

18539

Министерство высшего и среднего специального образования УССР

ХАРЬКОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А. М. ГОРЬКОГО

Г. Л. ШКОРБАТОВ

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ
И ВОПРОСЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ
ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ**

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Харьков — 1965 г.

Рисун - Аккумуляторный

Министерство высшего и среднего специального образования УССР
ХАРЬКОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А. М. ГОРЬКОГО

Г. Л. ШКОРБАТОВ

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ
ИЗМЕНЧИВОСТЬ
И ВОПРОСЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ
ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Центральная научная библиотека
Днепропетровской обл. Днепропетровск
Академии наук УССР им. А. М. Горького
18539

Харьков — 1965 г.

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных и гидробиологии
Харьковского государственного университета им. А. М. Горького.

Защита состоится на заседании Ученого совета биологиче-
ского факультета Харьковского государственного университета
« . . . » 1965 г.

Автореферат разослан « . . . » 1965 г.

I. ВВЕДЕНИЕ

Проблема эколого-физиологической и эколого-биохимической изменчивости, трактуемая как раскрытие физиологических и биохимических характеристик видов и внутривидовых групп организмов в связи с условиями их существования, имеет два основных аспекта:

Во-первых, исследования в этой области дают очень важный материал для решения ряда научно-практических вопросов, связанных с рациональным использованием биологических ресурсов природы; в частности они, по нашему мнению, являются важной предпосылкой для проведения акклиматизационных работ.

Во-вторых, изучение указанных проявлений изменчивости организмов является необходимым условием разработки теории адаптации вообще и теории акклиматизации в частности и дает очень важный материал для понимания процессов дифференциации видов и видообразования.

Если картина морфологической изменчивости организмов к середине двадцатого столетия оказалась достаточно раскрытой до самых начальных, внутривидовых этапов этого процесса, то явления эколого-физиологической и эколого-биохимической изменчивости видов к этому времени только начали привлекать внимание исследователей.

До этого времени проблемы экологии и эволюции разрабатывались главным образом путем изучения организменного уровня и вышестоящих уровней организации живой материи (популяционного, видового, биоценотического). В последние годы, с развитием новых методов исследования, эти проблемы начинают разрабатываться на клеточном и субклеточном уровнях организации, что, как следует из рассмотрения литературных материалов, оказывается особенно перспективным.

* * *

Наша работа была начата в 1953 г. как попытка дать эколого-физиологическое обоснование акклиматизации сигсов в во-

доемах относительно южных широт и в частности лесостепной зоны Украины. В дальнейшем в работу были включены исследования некоторых эколого-физиологических и эколого-биохимических признаков амурского сазана, культурного карпа и их гибридов, акклиматизируемых в водоемах Северо-запада СССР.

Для разработки теоретических вопросов акклиматизации весьма важно изучение функциональной изменчивости видов, имеющих широкие ареалы; в связи с этим нами исследовались популяции таких видов как окунь, плотва, лещ и щука из водоемов различных климатических зон (от 38 до 62° сев. широты).

Температурный и кислородный режим водоемов являются, как известно, основными факторами абиотической среды, лимитирующими распространение и выживание пресноводных рыб, в связи с этим мы изучали следующие показатели:

1) температурные границы жизни (тепловой шок) при различном содержании кислорода в воде;

2) кислородные границы жизни (асфиксия) при различных температурах воды;

3) предпочитаемые температуры;

4) температурные границы питания;

5) потребление кислорода в зависимости от температуры среды;

6) дыхательные свойства крови (содержание гемоглобина и количество эритроцитов);

7) температурная зависимость активности некоторых ферментов клеточного окисления (каталазы и дегидраз);

8) теплоустойчивость и холодоустойчивость мышечной ткани.

Приспособительные изменения по этим показателям, установленные у представителей ряда видов рыб, позволили высказать некоторые теоретические положения и практические рекомендации в области акклиматизации рыб, а также соображения, относящиеся к теории адаптации и микроэволюции пойкилотермных животных.

Следует отметить, что часть затрагиваемых понятий имеет разную трактовку, поэтому, начиная изложение материала, целесообразно привести принятые нами определения таких понятий как адаптация и акклиматизация:

Адаптация (приспособление) — совокупность реакций живых систем (организма, популяции, вида, ценоза), обеспечивающих поддержание целостности этих систем при изменении условий окружающей среды.

В основу такого понимания адаптации положено определение, данное Б. П. Ушаковым (1963), но отличается от него некоторыми существенными моментами.

Акклиматизация — приспособление определенной группы организмов, искусственно перенесенных в новые климатические условия, к жизни и воспроизводству в этих условиях. Процесс акклиматизации захватывает ряд поколений и связан с формированием новой устойчивой популяции данного вида в измененных условиях среды.

II. Видовые и внутривидовые эколого-физиологические и биохимические особенности водных пойкилотермных

Вопрос о том, насколько физиологические и биохимические признаки животных являются видоспецифичными, имеет очень большое значение в разработке проблем микроэволюции и адаптации. Кратко остановимся на основных направлениях работ, посвященным этому вопросу.

На ряде пойкилотермных животных, главным образом на рыбах, вопрос о видовой специфичности белковых структур в последние годы изучался методом хроматографии и электрофореза (Михайда и Урбанский, 1958; Бид, 1959; Чандрасекхар, 1959; Вистванатхан и Кришна-Пил, 1959; Дрилльон, Фин, Марини, 1961; Карлсон, Сайк, 1961; Кейванфар, 1962; Сайк, Вестергард, Фрайнберг, 1962; Синдерман и Хоной, 1963 и др.). Несмотря на некоторую противоречивость данных отдельных авторов, эти исследования говорят о различиях в аминокислотном составе у животных, относящихся к близким видам. К сожалению, некоторые авторы, для доказательства видовой специфичности белков и нуклеиновых кислот, приводят различия по этим показателям у организмов, относящихся к разным родам, семействам, отрядам и даже классам животных (Флоркен, 1947; Анфинсен, 1962; Сисакян и Гумилевская, 1964 и др.). Эти данные, представляющие определенный интерес для теории эволюции вообще, конечно не имеют отношения к проблеме видовой специфичности биохимических признаков.

В исследовании цитофизиологических и биохимических особенностей видов очень много за последнее время сделано при изучении теплоустойчивости клеток, тканей и белков пойкилотермных животных (Александров, 1952; Ушаков, 1955, 1956, 1958, 1959 и др.; Полянский, 1959; Джамусова, 1960; Кусакина, 1960, 1963; Алтухов, 1962; Жирмунский, 1963; Проссер, 1964 и мн. др.). Эти очень обширные исследования, среди которых особенно следует выделить работы, проводимые в Институте цитологии АН СССР, позволили разработать положение о клеточной теплоустойчивости как цитофизиологическом критерии вида у пойкилотермных животных (Ушаков, 1956, 1958, 1959 и др.).

Дальнейшие исследования показали, что при использовании тканевой или клеточной теплоустойчивости, как видového кри-

терия, необходимо учитывать различные онтогенетические и сезонные изменения этого показателя и в частности влияние на теплоустойчивость эндокринных факторов, особенно в период созревания половых продуктов (Арронет, 1959; Шляхтер, 1961; Пашкова, 1962, 1963; Алтухов, 1963; Ушаков, 1963 и др.). В ряде случаев обнаружались и четкие внутривидовые различия по этому показателю (Ушаков, Виноградов, Кусакина, 1962; Ушаков, 1963; Оганесян и Петросян, 1964 и др.).

Следовательно, клеточная теплоустойчивость не является особенно стабильным признаком и при использовании ее в качестве видového критерия в ряде случаев возникают трудности и требуются соответствующие оговорки (Ушаков, 1963). Вопрос осложняется также тем, что еще нет установившихся взглядов о механизме клеточной теплоустойчивости (Белерадек, 1957, 1964; Прехт, 1955, 1964; Проссер, 1958, 1964; Александров, 1964; Астауров, 1964 и др.). Очевидно ее нельзя связывать с действием какой-либо одной группы факторов (денатурацией белков или изменением состояния липидов или выделением токсинов и т. п.). Здесь, скорее, действует система факторов (Белерадек, 1964) и ведущими в ней в разных случаях могут быть разные компоненты. Едва ли будет правильным в данном случае искать функциональные критерии вида только в области реакций белков или других компонентов клетки. Видоспецифичным ответом на изменение температуры может быть и реакция клетки как целого и всего организма.

Так, в качестве функционального видového признака рядом авторов использовалась общая (организменная) теплоустойчивость (Фокс, 1938; Галнев и Коряков, 1948; Брет, 1952; Харт, 1952; Фрай, 1957). При этом, как справедливо отмечает Ф. Фрай, этот показатель можно использовать после относительно длительного воздействия на сравниваемые формы одинаковых адаптационных температур, для устранения различий регуляторного порядка.

Не менее показательны различия между близкими видами водных пойкилотермных, обитающих в разных условиях и в области дыхательной функции (Фокс, Симондс, Уошберн, 1935; Фокс, 1936, 1939; Вингфильд, 1939; Парк, Грег, Латерман, 1940; Коржув, 1941, 1949; Галнев и Коряков, 1947; Брандт, 1951; Лозинев, 1952; Голованенко, 1963; Брагинский, 1957; Шульман, 1956; Шульман, Венгржин, Дубинина, 1957). Интересный материал по этому вопросу собран в сводке Г. Г. Винберга (1956), в работах В. С. Ивлева (1954, 1959) и др.

Видовые физиологические особенности организмов обнаружены и при исследовании осморегуляции и солеустойчивости водных животных (Фриче, 1917; Шлипер, 1929 и др.; Фокс, 1935;

Крог, 1940; Беляев и Бирштейн, 1940; Карлевич, 1946, 1947; Беляев, 1949, 1951; Парри, 1957 и др.).

Материалы исследований упомянутых и других авторов свидетельствуют о многообразии адаптивных функциональных особенностей видов. Они проявляются в различиях общей, тканевой, клеточной и ферментативной теплоустойчивости, в предпочтительных температурах, в интенсивности потребления кислорода, кислородных границах жизни, сердечной и дыхательной ритмике, способности к анаэробнозу, в дыхательных свойствах крови, осморегуляции, солеустойчивости и других функциях. Начинает накапливаться материал и по видовым характеристикам аминокислотного состава и иммунологическим свойствам некоторых белков рыб и других пойкилотермных животных.

