в этих условиях. Это значит, что повышение устойчивости организма в процессе тепловой акклимации у популяции в целом обусловлено изменением наименее устойчивых семей головастиков; высчитанный по этим данным коэффициент корреляции между исходным уровнем устойчивости и его изменением в результате

тепловой акклимации оказался равным — 0,77 ( $P = 0,001$ ). Полученный на организме головастиков материал позволяет сделать заключение, что между исходным уровнем устойчивости организма животных и его изменением в результате тепловой акклимации существует отрицательная корреляция и что увеличение организменной теплоустойчивости в пределах популяции в целом при изменении температуры среды происходит за счет особей, обладающих наименьшей устойчивостью к нагреву, в то время как особи с высокой исходной устойчивостью ее не изменяют или даже снижают свою устойчивость.

Как отмечалось выше, аналогичный результат был ранее получен в нашей лаборатории и при исследовании изменений теплоустойчивости мышечной ткани головастиков <sup>(1)</sup>. В данной работе на тех же семьях животных, у которых исследовалась организменная теплоустойчивость, были еще раз поставлены опыты по изучению изменений в теплоустойчивости мышечной ткани. И в этом случае повышение устойчивости мышечной ткани оказалось тем более значительным, чем ниже была исходная ее устойчивость (рис. 1б). Коэффициент корреляции между исходным уров-

нем теплоустойчивости мышечной ткани и его акклимационным повышением для этой серии экспериментов равен — 0,88;  $P = 0,001$ . Таким образом, обратная корреляция между исходным уровнем устойчивости и его повышением в результате тепловой акклимации была обнаружена как при изучении целостного организма животных, так и на изолированной мышечной ткани. Следовательно, основной результат этой работы находится в соответствии с ранее полученными данными: при температурной акклимации животных амплитуда и знак изменений организменной и тканевой устойчивости к нагреву определяются исходной устойчивостью субстрата.

Особенного внимания заслуживает тот факт, что в процессе температурной акклимации происходит **сглаживание межсемейных различий** в теплоустойчивости организмов, клеток и белковых комплексов: семьи с низкой исходной устойчивостью субстрата ее повышают, в то время как семьи с высокой исходной устойчивостью тех же субстратов либо ее не изменяют, либо снижают. Естественно предположить, что выравнивание межсемейных различий в уровнях устойчивости различных биологических субстратов должно приводить к сужению индивидуальной изменчивости по изученным признакам. Это предположение находит экспериментальное обоснование в результатах опытов, поставленных на мышечной ткани, так как в этом случае уровень устойчивости определялся у каждой особи отдельно. Расчеты показывают, что во всех сериях опытов с мышечной тканью головастика лягушек наблюдается достоверное уменьшение дисперсии распределения мышц по теплоустойчивости в результате тепловой акклимации (табл. 1). Эта стабилизация признака на популяционном уровне может быть количественно выражена уменьшением дисперсии распределения при акклимации (в процентах):

$$K_{\text{ст}} = \left( - \frac{D_a}{D_n} \right) \cdot 100,$$

где  $K_{\text{ст}}$  — коэффициент стабилизации признака,  $D_n$  — дисперсия распределения логарифмов времен развития невозбудимости мышечной ткани при

Таблица 1

Сужение индивидуальной изменчивости теплоустойчивости мышечной ткани головастика травяных лягушек в результате акклимации при повышенной температуре

Серия опытов	Температура акклимации, °C		Дисперсия логарифмов времени развития невозбудимости		P	$K_{\text{ст}} = \left( 1 - \frac{D_a}{D_n} \right) \cdot 100$	Источник
	близка к естественной	повышенная	$D_n$ — при естественной температуре	$D_a$ — при повышенной температуре			
1	14	19	0,0416	0,0239	0,002	43	(1)
2	10—12	18—20	0,0197	0,0092	0,001	53	(4)
3	12	19	0,0095	0,0062	0,001	35	Собственные данные

естественной температуре, а  $D_a$  — дисперсия того же признака при акклимации. Как видно из данных, представленных в табл. 1, значение коэффициента стабилизации признака на популяционном уровне в результате тепловой акклимации в разных работах колебалось от 35 до 53%. Совокупность представленных данных позволяет сделать вывод о том, что в процессе температурной акклимации происходит реактивное сглаживание различий в теплоустойчивости организма, клеток и белковых комплексов на популяционном уровне.

