

鱼类对环境温度的 生理适应

H. C. 斯特罗加諾夫 著

科学出版社

鱼类对环境温度的 生理适应

周文、周静、孙德成 著

• • • • •

魚类对环境温度的生理适应

H. C. 斯特罗加諾夫 著

章 宝 惠 譯

科 学 出 版 社

—1961—

Н. С. СТРОГАНОВ
ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТЬ
РЫБ К ТЕМПЕРАТУРЕ СРЕДЫ

АН СССР, МОСКВА

1956

內 容 簡 介

生物对起变化的环境条件的生理适应是生物的重要特性,而温度是环境的最强有力的作用因素之一。温度与新陈代謝有着密切的联系。生理适应是研究系統发育的适应基础。个体在低温下維持自己的生命活动的适应能力和在低温的作用下的适应过程是生理适应的重大問題。

本书除上述有关生物对环境的生理适应的一般問題外,还闡明了魚类对高温和低温的适应性、温度的急剧与逐渐的变化对魚类在适应过程中的新陈代謝的影响和生物热死的理論基础等。本书可供高等院校有关专业师生与科学研究单位的研究人員参考。

魚类对环境温度的生理适应

Н. С. 斯特罗加諾夫 著

章 宝 惠 譯

*

科学出版社出版 (北京朝陽門大街117号)

北京市书刊出版业营业許可証出字第061号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1961年4月第一版

书号:2336 字数:102,000

1961年4月第一次印刷

开本:787×1092 1/27

(京) 0001-7,500

印张:4 22/27

定价:0.60元

序 言

在理解进化过程上占有重要地位的生物对环境的适应问题，不仅引起形态学家、古生物学家的注意，而且还引起生理学家和生态学家的注意。生理学家和生态学家对这个问题的兴趣是由此问题对理解生物界发展过程的理论意义，以及特别是由此问题的在实践上的重要性所决定的。广大地区的动物区系的改造、该地区栖居动物的分布区的扩大、新的有益物种的驯化和其他的类似任务都与此物种或另一物种对外界环境因子的适应问题存在着某种程度上的联系。除在这种或另一种系统发育行列中的适应外，同时还必须研究个体对外界环境因子的具体作用的适应过程，特别是当此因子是该生物必需的生存条件时，尤须进行研究。这种个体适应性或生理适应性与系统发育适应性不同，但是在它们之间存在着一定的联系和继承性。

生理适应性是系统发育适应性的基础。有许多事实证明，生理适应性不仅在个体的生命中，而且在物种的生命中，以及在其进化中都起着很大的作用，并且此适应性在一定的外界环境条件下逐渐得到巩固。

在生理适应性问题中，研究人员应该注意的不仅是适应的结果与后果，而且首先还应该注意适应过程本身和在此时产生的新陈代谢的变化。在这一大而复杂的问题中，首先引起我们注意的是个体在体温降低的情况下维持自己生命的适应能力，其次，在低温作用时的适应过程。

生物对起变化的环境条件的生理适应性是生物最重要的特性之一。我们选出最强有力的环境因子之一——温度，作为作用因子，用与温度的关系可以相当清楚地揭示适应的过程。在对低温适应的许多表现中，选出了生物在生命活动中决定其他的表现的

4791/07

基本的且主要的过程——新陈代谢。新陈代谢的变化在适应过程中具有特殊的意义,因为它涉及到生物生命活动的最重要的方面,因为新陈代谢是整个生理适应性过程中的主要过程。在这方面积累的精确事实很少。

研究温度对新陈代谢作用的很多著作表明,随着温度的升高,新陈代谢加速进行,但是不同的动物其加速的程度有所不同。曾經不止一次地试图从数学上来表明,由于温度的升高而产生的代谢的量方面的加速情况。許多研究人員將認為温度升高时的代谢的加速具有指数曲綫的性質,这种曲綫可以表示随温度的升高而产生的代谢的变化。专心于对这一規律性的量方面的闡明,使得研究人員忽視了生物对环境温度作用反应的質方面的研究。在这种情况下,被生物学家乐意应用于研究生物学規律性的物理化学家的观念陷入僵局。最近 30—40 年以来积累的有关温度系数方面的巨大实际材料,很少使我們接近于对生物的生命活动与环境温度关系的实质的認識。不同的生物具有不同的、在历史上形成的适应能力和对温度变化的适应性。因此,生物对环境温度变化的反应不是消极的,而是积极的,对已确定的生理过程水准起破坏作用的这些变化进行着抵抗。