Таким образом вырисовывается, казалось бы, очень четкая картина видовых физиологических и биохимических признаков, охватывающих самые различные функции организмов. Но если мы обратимся к внутривидовым особенностям у тех же пойкилотермных животных, то в ряде случаев по этим признакам можно наблюдать не менее значительные расхождения внутри вида. Так, в области дыхательной функции неоднократно обнаруживались значительные расхождения между популяциями и расами, принадлежащими к одному и тому же виду, но обитающими в различных условиях среды (Марш, 1906; Фокс и Саймондс, 1933; Павлов и Кролик, 1936; Уошберн, 1936; Марковский, 1950; Рао, 1953; Шкорбатов, 1953; Шлипер, 1953; Файдер и др., 1961; Стрельцова и др., 1962).

Не менее показательны внутривидовые различия в температурных адаптациях у дойкилотермных, преимущественно водных организмов. Эти различия проявляются как на организменном уровне (Мейер, 1914; Фокс и Вингфильд, 1937; Семнер и Сергент, 1940; Семнер и Лаугем, 1942; Дрягин, 1948; Штаубер, 1950; Лозанов и Номейко, 1951; Харт, 1952; Проссер, 1955; Буллок, 1955; Корринга, 1957; Мак-Коли, 1958 и др.), так и на клеточном (Ивлева, 1962; Ушаков, Виноградова, Кусакина, 1962; Ушаков, 1963; Оганесян и Петросян, 1964 и др.). При этом следует отметить, что внутривидовые различия в области клеточной и белковой теплоустойчивости в последнее время некоторыми авторами трактуются как проявление процесса видообразования (Ушаков, 1962, 1963).

В области солеустойчивости внутривидовые различия могут быть также очень значительными у разных популяций, рас и подвидов, обитающих в среде с разной соленостью (Медведева, 1925; Шлипер, 1929; Бирштейн, 1936; Веселов, 1936; Элис, 1937; Беляев и Бирштейн, 1946; Карлевич, 1946, 1955; Крог, 1949; Лофтс, 1950; Кирпичников, 1954; Проссер, 1955; Петтус, 1958, 1963; Рао, 1958).

Очень четкие, связанные с экологией, внутривидовые различия обнаружены у ряда водных животных по способности переносить недостаток влаги (Голиков, 1959; Динесман, 1948; Сегаль, 1956; Шкорбатов, 1953) и по другим функциям. Необходимо также отметить, что серологическими методами, указывающими на специфику белковой структуры, удается различать внутривидовые группы у многих водных животных и главным образом у рыб (Боден, 1926; Ландштейнер, 1928; Талиев, 1938, 1940, 1941, 1946; Балахнин, 1961; Закс и Соколова, 1961; Кейванфар, 1962; Спидерман, 1962; Алтухов, Аепкин, Лимапский, 1964; Головки, 1964 и др.).

Очень важным в изучении внутривидовой биологической дифференциации является направление экологической гистофизиологии, развиваемое Н. Л. Гербильским (1954, 1956, 1957, 1962, 1965 и др.) и его учениками. Это направление, являющееся одной из теоретических основ рыбоводства, вскрывает связанные с развитием и размножением рыб системы коррелятов, различные у разных внутривидовых биологических групп.

Исходя из результатов как упомянутых, так и ряда других исследований можно заключить, что внутривидовые физиологические, цитологические и биохимические различия могут быть не менее значительными, чем различия между близкими видами или близкого к ним порядка. Очевидно, что глубина подобных различий, большинство которых имеет адаптивный характер, определяется не только и не столько филогенетическими связями *сравниваемых форм, сколько различиями или сходством условий существования, в которых формировались те или иные группы организмов.*

В работах последних лет получило широкое подтверждение высказанное Н. И. Калабуховым (1940, 1950, 1954) положение о большей лабильности физиологических приспособлений животных по сравнению с морфологическими, о том, что на изменение условий среды организмы реагируют в первую очередь изменением особенностей поведения, затем физиологических функций и, наконец, изменением структуры.

Несомненно, что внутривидовые функциональные различия могут затрагивать разные уровни организации: организменный, органный, клеточно-тканевой и субклеточно-молекулярный. Несмотря на высокую лабильность физиологических признаков они могут отражать специфические свойства не только близких видов, но и внутривидовых групп организмов. Следовательно, изучение их имеет первостепенное значение для понимания начальных этапов дивергенции и для выяснения сущности явления акклиматизации.

В области теории акклиматизации рыб и водных животных в целом до последнего времени изучались преимущественно различные формы, этапы, фазы и стадии этого процесса, оценивалась роль биотических и абиотических факторов, созданы общие контуры теорий свободных экологических мест и потенциального ареала, сделаны попытки теоретического осмысливания значения акклиматизации (Станчинский, 1933; Зенкевич, 1940, 1952; Дрягин, 1953; Иогансен, 1946, 1963; Гербильский, 1947; Карпевич, 1960, 1963; Элтон, 1960; Никольский, 1963).

Несмотря на значительные успехи в разработке отдельных теоретических положений, общая теория акклиматизации, основанная на глубоком знании процессов, лежащих в основе этого сложного биологического явления, еще не создана.

Приводимый ниже экспериментальный материал и вытекающие из него теоретические положения являются одним из подходов к решению этой большой и сложной проблемы.

III. Эколого-физиологические исследования сиговых в связи с их акклиматизацией

Задачей данного раздела исследования является установление отношения акклиматизируемых рыб к основным для них абиотическим факторам среды — температурному и кислородному режиму, которые в основном лимитируют существование сиговых южнее их естественного ареала, в частности в лесостепной зоне Украины. Исследование выполнялось с учетом возрастных и сезонных изменений.

Объектами этих работ были: сиг лудога (*Coregonus lavaretus ludoga* Poliakov), чудской сиг (*C. lavaretus maraenoides* Poliakov), рипус (*C. albula* infrasp. *ladogensis* Pravdin), пелядь (*C. peled* (Gmelin), байкальский омуль (*C. autumnalis migratorius* (Georgi)), чир (*C. nasus* (Pallas)) и ряд гибридных форм между этими видами сигов.

Верхние температурные границы жизни. В этих сериях опытов установлены сезонно-возрастные изменения температуры теплового шока молоди различных видов сигов, выращиваемых в водоемах Харьковской области в период с 1953 по 1963 г. Опыты велись при постоянной скорости прогрева (1° в 10 мин.) с учетом содержания кислорода в воде, на большом экспериментальном материале (по несколько сот экземпляров для каждого вида).

Типичная картина изменений теплоустойчивости сиговых приведена на рис. 1, где представлены данные по чудскому сигу. На фоне общей сезонной динамики этого показателя (весенне-

летний подъем и осенне-зимнее снижение теплоустойчивости) обращает на себя внимание кратковременное снижение теплоустойчивости в середине личиночного периода. Этот скачок, отмеченный и на других видах сигов, происходит в период перехода личинок от эндогенного питания к экзогенному и отражает общее снижение резистентности организмов в период этой глубокой физиологической перестройки.

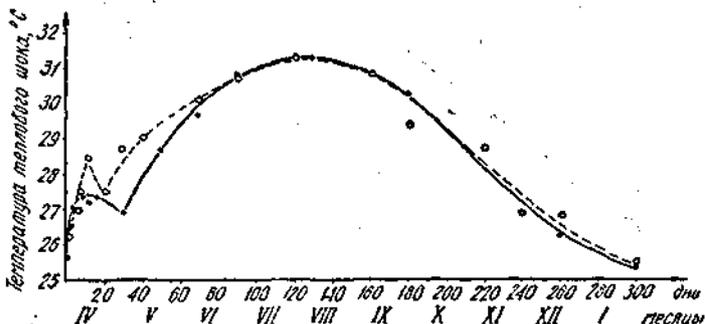


Рис. 1. Сезонно-возрастные изменения теплоустойчивости молоди чудского сига, выращиваемой в водоемах Харьковской области (средние температуры теплового шока), о — особи северной популяции; ● — особи южной популяции.

В естественных условиях уровень переносимых рыбами температур в значительной степени зависит от содержания кислорода в воде, в связи с этим представляло интерес установить характер кислородной зависимости температуры теплового шока акклиматизируемых видов.

На основании ряда опытов, проведенных с молодько сига в возрасте 6—7 мес., установлено, что критическая точка лежит в области 7—8 мг O_2/l . Ниже этой концентрации уровень шоковых температур в очень большой степени зависит от содержания растворенного в воде кислорода, а выше ее в пределах до 15 мг O_2/l шоковые температуры практически остаются на неизменном уровне.

Следует также отметить, что критическая точка подвержена сезонным колебаниям: летом она перемещается в сторону более низкого содержания кислорода, зимой наоборот.

Температурные границы питания молоди чудского сига, пеляди, рипуса и омуля устанавливались по температуре, при которой происходит подавление пищевого рефлекса при постепенном повышении температуры и восстановление его при последующем снижении температуры. Большинство исследованных видов дали очень близкие результаты и проявили четкую сезон-

ную динамику по этому показателю. Так, например, пелядь показала следующие температуры подавления пищевого рефлекса: в мае $25,4 \pm 0,09$, в июне $27,9 \pm 0,10$, в ноябре $23,4 \pm 0,08^\circ$.