Так как всякий процесс стабилизации признака неизбежно должен препятствовать его отбору, можно думать, что реактивное сглаживание инди-

видуальных различий в теплоустойчивости организмов, клеток и белковых комплексов при температурной акклимации представляет собой биологически осмысленную регуляцию, имеющую характер стабилизирующей адаптации. Эта гипотеза представляется весьма вероятной применительно к уровню теплоустойчивости организма как целого и его изменению в процессе температурной адаптации, поскольку его селективная ценность при изменении температуры среды едва ли может подвергаться сомнению. Однако приложимость ее к клеточной и белковой устойчивости, биологическое значение которой все еще остается неясным, будет зависеть от того, обладает ли устойчивость этих уровней организации отборной ценностью.

Тот факт, что в нашей работе для каждой семьи лягушек был определен средний уровень теплоустойчивости организма и соответствующий ему средний уровень теплоустойчивости мышечной ткани, позволяет рассмотреть вопрос о корреляции между тканевой и организменной теплоустойчивостью у головастиков и тем самым экспериментально подойти к ответу на вопрос о селективной ценности уровня теплоустойчивости мышечной ткани для животных, выращенных при естественной для них температуре. Расчеты показали, что между этими показателями существует обратная зависимость: семьи с высокой устойчивостью организма головастиков обладают пониженной теплоустойчивостью мышечной ткани. Коэффициент корреляции не очень высок ( $-0,42$ ), но вполне достоверен ( $P < 0,05$ ). Это значит, что при отборе, вызванном повреждающим действием высокой температуры, преимущество будут иметь более высокоустойчивые организмы, обладающие относительно низкой устойчивостью мышечной ткани при естественной температуре. Следовательно, исходя из материала данной работы, можно заключить, что селективным преимуществом обладают не те особи, которые имеют высокую исходную устойчивость мышечной ткани, мало изменяющейся в процессе акклимации, а индивидуумы головастиков, обладающие мышечной тканью с пониженной исходной устойчивостью, уровень которой, однако, наиболее подвижен при изменении температуры внешней среды. Другими словами, отборным преимуществом обладают особи, мышечная ткань которых наиболее активна в осуществлении стабилизации этого признака на популяционном уровне. У головастиков, воспитанных при повышенной температуре, коэффициент корреляции между уровнем устойчивости организма и мышечной ткани оказался недостоверным ( $0,25$  при  $P > 0,10$ ). Исходя из нашей гипотезы, этот результат можно было предсказать, так как стабилизация теплоустойчивости на популяционном уровне является сформированным в эволюции защитным механизмом, предотвращающим избирательную элиминацию особей.

Основной результат этой работы может быть сформулирован следующим образом. При тепловой акклимации наблюдается стабилизация уровней теплоустойчивости организма и мышечной ткани на популяционном уровне. Особи с высоким исходным уровнем устойчивости организма и мышечной ткани его практически не изменяют, в то время как особи с пониженным уровнем устойчивости этих субстратов повышают свою устойчивость тем больше, чем ниже был их исходный уровень. Это явление рассматривается как сформированная в эволюции стабилизирующая адаптация, предохраняющая избирательную элиминацию особей под влиянием нарастающей температуры.

Институт цитологии  
Академии наук СССР  
Ленинград

Поступило  
23 II 1971

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> М. А. Глушанкова, И. С. Чернокожева, В сборн. Теплоустойчивость клеток животных, М.—Л., 1965, стр. 153. <sup>2</sup> Л. Я. Бляхер, Тр. Лаб. эксп. биол. Московск. зоопарка, 4, 353 (1928). <sup>3</sup> Б. П. Ушаков, И. С. Амосова и др., Цитология, 10, 4, 64 (1968). <sup>4</sup> Б. П. Ушаков, М. А. Глушанкова, Экология, 2, 3, 9 (1971).