Обращают на себя внимание данные по двум популяциям чудского сига: северной (исходной) и южной (акклиматизируемой). Подопытные особи обеих популяций выращивались в одинаковых температурных условиях и несмотря на это показали

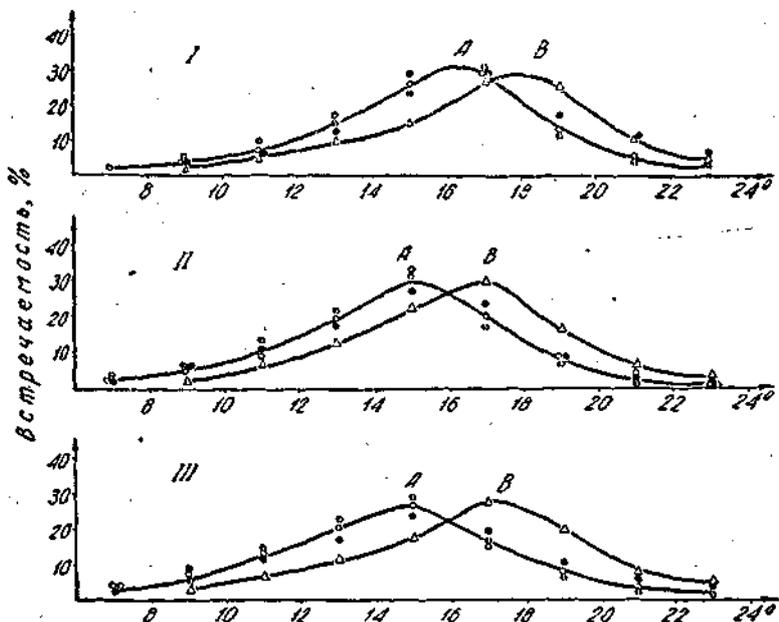


Рис. 2. Избираемые температуры личинок сиговых, адаптированных: А — к температуре 12—13°; В — к температуре 15—16°; I — рипус ладожский, II — сиг чудской, северная популяция, III — сиг чудской, южная популяция. ○ — возраст 8—10 дн.; ◻ — 14—16 дн.; ◐ — 20—22 дн.; △ — 30—32 дн.

небольшие, но устойчивые и статистически достоверные расхождения по этому показателю ($P \leq 0,01$).

Так например, температура подавления пищевого рефлекса в мае была: у северной популяции $25,4 \pm 0,06$, у южной популяции $26,3 \pm 0,08$; в июне (соответственно): $26,1 \pm 0,06$ и $27,1 \pm 0,09$; в октябре: $22,9 \pm 0,06$ и $24,3 \pm 0,09^\circ$.

Эти данные указывают на начальный этап внутривидовой дифференциации, являющейся следствием акклиматизационного процесса.

Температуры, избираемые личинками сиговых в условиях термоградиента, исследовались с помощью водной модификации термоградиент-прибора Хартера, на разных популяциях чудского сига, пеляди и рипуса. Установлено явление смещения избираемой температурной зоны при изменении адаптационной температуры. Примером этого являются данные, приведенные на рис. 2. Интересно, что при содержании в одинаковых условиях кривая распределения в термоградиентном поле личинок чудского сига южной популяции более уплощена, чем у северной популяции и встречаемость в модальной зоне у них не достигает 30%, в то время как у северной несколько превышает этот уровень. Приведенные данные указывают на процесс дивергенции, начавшийся внутри этой формы в связи с акклиматизацией чудского сига, и отражают увеличение степени эвритермности южной популяции по сравнению с северной.

* * *

Личинки всех исследованных видов сигов и гибридных форм проявили четко выраженный *положительный фототаксис*. На личиночной стадии эта реакция, очевидно, имеет очень существенное биологическое значение для сигов. Она обеспечивает ориентацию личинок в сторону более прогретых, богатых пищей и лучше аэрируемых участков водоема.

Насколько сильна эта реакция видно по результатам многократно повторных опытов, в которых, путем одностороннего освещения личинок, находящихся в термоградиентных условиях, удавалось очень сильно сместить зону избираемых температур до явно неблагоприятных (выше 20°). С возрастом положительный фототаксис постепенно ослабевает и 30-дневные личинки уже избирают типичную для них температурную зону независимо от освещенности.

Эти опыты свидетельствуют о том, что избираемая организмом зона не всегда является оптимальной, так как она может зависеть от взаимодействия двух или многих факторов среды (солености, света, газового состава среды и др.). Поэтому избираемая организмом зона действия того или другого фактора в естественных условиях, очевидно, всегда колеблется между его оптимальным и pessимальным значениями.

Потребление кислорода и кислородные границы жизни сиговых. Опыты велись в аппаратах типа Крога. Примененная нами модификация аппарата позволила использовать его как для определения количества потребляемого кислорода, так и для установления кислородных границ жизни (точки асфиксии), для

чего в респиратор постепенно добавлялась вода, лишенная кислорода.

Были получены данные по возрастным изменениям количества потребляемого кислорода и по зависимости интенсивности кислородного обмена от условий выращивания молоди и температуры окружающей среды. На массовом материале изучался суточный ход потребления кислорода личинками разных видов сига, акклиматизированных в озерах Урала. Эти данные при-

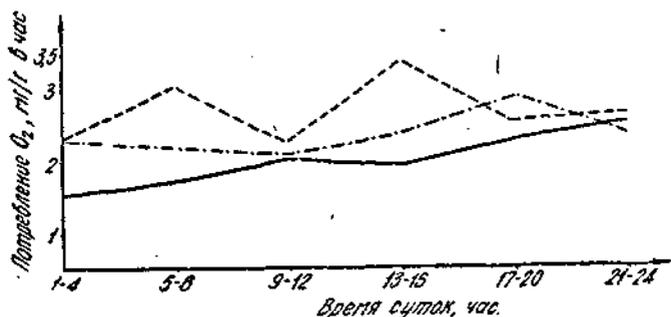


Рис. 3. Суточный ход потребления кислорода личинками пеляди (—), рипуса (---) и гибрида сига × рипус (— · —) в возрасте 14—15 дн.; при t -ре 15° .

ведены на рис. 3, где каждая точка графика получена на 200—300 экз. личинок. Следует отметить, что вопрос о суточных колебаниях интенсивности газообмена у рыб поднимался рядом авторов (Клаузен, 1936; Ойа и Кимата, 1938; Олифан, 1940; Поляков, 1940; Грехем, 1949; Винберг и Хартова, 1953; Кривобок, 1953; Винберг, 1956; Фрай, 1957; Джеллинео, 1961). Но несмотря на ряд обстоятельных исследований, разногласия по этому поводу остаются. Справедливым можно считать мнение Г. Г. Винберга (1956) о том, что суточные колебания интенсивности обмена не обязательно проявляются у всех видов рыб и не существуют ритмических колебаний интенсивности обмена, возникающих независимо от условий среды. Согласно нашим данным, суточные колебания потребления кислорода у личинок больше, чем у взрослых рыб. Но несмотря на значительные суточные колебания, среднесуточное потребление кислорода остается типичным для сравниваемых видов. Например, личинки пеляди при t -ре 15° , в среднем за сутки потребляли $2,01$ мг O_2 на g веса в час, а личинки рипуса — $2,80$ мг.

Выращенные в различных условиях особи одного и того же вида могут существенно отличаться по интенсивности потребления кислорода. Так, пятимесячная молодь чудского сига, выра-

шенная в неблагоприятных кислородных условиях, потребляла при 20° в среднем около 0,290 мг O₂ на г в час, а выращенная в условиях, богатых кислородом — 0,390 мг (при равной концентрации кислорода во время опытов). Но несмотря на подвижность этого показателя, при измерениях, проводимых в одинаковых условиях, наметились закономерные расхождения в интенсивности потребления кислорода между северной и южной по-

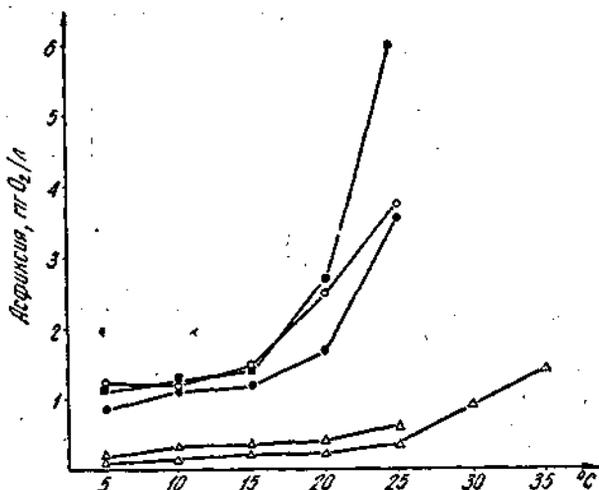


Рис. 4. Температурная зависимость точки асфиксии молоди чудского сига (●), рипуса (○), пеляди (■) и карпа (△) в возрасте 4--6 мес.

пуляциями чудского сига: у представителей южной (акклиматизируемой) популяции она оказалась ниже, чем у северной.

В соответствии с этим находятся данные по кислородным границам жизни (точке асфиксии) сравниваемых популяций. Сравнение проводилось на протяжении всего сезона (в возрасте от 3 до 280 дней).

В среднем асфиксия представителей северной популяции наступала (при t-ре 15°) при $1,94 \pm 0,12$ мг O₂/л, а южной популяции — при $1,66 \pm 0,08$ мг O₂/л, что указывает на статистически достоверные ($P = 0,05$) расхождения в сторону увеличения стойкости к дефициту кислорода у акклиматизируемой популяции.

При изучении температурной зависимости точки асфиксии разных видов сига и карпа достаточно четко определилась температурная зона стабильности кислородного порога (горизонтальные участки кривых на рис. 4). При температуре 20° наблюдаются статистически достоверные различия между чудским

сигом, проявляющим наибольшую устойчивость к дефициту кислорода, и рипусом с пелядью ($P < 0,01$).

При температуре 25° рипус показал результаты, близкие к чудскому сигу, а точка асфиксии пеляди нашего возрастает по сравнению с другими видами ($P < 0,01$). Следовательно, большая приспособленность к недостатку кислорода у восточно-европейских видов сигов по сравнению с сибирским (пелядью) проявляется только в зоне высоких, почти сублетальных температур.

Кислородные пороги межвидовых гибридов сигов в большинстве случаев занимают промежуточное положение между порогами исходных форм, или лежат несколько ниже их. Наиболее устойчивыми к дефициту кислорода оказались гибриды:

♀ чудской сиг \times ♂ чир и ♀ пелядь \times ♂ чудской сиг.

При сопоставлении температурной зависимости кислородного порога сигов и карпа (рис. 4) видно различие не только в общем уровне порога, но и в характере самой зависимости — в ширине температурной зоны стабильности этого показателя. Таким образом температурная зависимость кислородного порога рыб очень четко отражает особенности рыб, принадлежащих к разным экологическим группам (в данном случае сигов и карпов), а ширина температурной зоны стабильности кислородного порога может быть одновременно мерой эвритермности и эвриоксигонности данной группы.

Температурная зависимость активности и теплоустойчивость некоторых ферментов клеточного окисления сиговых. Для разработки теории акклиматизации представляет большой интерес проследить насколько глубоко эколого-физиологические различия в области дыхательной функции и температурных адаптаций, которые удалось установить между акклиматизируемыми популяциями и их исходными формами, т. е. проявляются ли эти различия только на организменном уровне или захватывают также и нижележащие уровни организации, о чем можно судить по изменениям активности ферментативных систем.

Нами исследовалась ферментативная активность крови и тканевых гомогенатов. Полученные данные, конечно, не могут полностью совпадать с результатами исследований, проводимых на очищенных ферментах. Но, как подчеркивает Х. Кребс (1964), изучение активности неочищенных ферментов в ряде случаев дает возможность уловить характер реагирования организмов на условия среды, что ускользает при работе с очищенными ферментами. Поэтому в эколого-биохимических исследованиях вполне применимо изучение дегидразной (дегидрогеназной) активности по Тунбергу и манометрическое или манганометрическое измерение каталазной активности тканевых гомогенатов и крови.

Изучение каталазной активности крови манометрическим методом на особях, содержащихся длительное время в одинаковых условиях, показало статистически значимые различия ($P = 0,01$) между такими видами как чудской сиг и пелядь и несколько ниже статистической достоверности ($0,1 > P > 0,05$) различия между северной и южной популяциями чудского сига в возрасте 6—7 мес. Эти данные приведены в табл. 1 в мг разложенной H_2O_2 (каталазное число).

Таблица 1
Каталазная активность крови молодых сиговых

Объект	n	Эритроциты млн/мм ³	Hb %	Каталазное число ($M \pm m$)	
				0—2°	18—20°
Сиг чудской сев. популяции	19	2,02	10,95	$6,37 \pm 0,54$	$9,58 \pm 0,57$
Сиг чудской южной популяции	18	1,93	11,96	$5,91 \pm 0,37$	$8,67 \pm 0,42$
Пелядь	16	1,48	1,40	$4,52 \pm 0,15$	$6,08 \pm 0,5$

Здесь же мы видим явление, неоднократно наблюдавшееся и на других видах рыб; при уменьшении количества эритроцитов содержание гемоглобина в них возрастает, но между содержанием гемоглобина и каталазной активностью крови зависимости установить не удалось.

Четкие, статистически достоверные различия ($P < 0,01$) были получены при сравнении каталазной активности печени северной и южной популяций чудского сига. На фоне общей картины, характерной для температурной зависимости активности этого фермента у рыб, каталаза северной популяции, при всех исследованных температурах, оказалась активной, чем у южной популяции (см. рис. 5).

Таким образом подтверждаются данные, полученные на каталазе крови: у южной популяции наблюдается снижение каталазной активности по сравнению с северной, исходной популяцией. Это явление вполне согласуется с приведенными выше фактами снижения интенсивности потребления кислорода и уровня точки асфиксии, что в целом создает картину уменьшения интенсивности окислительных процессов у сигов при их акклиматизации в водоемах более южных широт.

При измерении активности каталазы крови манометрическим методом (Шахбазов, 1964) у 4—5-месячной молодежи сигов, выращенной в одинаковых прудовых условиях, получены статистически достоверные ($P \leq 0,05$) различия у чудского сига, чира

и пеляди. Активность каталазы у гибридных форм занимает промежуточное положение между исходными видами с уклоном в сторону чуждого сига (см. рис. 6).

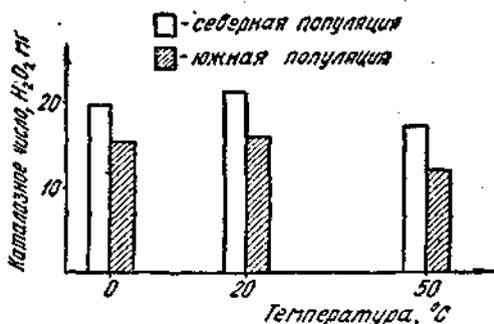


Рис. 5. Каталазная активность печени двух популяций чуждого сига в возрасте 6—7 мес.

Сопоставление теплоустойчивости каталазы у разных видов сигов велось по активности фермента после прогрева до 60°

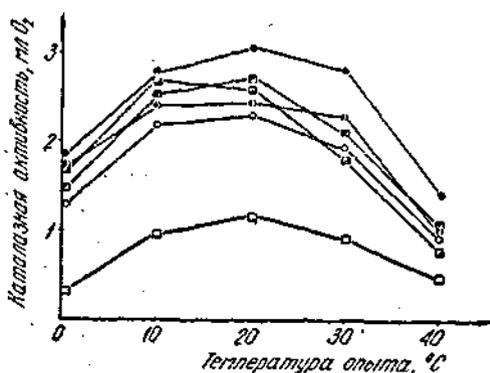
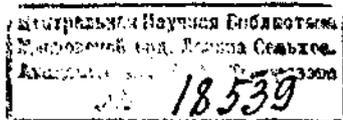


Рис. 6. Температурная зависимость активности каталазы крови молоди сиговых (в мл. выделенного O₂ при экспозиции 15 мин.).

- — чуждый сиг; ○ — чир; □ — пелядь;
- — гибрид: ♀ — чуждый сиг × ♂ — чир;
- — гибрид: ♀ — чуждый сиг × ♂ пелядь;
- — гибрид: ♀ пелядь × ♂ чуждый сиг.

в течение 15, 20 и 25 мин. Обращает на себя внимание факт значительно большей теплоустойчивости каталазы печени по сравнению с каталазой крови у всех исследованных видов. В среднем:



каталаза печени у сига после 15-минутного прогрева снижает активность на 10%, а каталаза крови — на 85%. Что касается различий у сравниваемых форм, то по теплостойкости каталазы крови сильно уклоняются данные, полученные на пеляди; более низкому уровню каталазной активности крови этого вида соответствует более высокая теплоустойчивость фермента. Так, после прогрева в течение 15 мин. активность каталазы у этого вида снизилась в среднем только на 47%, т. е. почти вдвое меньше, чем у других видов. Чудской сиг, чир и гибриды дали по этому показателю близкие результаты, различия между которыми статистически не достоверны.

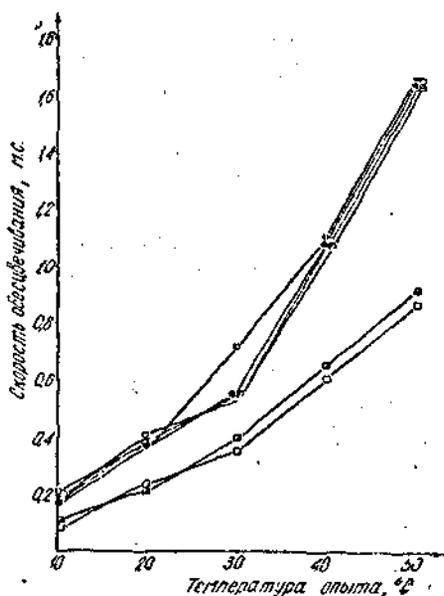


Рис. 7. Температурная зависимость дегидразной активности печени молодки сиговых. Обозначения те же, что на рис. 6.

Температурная зависимость дегидразной активности печени сиговых определялась по Гунбергу при температурах 10, 20, 30, 40 и 50°. Результаты статистически обработаны и графически выражены (см. рис. 7) в виде скорости обесвечивания метиленовой сини

($\frac{1}{\text{вр. обесвечив.}}$). При рассмотрении этих данных, прежде всего, обращает на себя внимание совершенно иной характер температурной зависимости активности ферментов по сравнению с каталазой у тех же видов рыб. Если каталаза при температуре выше 30° уже в значительной степени инактивируется, то инактивация дегидраз наблюдается только при прогреве выше 70° (на графике не приведена).

По уровню дегидразной активности изученные формы очень четко разделяются на две статистически значимые ($P \leq 0,02$) группы: 1) с высоким уровнем активности — чудской сиг, чир и гибриды: ♀ чудской сиг × ♂ чир, ♀ чудской сиг × ♂ пелядь; 2) с низким уровнем активности — пелядь и гибрид ♀ пелядь × ♂ чудской сиг.

Особенно интересно, что характер температурной зависимости дегидразной активности у гибридов очень близок или даже

полностью совпадает с таковым у материнской формы, что, очевидно, связано с явлением цитоплазматической наследственности.

Эколого-физиологические обоснования выращивания сигов в водоемах Харьковской области. Одновременно с изучением эколого-физиологических и эколого-биохимических показателей сиговых производителей опытное выращивание их в различных прудовых хозяйствах Харьковской области. При этом учитывались температурный и кислородный режим, солевой состав воды и кормовая база водоемов, а также интенсивность питания, рост и половое созревание сигов. Было выращено маточное стадо наиболее перспективных для прудовых хозяйств видов сигов — чудского сига и пеляди. Проведены гистологический анализ гонад на протяжении годового цикла, искусственное оплодотворение икры и инкубация ее в специально организованном рыбоводном пункте в колхозе им. Ленина Нововодолажского района. Выращенная в этом хозяйстве молодь сигов завозилась в Краснооскольское водохранилище и другие водоемы Харьковской области.

На основании всего комплекса упомянутых работ, проводившихся в период с 1953 по 1962 г., можно заключить, что:

1. Возможно не только выращивание сиговых в местных прудовых хозяйствах, но и организация воспроизводства стада чудского сига и пеляди с применением искусственного оплодотворения и заводского метода инкубации икры в условиях колхозных и совхозных рыбоводных хозяйств.

2. Для выращивания сигов в водоемах лесостепной зоны Украины пригодны пруды с атмосферно-грунтовым питанием, с максимальными глубинами не менее 3 м и слабой заиленностью дна. Допустимый зимний минимум содержания кислорода в воде для сиговых около 2—3 мг/л. Максимальный переносимый сигами летний прогрев воды лежит между 23 и 29° и изменяется в зависимости от содержания в ней кислорода, например: он достигает 28—29° при 7—8 мг O₂/л и снижается до 23—25° при 3—5 мг O₂/л.

3. Созревание половых продуктов у сигов, выращиваемых в прудах Харьковской области, наступает, как и у других акклиматизируемых на юге популяций сигов, на 2—3 года раньше, чем в северных водоемах (в возрасте 1+ и 2+) и протекает нормально несмотря на изменение температурного, газового и солевого режима водоемов.

4. Чудского сига и пелядь можно рекомендовать в качестве добавочных видов рыб для выращивания в карповых прудах с учетом их температурного и кислородного режима. В полносистемных карповых прудовых хозяйствах без существенных

дополнительных затрат можно выращивать товарных сигов (сеголетков весом 70—100 г и двухлетков весом 200—300 г), формировать маточное стадо, проводить нерест и инкубацию икры.

IV. Эколого-физиологические исследования карпа, амурского сазана и их гибридов

Сазан и карп, как известно, являются наиболее перспективными объектами акклиматизации среди пресноводных рыб умеренного климата. В Институте озерно-речного рыбного хозяйства, под руководством В. С. Кирпичникова, проводятся большие работы по гибридизации карпа и амурского сазана и акклиматизации их в водоемах Северо-Запада Союза. Это дало нам возможность осуществить эколого-физиологическое исследование выращиваемых под Ленинградом карпов, амурского сазана и их гибридов и сопоставить эти результаты с показателями южной популяции карпа из рыбопитомников Харьковской области.

Верхние температурные границы жизни северной и южной популяции карпа, амурского сазана и их гибридов были изучены при различном содержании кислорода. Наиболее высокую температуру 50% и 100% летальной нормы показали особи южной популяции: $35,4 \pm 0,20^\circ$ и $36,1 \pm 0,06^\circ$ при 5—7 мг O_2/l . Эти показатели статистически достоверно ($P < 0,01$) отличаются от данных, полученных на карпах северной популяции, амурском сазане и их гибридах при реципрокном скрещивании. Следует указать, что все подопытные группы в течение 30—45 дней содержались при одинаковой температуре (15—17°).

Интересно отметить, что наибольшую холодоустойчивость скелетных мышц (по времени потери возбудимости при температуре — 1,5°) обнаружили амурский сазан и гибрид ♀ амурский сазан × ♂ карп, что согласуется с данными В. С. Кирпичникова (1958) по общей холодоустойчивости этих форм.

Температурная зависимость каталазной активности крови, измеренная манганометрическим методом, согласуется с данными по общей теплоустойчивости у сравниваемых форм. Если активность каталазы при температуре 20° (оптимальная зона) взять за 100%, то у гибрида амурский сазан × карп, при t-ре 10°, каталазная активность будет составлять 79%, а при 35° — 47%. В то же время у южной популяции карпа каталазная активность будет, соответственно: при 10° — 71%, при 35° — 67%. Таким образом, у холодостойкого гибрида при снижении температуры фермент инактивируется в меньшей степени, а при прогреве, наоборот, в большей степени, чем у южной популяции карпа.

По дегидразной активности печени получены данные, отражающие ту же закономерность в отношении северной и юж-

ной популяций карпа: при более низких температурах (15°) активной дегидразы у северной популяции, а при высоких (50°) — активной становятся дегидразы южной популяции. Причем эти различия в обоих случаях статистически достоверны ($P < 0,01$) и послучены на материале, предварительно выдержанном при одинаковых температурах.

Все эти данные указывают на то, что в основе изменения общей или организменной тепло- и холодоустойчивости лежат соответствующие изменения ферментативных систем.

Кроме того, при изучении дегидразной активности печени карпов, амурского сазана и их гибридов очень четко проявился характер ферментативной активности, уже отмеченный нами на гибридах сиговых рыб. Так, например, температурная зависимость дегидразной активности гибрида ♀ карп × ♂ амурский сазан вполне соответствует дегидразной активности карпа. Интересно также отметить, что хотя дегидразы гибрида ♀ амурский сазан × ♂ карп обнаружили значительное гетерозисное повышение активности по сравнению с исходными формами, сам характер температурной зависимости активности очень близок к таковому у амурского сазана. Это явление можно продемонстрировать на средних величинах температурного коэффициента (Q_{10}) дегидразной активности печени у сравниваемых форм:

карп — 1,35, гибрид ♀ карп × ♂ амурский сазан — 1,31, амурский сазан — 1,52, гибрид ♀ амурский сазан × ♂ карп — 1,55.

Изменение общей и тканевой тепло- и холодоустойчивости у карпов в искусственных условиях. В настоящее время накоплен большой экспериментальный материал, подтверждающий способность рыб быстро, в течение 10—15 дней изменять температурный порог жизни. Относительно возможности изменения тканевой тепло- и холодоустойчивости у рыб данных еще очень мало и они противоречивы.

Тканевая теплоустойчивость исследовалась на препаратах межреберных мышц по методике, разработанной в лаборатории сравнительной цитологии Института цитологии АН СССР. Показателем теплоустойчивости при этом явилось время сохранения возбудимости мышц, прогретых до температуры 32, 34, 36 и 38°. Возбудимость мышц проверялась переменным электрическим током частотой 50 герц и напряжением 10 вольт. Было проведено две серии опытов, давших очень близкие результаты. Данные одной из них приводятся в табл. 2.

Данные по тканевой холодоустойчивости оказались еще более наглядными, чем по теплоустойчивости: холодоустойчивость мышц, измеренная в растворах Рингера на глицерине при температуре 0, —2 и —4° у обеих подопытных групп («теплых» и «холодных») различалась более, чем в 4 раза (см. табл. 3).

Таблица 2

Общая и мышечная теплоустойчивость 7-месячной молоди карпов после адаптации в течение двух месяцев к разным температурам (колич. экземпляров в каждом опыте от 18 до 24)

Т-ра адаптации	Т-ра теплового шока ($M \pm m$)	Среднее время сохранения возбудимости мышц в мин. ($M \pm m$)			
		32°	33°	36°	38°
24-26°	$33,2 \pm 0,32$ $P < 0,01$	$173,0 \pm 1,6$ $P < 0,01$	$108,3 \pm 1,5$ $P < 0,01$	$56,7 \pm 2,9$ $P < 0,01$	$15,5 \pm 1,0$ $P < 0,01$
3-10°	$29,2 \pm 0,45$	$68,4 \pm 1,9$	$43,4 \pm 2,0$	$20,7 \pm 0,9$	$5,9 \pm 0,3$

Таблица 3

Холодоустойчивость мышц карпов после адаптации в течение двух месяцев к разным температурам

Т-ра адаптации	Ср. время сохранения возбудимости мышц в мин. ($M \pm m$)					
	n	0°	n	-2°	n	-4°
24-26°	20	$8,1 \pm 0,44$	18	$5,9 \pm 0,87$	16	$4,4 \pm 0,3$
3-10°	20	$33,5 \pm 0,5$	22	$27,0 \pm 0,5$	20	$19,2 \pm 1,4$

На основании приведенных и ряда других опытов, давших аналогичные результаты, можно заключить, что мышечная тепло- и холодоустойчивость у данного вида являются признаками легко изменяемыми при достаточно больших сдвигах в температурных условиях существования.

Каталазная активность крови и печени карпов, адаптированных к разным температурам. Одновременно с изменениями общей и тканевой теплоустойчивости происходят и соответствующие сдвиги в активности ферментативных систем. Так, например, у «теплых» карпов (материал тот же, что и в предыдущих опытах); наблюдается статистически достоверное ($P \leq 0,01$) повышение активности каталазы крови и снижение активности каталазы печени и наоборот у «холодных» снижается активность каталазы крови и повышается активность каталазы печени (см. рис. 8, 9).

Противоположные результаты по активности одной и той же ферментативной системы в крови и печени возможно связаны с тем, что с понижением температуры среды снижается напряжение дыхательной функции крови, но одновременно возрастает гликогено-синтетическая активность печени. С понижением температуры активизируется синтез гликогена, используемого впоследствии в период зимовки, когда прекращается экзогенное питание многих рыб, в том числе и карпов. Это явление наглядно

отражается на изменении веса печени: у «теплых» карпов средний вес печени составлял 3,6% к весу тела, а у «холодных» — 9,6%. При определении количества гликогена в печени у «холодных» карпов его оказалось в 2,7 раза больше, чем у «теплых», равного с ними веса.

При адаптации к различным температурам изменяется не только активность, но и теплоустойчивость фермента. Это уже

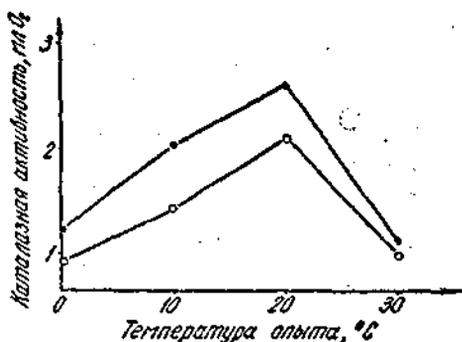


Рис. 8. Каталазная активность молодых карпов, адаптированных к температуре 3—10° (○) и 20—26° (●).

видно из данных рис. 9: максимум активности каталазы «холодных» карпов наблюдался при 10°, а у «теплых» при 30°. Об этом

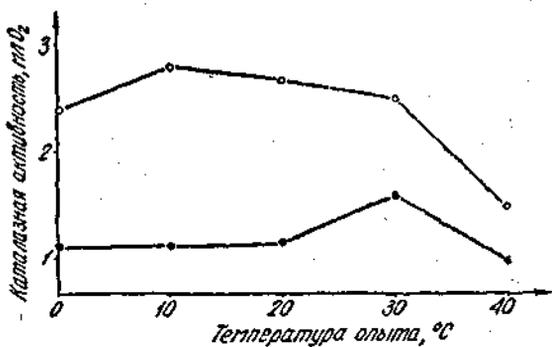


Рис. 9. Каталазная активность молодых карпов, адаптированных к температуре 3—10° (○) и 20—26° (●).

же говорят результаты измерения активности фермента после прогрева до 60°: 15-минутный прогрев крови вызывал повышение активности каталазы «холодных» карпов на 5% по сравне-

нию с каталазой непрогретой крови, а у «теплых» — на 32%. Прогрев в течение 20 мин. уже вызывал инактивацию фермента, но тоже в разной степени: у «холодных» — на 23%, у «теплых» — только на 6%.

Дегидразная активность печени у карпов повышалась при адаптации к низким температурам и снижалась у «теплых» рыб. Статистически достоверные различия между этими группами рыб были получены при измерении дегидразной активности при 10, 30, 40 и 50°. Следовательно, приспособительные изменения активности здесь происходят по тому же типу, что и у каталазы печени: активность ферментов обратно пропорциональна уровню адаптационных температур.

Итак, в процессе температурной адаптации у карпов проявляется гомеостатический комплекс изменений, обеспечивающий нормальное функционирование организма в измененных условиях среды. Некоторая часть этих изменений нами была исследована и, как видно из приведенных экспериментальных данных, они проявляются на разных уровнях организации, с вовлечением разных систем и их компонентов.

V. Климатическая изменчивость некоторых физиологических и биохимических признаков у рыб

В предыдущих разделах были продемонстрированы эколого-физиологические изменения у рыб, происходящие при прудовом выращивании в измененных климатических условиях, или при адаптациях их в искусственных, лабораторных условиях. Для получения более общей картины функциональной изменчивости и внутривидовой дифференциации у рыб следует рассмотреть, как изменяются эколого-физиологические признаки в результате естественного расселения видов.

Для этого были использованы виды с широкими ареалами: обыкновенный окунь (*Perca fluviatilis* (L.)), щука (*Esox lucius* (L.)), лещ (*Abramis brama* (L.)), плотва (*Rutilus rutilus* (L.)), ее подвид — вобла (*R. rutilus caspius* Jak.) и красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)). Исследовались популяции этих видов, обитающие в водоемах Закавказья, Украины и Карелии. Таким образом климатические условия обитания сравниваемых популяций изменялись от субарктических до субтропических (от 39 до 62° сев. широты). Все исследования проводились в один и тот же сезон — начало лета: в Закавказье — в мае, на Украине — в конце мая — начале июня, в Карелии — в конце июня — начале июля. Этим достигалось соответствие предопытных температурных условий сравниваемых популяций. Кроме того, в ряде случаев сравниваемые рыбы до опытов длительное время выдерживались при одинаковых стабильных температурах.

Общая и тканевая теплоустойчивость. На рис. 10 приведены температуры теплового шока (50% летальная норма) плотвы и воблы, измеренные при разном содержании кислорода. Как видно из графиков, представители популяций разных климатических зон, адаптированные перед опытами к одинаковой температуре, показали очень четкие статистически достоверные ($P < 0,01$) различия общей теплоустойчивости. Аналогичные

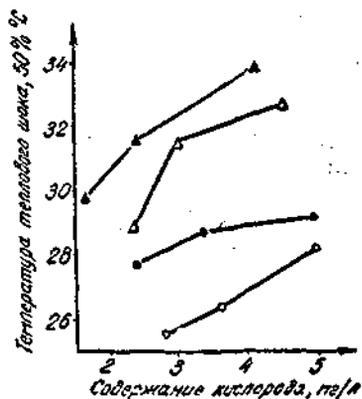


Рис. 10. Кислородная зависимость температуры теплового шока плотвы и воблы. ▲ — вобла Закавказская, △ — плотва Харьковская, температура адаптации: 20—22°; ● — плотва Харьковская; ○ — плотва Карельская, температура адаптации 14—15°.

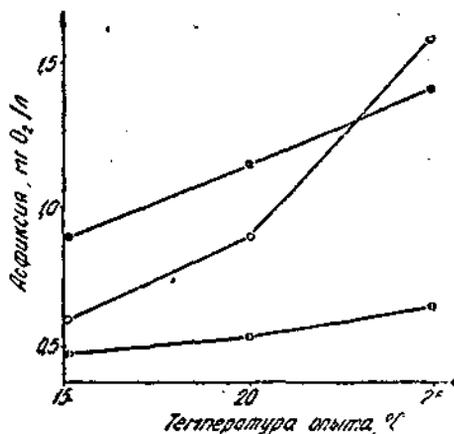


Рис. 11. Температурная зависимость кислородных границ жизни трех популяций щуки: ● — Закавказская популяция, ○ — карельская популяция, ○ — Харьковская популяция.

данные получены и на других видах. Интересно, например, что представители Харьковской популяции окуня, которые в течение месяца адаптировались к температуре 5—6°, все же показали более высокую температуру теплового шока, чем представители Карельской популяции, адаптированные к температуре 14—15°. Эти данные указывают на то, что несмотря на свою подвижность, температура теплового шока является эколого-физиологическим признаком, по которому различимы внутривидовые группы, обитающие в разных климатических условиях и различия эти могут быть весьма значительными.

Оказалось, что эти расхождения проявляются и на тканевом уровне организации. Так, тканевая теплоустойчивость, измеренная на мышцах желудка (окунь, щука) или кишечника (плотва, вобла) у разных популяций одного и того же вида проявила

весьма значительные различия (см. табл. 4), достоверность которых не вызывает сомнения.

Таблица 4
Теплоустойчивость мышц кишечника (в мин. при $t_{ре} 26^{\circ}$) у различных популяций окуня, щуки, плотвы и воблы ($M \pm m$)

Объект	Карельские популяции	Закавказские популяции
Окунь	$32,4 \pm 3,2$	$48,4 \pm 2,5$
Щука	$33,0 \pm 3,0$	$72,6 \pm 3,6$
Плотва	$41,4 \pm 4,0$	—
Вобла	—	$58,1 \pm 1,8$

Кислородные границы жизни у всех исследованных видов также проявили четко выраженную внутривидовую изменчи-

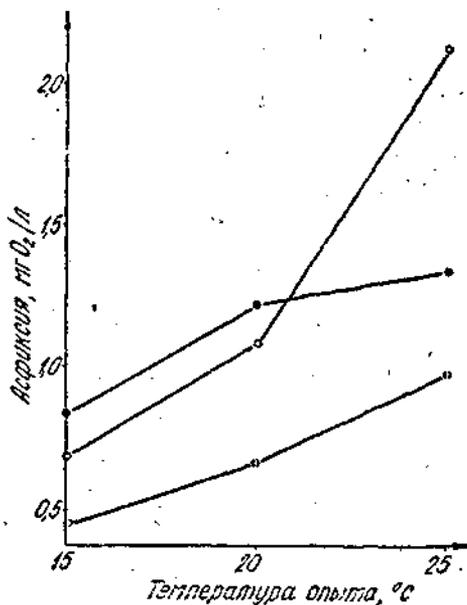


Рис. 12. Температурная зависимость кислородных границ жизни плотвы и воблы (обозначения те же, что и на рис. 11).

вость. Как видно из графиков, представленных на рис. 11 и 12, харьковские популяции щуки и плотвы проявляют значительно большую устойчивость к недостатку кислорода (точка асфиксии

у них значительно ниже), чем карельские и закавказские популяции этих же видов. Таким образом, по устойчивости к дефициту кислорода, наблюдается сближение наиболее удаленных друг от друга, обитающих в совершенно различных климатических условиях, северных и южных популяций. Этот парадокс объясняется при анализе кислородных условий среды, в которых обитают сравниваемые популяции.

Несмотря на большие различия в температурных и других условиях карельских и закавказских водоемов у них имеется общая черта — отсутствие дефицита кислорода на протяжении круглого года. Карельские озера обладают этим свойством в силу их олиготрофности, слабой заиленности и низких температур, а лиманы и приустьевые участки закавказских рек — благодаря малым глубинам, проточности и отсутствию ледяного покрова в зимнее время.

В то же время в сильно заиленных эвтрофных водоемах умеренной климатической зоны, благодаря зимнему ледоставу, кислородный дефицит представляет собой регулярное и широко распространенное явление. Следовательно, низкий кислородный порог украинских популяций несомненно является приспособлением к жизни в этих условиях. На приведенных графиках также обращает на себя внимание резкое нарастание уровня кислородного порога карельских популяций в интервале температур 20—25°, чего не наблюдается у закавказских популяций. Это явление отражает различия в их температурных адаптациях: если для закавказских популяций данные температуры являются нормальными условиями среды, то для карельских они уже приближаются к сублетальному уровню, что и вызывает повышение кислородного порога жизни. Это явление отражается также в величине температурного коэффициента (Q_{10}) точки асфиксии в интервале 15—25°.

Q_{10} карельской популяции щуки	= 2,6
Q_{10} закавказской популяции щуки	= 1,5
Q_{10} карельской популяции плотвы	= 3,3
Q_{10} закавказской популяции воблы	= 1,5

Если установленные различия носят закономерный и устойчивый характер, то они должны отражаться и на других показателях, связанных с дыхательной функцией организмов. Особый интерес в этом отношении представляет активность дыхательных ферментов.

Активность каталазы крови исследовалась у тех же видов, что и кислородные границы жизни и обнаружила довольно четкие различия. Так, например, среди исследованных форм, во всех географических пунктах, наиболее активной оказалась каталаза крови окуня, наименее активной — каталаза крови леща. Щука, плотва, вобла и красноперка заняли по этому показателю про-

межуточное положение. Но основной интерес для нас представляют расхождения в уровне ферментативной активности у представителей различных популяций одного и того же вида.

Как видно из данных, представленных на рис. 13 и 14, наибо-

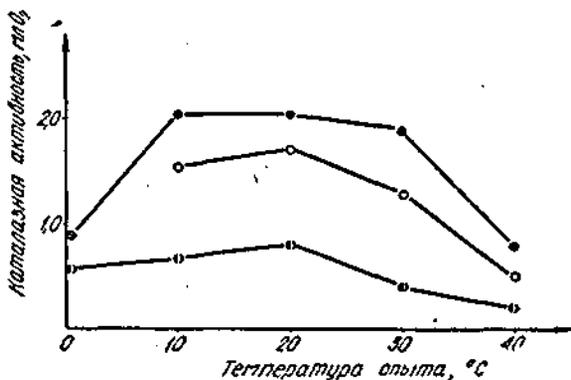


Рис. 13. Температурная зависимость активности каталазы крови щуки (обозначения те же, что на рис. 11).

лее низкий уровень каталазной активности крови наблюдается у харьковских популяций, обнаруживших наибольшую устойчи-

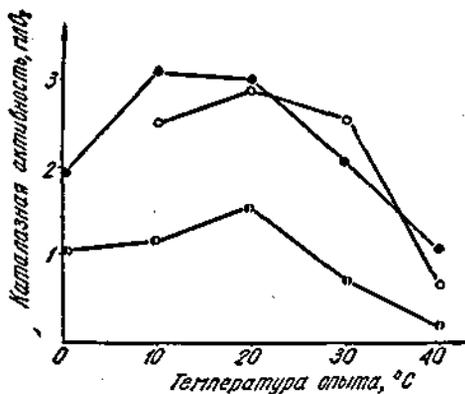


Рис. 14. Температурная зависимость активности каталазы крови плотвы и воблы (обозначения те же, что на рис. 11).

вость к недостатку кислорода в воде. Аналогичные, статистически значимые данные были получены и на других видах.

Понижение уровня каталазной активности у популяций, при-

способившихся к значительному кислородному дефициту, очевидно, связано с адаптивным снижением уровня тканевого дыхания. Таким образом здесь мы, очевидно, сталкиваемся с примером внутривидовой функциональной дифференциации, захватывающей разные уровни организации.

Это положение подтверждается данными, полученными по каталазной активности печени на представителях популяций из разных климатических зон. Так, активность каталазы печени закавказских популяций рыб при 0° ниже, а при 40° выше, чем у представителей тех же видов, обитающих в умеренном климате.

Дегидразная активность печени у разных популяций одного и того же вида закономерно изменяется, снижаясь в направлении с севера на юг, т. е. в соответствии с изменением температурных адаптаций. Эти статистически достоверные различия ($P < 0,01$) хорошо видны на примере плотвы и воблы (см. рис. 15) и подтверждены на других видах. В изменении интенсивности этих процессов, очевидно, проявляется следующая закономерность: для поддержания необходимого уровня метаболизма в суровых климатических условиях севера требуются более активные ферментативные системы. Но, как мы видели на примере каталазной активности крови и печени, адаптивные изменения интенсивности ферментативных процессов, в зависимости от климатических факторов, в различных тканях и в разных звеньях клеточного окисления имеют разную направленность в соответствии с выполняемой ими ролью, а не осуществляются по единой схеме.

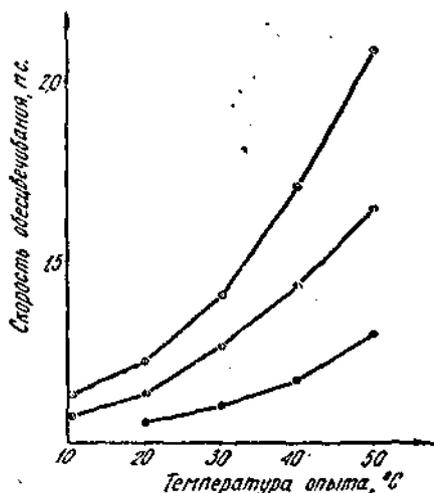


Рис. 15. Температурная зависимость дегидразной активности печени плотвы и воблы (обозначения те же, что на рис. 11).

VI. Некоторые положения теории акклиматизации и микроэволюции

Полученные экспериментальные данные и анализ процесса акклиматизации ряда видов пресноводных рыб позволяют высказать следующие положения.

Критерии акклиматизации. Возникает вопрос: по каким признакам можно судить действительно ли в результате интродукции произошла акклиматизация представителей какого-либо вида, т. е. какие существуют критерии данного явления? Такими критериями, по нашим представлениям, в первую очередь, должны быть изменения, происходящие с акклиматизантами в новых условиях существования. Эти изменения могут проявляться в экологических, гистологических, цитологических, биохимических и других признаках и захватывать разные уровни организации, например:

1. Критерии популяционного уровня организации — возникновение новых, относительно устойчивых популяций, осуществляющих свое воспроизводство.

2. Критерии организменного уровня организации — изменение, по сравнению с исходной формой, различных физиологических адаптаций (в наших исследованиях — изменения температурных границ жизни и питания, избираемых температур, кислородных границ жизни и т. п.).

3. Критерии белкового уровня организации — функциональные изменения ферментативных систем (в наших исследованиях — изменения уровня и температурной зависимости каталазной и дегидразной активности).

Кроме указанных существует, безусловно, большое количество других, не изученных нами, критериев акклиматизации.

Историческая обусловленность и этапы процесса акклиматизации. Эффект акклиматизации во многом зависит от исторических причин. Это хорошо видно на примере сиговых — холодноводных по их современным местообитаниям рыб, относительно легко приспосабливающихся к более теплему климату. Большая физиологическая пластичность представителей этого рода, очевидно, связана с колебаниями условий среды, которые претерпели эти виды в прошлом. Так, повышение их теплоустойчивости произошло, надо полагать, под воздействием естественного отбора в период более теплого климата, чем современный. Такой период, по представлениям, обоснованным Л. С. Бергом (1935, 1947, 1950), наступил в послеледниковую эпоху, когда ряд теплолюбивых видов рыб значительно расширили свои ареалы к северу. При переходе к современному, более холодному и влажному климату произошло вымирание теплолюбивого комплекса в ихтиофауне северных водоемов. Перенесшие эти колебания сиговые расширили свои кислородные и температурные границы жизни, что обогатило их адаптивный фонд, т. е. совокупность наследственно закрепленных адаптивных реакций, которыми располагает данная группа организмов (популяция, вид) и которые она использует при изменении условий среды.

При акклиматизации, очевидно, в первую очередь происходит использование этого адаптивного фонда, накопленного видом в процессе его исторического развития. Период времени, в течение которого осуществляется реализация адаптивного фонда организмов, можно назвать первым этапом акклиматизации.

В дальнейшем происходит формирование новых адаптивных реакций переселенной популяции, но уже на основе изменения наследственных признаков, под контролем естественного отбора. Этот период, захватывающий уже ряд последующих поколений, можно назвать вторым этапом акклиматизации.

В литературе понятия этапов и фаз акклиматизации часто дублируют друг друга, поэтому мы для устранения недоразумений предлагаем использовать их только в следующем смысле:

Этапы акклиматизации — важнейшие периоды, связанные с формированием новых признаков акклиматизируемых популяций.

Фазы акклиматизации — существенные изменения численности акклиматизантов (по Л. А. Зенкевичу — 1940).

Изложенные положения в кратком виде отображены на прилагаемой схеме.

Общая схема акклиматизационного процесса

Этапы и их основные признаки	Преобладающий характер изменчивости	Фазы (состояние численности)
I этап Реализация адаптивного фонда	Фенотипический	Фаза малой численности (инкубационная) Фаза нарастания численности *
II этап Формирование новых адаптивных признаков	Генотипический	Фаза стабилизации численности *

* Может относиться к I и 2 этапам.

Наши наблюдения и литературные материалы по скорости процесса акклиматизации показывают, что первый этап, при благоприятных условиях, может реализоваться в течение первых двух поколений после вселения рыб в новый водоем. Второй этап, связанный с мутационной изменчивостью, естественным отбором и механизмом наследственной информации, очевидно, требует уже многих поколений и значительно большего времени. Хотя генотипическая изменчивость может осуществляться и пе-

посредственно после вселения акклиматизантов, по результат ее для популяции сказывается значительно позже, на протяжении второго этапа акклиматизации.

Акклиматизация и микроэволюция. Акклиматизация, как приспособление группы организмов, искусственно перенесенных в новые условия, к жизни и воспроизводству в этих условиях, имеет ряд общих черт с естественным процессом внутривидовой дифференциации. Однако имеющиеся в настоящее время данные не дают возможность признать среди акклиматизировавшихся форм новых видов или подвидов рыб. Попытки описывать как новые подвиды, акклиматизированную в оз. Иссык-Куль севанскую форель (Лужин, 1956) или акклиматизированного в оз. Балхаш ареальского шипа (Серов, 1962), нельзя признать обоснованными, т. к. одних изменений биологии и морфологических (главным образом пластических) признаков, без доказательств их наследственной закрепленности, для этого еще недостаточно. Акклиматизированные формы большей частью, очевидно, представляют собой находящиеся в процессе становления новые расы, которые, возможно, явятся основой для дальнейшего процесса микроэволюции — обособления подвидов и видообразования. У нас нет оснований отрицать возможность видообразования на основе акклиматизации, т. к. для обеих явлений характерны общие процессы адаптивных изменений и дифференциации, но мы не можем пока привести иллюстраций тому из опыта акклиматизационных работ.

Следует отметить, что наряду с высокой эколого-физиологической пластичностью исследованных видов рыб, у них наблюдается и явление консервативности ряда физиологических адаптаций. Такое сохранение выработанных прежде приспособлений, которые не используются в настоящий момент, но могут включаться при восстановлении прежних условий, ведет к расширению адаптивного фонда вида и обуславливает успех акклиматизации. Конечно, не используемые и, следовательно, не подкрепляемые отбором физиологические, как и другие адаптации, постепенно утрачиваются.

К теории тепловой смерти пойкилотермных животных. Разработка теории акклиматизации осложняется тем, что далеко еще не ясны процессы, обуславливающие температурные повреждения и тепловую смерть животных, особенно пойкилотермных. До настоящего времени остаются не общеприятными и не опровергнутыми липондия (Гейльбрунн, 1924; Белералек, 1931, 1935), токсическая (Гейльбрунн с сотр., 1946) и разные варианты белковой теории теплового повреждения (Мироский, 1938; Насонов и Александров, 1940; Ушаков и Гастева, 1953; Буланкин, 1957; Кусаккина, 1963; Ушаков, 1963; Браун, Несветаева, Фиженко, 1964 и др.).

Полученные нами материалы говорят в пользу ферментативного варианта белковой теории теплового повреждения. Согласно приведенным данным, одной из причин теплового повреждения и тепловой смерти клеток (и организма в целом) является *температурная дискорреляция скоростей ферментативных процессов*, особенно в цепи клеточного окисления за счет чрезмерного возрастания активности одних систем и инактивации других.

Так, например, у исследованных рыб в интервале температур 0—20° наблюдается согласованное повышение активности дегидраз и каталазы. При дальнейшем повышении температуры происходит резкое нарастание дегидразной активности и инактивация каталазы (как крови, так и печени). Эти расхождения становятся особенно заметными в зоне 30—40°, т. е. при температуре гибели большинства пойкилотермных животных умеренного климата. Денатурация и коагуляция белков происходит, по-видимому, несколько позже.

Корреляции деятельности ферментативных систем создавались в эволюции тех или иных форм при определенных температурных условиях и, следовательно, отрегулированы для согласованной работы в определенном температурном диапазоне. Поэтому температуры тепловой денатурации отдельных белков часто значительно выше теплоустойчивости клеток или целых организмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследуя эколого-физиологическую и эколого-биохимическую изменчивость рыб, мы имели дело, главным образом, с тремя группами явлений: индивидуальными адаптациями, полученными в условиях эксперимента, процессом акклиматизации и с естественной внутривидовой дифференциацией.

1. Индивидуальные адаптации у представителей ряда видов рыб были получены при кратковременном изменении (в течение нескольких суток или недель) температурных и кислородных факторов среды. При этом соответственно изменялись избираемые температуры, температуры теплового шока, точка асфиксии, интенсивность потребления кислорода, тканевая тепло- и холодоустойчивость, ферментативная активность крови и печени.

Аналогичная группа изменений установлена в области сезонных колебаний функционального состояния рыб, находящихся в естественных условиях. Полученные данные указывают на адаптивность и высокую лабильность изученных функциональных признаков, относящихся к разным уровням организации (организменному, клеточно-тканевому, белковому) и в целом обеспечивающих гомеостатические реакции организмов при изменении температурного и кислородного факторов среды.

2. Изменения, наступающие в процессе акклиматизации, были установлены, в отличие от предыдущих, после длительного содержания представителей сравниваемых групп (акклиматизируемых и исходных популяций) в одинаковых условиях. Здесь, так же как и при индивидуальных адаптациях, обнаружены различия в области потребления кислорода, асфиксии, избираемых температур, температурных границ жизни и питания и температурной зависимости активности ферментов клеточного окисления. Так, у южной (акклиматизируемой) популяции чудского сига изменения идут в сторону увеличения теплоустойчивости, снижения уровня каталазной активности и повышения устойчивости к дефициту кислорода, по сравнению с северной популяцией этого вида. У северной (акклиматизируемой) популяции карпа наблюдается относительное повышение

дегидразной активности печени при низких температурах, повышение уровня кислородного порога и снижение температуры теплового шока по сравнению с южной популяцией карпа.

Таким образом, в процессе акклиматизации начинают появляться признаки физиологической дивергенции между акклиматизируемыми и исходными популяциями.

3. В области естественной внутривидовой дифференциации установлено явление климатической изменчивости эколого-физиологических и эколого-биохимических признаков у ряда видов пресноводных рыб с широкими ареалами (плотва, лещ, окунь, щука). Представители карельских, украинских и закавказских популяций этих видов обнаружили закономерное повышение общей и тканевой теплоустойчивости и снижение активности обменных процессов в направлении с севера на юг.

Установлено также, как более частная закономерность, снижение кислородного порога жизни и связанной с ним каталазной активности крови, у популяций из эвтрофных водоемов умеренного климата, по сравнению с популяциями из олиготрофных водоемов севера и эвтрофных водоемов субтропиков.

Сходство изменений, вызванных искусственными условиями, акклиматизацией и естественным процессом внутривидовой дифференциации указывает на то, что одни и те же эколого-физиологические и эколого-биохимические признаки организмов в одних случаях отражают устойчивые свойства, типичные для данной популяции или расы в целом, а в других — только обратимые регуляторные реакции.

4. Полученные данные указывают, что при экспериментальном обосновании акклиматизации рыб необходимо учитывать сопряженное действие различных абиотических факторов на предполагаемых вселенцев. Установленная на ряде видов прямая зависимость температурного порога жизни от содержания кислорода в воде и обратная зависимость кислородного порога от температуры среды, дают возможность судить о способностях объектов акклиматизации переносить температурный и кислородный режим водоемов вселенния. При изучении температурной зависимости кислородного порога (точки асфиксии) рыб была установлена температурная зона стабильности этого показателя, отражающая степень эвробксибионтности разных видов и особенно рыб, принадлежащих к разным экологическим группам.

5. Изучение сопряженного действия температурного и светового факторов показало, что личинки сигов в условиях температурного градиента избирают определенные зоны, которые могут смещаться в зависимости от температурных условий, предшествовавших опыту. Кроме того, личинки сигов с момента выклева

обнаруживают резко выраженный положительный фототаксис, постепенно исчезающий к концу личиночного периода.

При одностороннем освещении, в условиях температурного градиента, происходит полное искажение избираемой температурной зоны: личинки избирают участок с явно неблагоприятными температурами. Следовательно, избираемая и оптимальная температуры не всегда совпадают и не являются, как полагает ряд авторов, адекватными понятиями.

6. У межвидовых гибридов сигов и внутривидовых гибридов амурского сазана и карпа установлено явление матро-клинного наследования особенностей дегидразной активности печени, что, очевидно, связано с цитоплазматической наследственностью, не всегда учитываемой при проводимых на рыбах скрещиваниях. На некоторых гибридах амурского сазана и карпа обнаружено гетерозисное повышение дегидразной активности печени, что также следует учитывать в работах по гибридизации рыб.

7. На основании полученных материалов были высказаны некоторые теоретические положения о эколого-физиологических критериях акклиматизации, о двух этапах акклиматизации (этап реализации адаптивного фонда и этап формирования новых адаптивных признаков), о причинах тепловой смерти пойкилотермных организмов в результате температурной дискорреляции в действии ферментов клеточного окисления.

8. Данные, полученные по температурным и кислородным адаптациям сиговых, в сочетании с результатами опытного выращивания этих рыб в прудовых хозяйствах, позволили установить допустимые для них изменения температурно-кислородного режима водоемов. В соответствии с этим были даны практические рекомендации по выращиванию и акклиматизации сигов.

СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ И СДАННЫХ В ПЕЧАТЬ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Некоторые эколого-физиологические признаки сига, акклиматизируемых в водоемах востока Украины. Зоол. журнал АН СССР, т. 33, № 6, 1954.
2. Исследование эколого-физиологических особенностей сига, акклиматизируемых в водоемах УССР. Тезисы докладов III экологич. конференции, ч. II, 1954.
3. Влияние условий среды на потребление кислорода молодым карпа и сазана. ДАН СССР, т. 98, № 2, 1954 (в соавторстве).
4. Изменение эколого-физиологических признаков рыб в процессе акклиматизации. Труды совещания по физиологии рыб. Изд. АН СССР, 1956.
5. Эколого-физиологические обоснования акклиматизации сига в водоемах Украины. Труды Института биологии и биол. ф-та ХГУ, т. 27, 1957.
6. Изменение эколого-физиологических признаков сига, акклиматизируемых в водоемах УССР. Труды Института биологии и биол. ф-та ХГУ, т. 30, 1957 (в соавторстве).
7. Об экспериментальных обоснованиях акклиматизации рыб. Зоолог. журн., АН СССР, т. 36, в. 2, 1957.
8. О физиологической изменчивости популяций рыб в связи с температурой мест обитания. ДАН СССР, т. 129, № 3, 1959 (в соавторстве).
9. Физиологические адаптации в связи с условиями существования у некоторых пресноводных рыб. Тезисы докл. Совещания по экологической физиологии АН СССР, т. 2, 1959.
10. Экспериментальные обоснования акклиматизации сиговых. Труды Совещания по биологии, основам рыбного хозяйства. Томск, 1959.
11. Интенсивность потребления кислорода и некоторые особенности поведения личинок сиговых рыб. Научные доклады высшей школы. Биол. науки, № 4, 1959 (в соавторстве).
12. Сиговые рыбы в Харьковской области. Рыбоводство и рыболовство. № 5, 1961 (в соавторстве).
13. Внутривидовая физиологическая изменчивость у водных пойкило-термных животных. Зоологический журнал АН СССР, т. 40, в. 10, 1961.
14. Опыт акклиматизации сиговых рыб в водоемах Харьковской области. Труды Всесоюзного гидробиологического общества АН СССР, т. 13, 1963.
15. О внутривидовой функциональной изменчивости у водных животных. Сб. проблемы внутривидов. отношений. Томск, 1962.
16. О теории акклиматизации водных животных. Зоол. журн. т. 43, в. 7, 1964.
17. Зависимость активности каталазы крови и дегидраз печени карпа, амурского сазана и их гибридов от температуры среды. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 2, 1964.

18. Об изменении тканевой тепло- и холодоустойчивости у рыб в зависимости от температурных условий среды. ДАН СССР, т. 156, № 2, 1964 (в соавторстве).

19. Данные к экологической физиологии и биохимии карпа, амурского сазана и их гибридов. Изв. Гос. НИОРХ (в печати).

20. Избираемая температура и фототаксис личинок сиговых рыб. Зоол. журн. (в печати).

21. Внутривидовая изменчивость теплоустойчивости у некоторых пресноводных рыб. Вестник ХГУ, серия биологическая (в печати).

22. Внутривидовая изменчивость оксифильности у пресноводных рыб. Гидробиологич. журн., т. 1, в. 5, 1965.

23. Об адаптациях биологических систем разных уровней организации. Сб: соотношение методов в биологии, Ин-т философ. АН УССР (в печати).

24. Эколого-физиологические адаптации и акклиматизация пресноводных рыб. Тез. докл. I съезда Всесоюз. гидробиолог. об-ва, М., 1965.

25. Эколого-физиологическая изменчивость популяций пресноводных рыб и вопрос о физиологических критериях вида у пойкилотермных животных. Тез. докл. совещ. по физиол. основам экологии водн. животн. Севаст., 1965.

Подписано к печати 21/X 1965 г. БЦ 50826. Формат 60×90^{1/8}. Объем:
2,5 печ. л., 2,5 условн. печ. л. Зак. 4776, тираж 200. Бесплатно.

Харьковская типография № 16 Областного управления по печати.
Университетская, 16.

30

Бесплатно

8/122 30K

1/2