随着温度的升高,新陈代谢在复杂地变化着,这些变化的性質不能用指数曲綫加以表达。在某些温度范围内,魚类与其他的,为此目的而进行研究的动物的新陈代谢几乎不起变化或变化很微弱,而在其他的温度范围内,則变化非常剧烈。以前对这种特点几乎沒有加以注意过。

在試驗前所处的温度下,动物的新陈代谢具有稳定的性質。此温度区域我們称为适应温度区域。适应温度区域对生物的生物學意义非常巨大,因为在此区域界限內,代謝进行得最協調、經濟,此外,在这里生物最穩定(斯特罗加諾夫, 1939, 1939a)。如果环境温度与适应温度区域的差別頗大的話,則如試驗所示,試驗魚的新陈代谢的变化,正象根据指数关系所應該預料那样,是不協調的。因此,为以前的温度区域内所特有的已确定的代謝水准遭到

了破坏。由此,产生了下列諸問題:

1. 是否能移动魚类的适应温度区域,使魚适应于比它們已經适应的温度較高或較低温度;

2. 温度的急剧与逐漸的变化对适应过程中的新陈代谢的影响怎样;

3. 从遗传上按抗寒能力选出的魚类对低温的适应能力与适应性怎样。

談及新陈代谢时,我們指的是生物与环境的一系列的交换过程。在每种单独的情况下可能产生某一部分代謝的破坏,如水、盐类、脂肪、糖类的代謝等,但是此部分代謝必定与蛋白質代謝发生联系,并且在各种不同的情况下将产生能量代謝、生长代謝(пластический обмен)或发生代謝(генеративный обмен)的破坏。以后,此破坏又将轉到其他的代謝类型。但是在各种情况下都会在一定程度上影响到基础代謝。

作者认为必須向 С. Н. 斯卡多夫斯基教授(Скадовский)、苏联科学院通訊院士 Х. С. 柯施托雅聶茨(Коштоянец)和苏联科学院通訊院士 Г. В. 尼柯里斯基(Никольский),为他們盛情地同意审阅本书手稿并提出意見,致以深切謝意。对这些意見我已經作了考虑。

目 录

第一章 材料与方法	1
第二章 适应温度区域的移动	3
适应于低温的食蚊鱼的新陈代谢	3
适应于高温的食蚊鱼的新陈代谢	4
适应于低温的和高温的食蚊鱼的新陈代谢的比较	5
結果討論	16
結論	23
第三章 适应过程的闡明。温度的急剧变化	25
温度的阶梯式的变化	30
結果討論	40
結論	55
第四章 生物热死的理論基础	56
結論	65
第五章 从遗传上按抗寒能力选出的食蚊鱼对低温的适应性 和适应能力	67
材料与方法	67
按抗寒能力选出的与未选出的食蚊鱼的适应性	70
适应性与生物的生理状况之間的关系	73
食蚊鱼在适应低温的过程中的重量变化	81
适应性与生殖	87
按温度休克的选择与适应性	90
适应性与代謝水准	92
結論	101
附录	104
参考文献	114

第一章

材料与 方法

材料 研究时取用了鱗形目 (Cyprinodontiformis) 花鱗科 (Poeciliidae) 小型硬骨魚食蚊魚 (*Gambusia affinis holbrooki*)。材料的选择由下列諸情由决定。

1. 由于食蚊魚不能克服冬天的温度降低, 因此阻碍它从南緯地区游入北緯地区。

2. 众所周知, 这种小魚的經濟意义由它的抗疟疾作用决定。

3. 用食蚊魚作試驗比較方便, 因为 Г. В. 薩莫赫伐洛娃 (Самохвалова) 在莫斯科大学遗传学实验室里已对此魚作了广泛的育种工作¹⁾。

1925 年, 阿布哈茲热带研究所所长 Н. П. 魯哈德捷 (Н. П. Рухадзе) 将从意大利运入苏联的食蚊魚迅速地移入南方地区的小型水域中, 于是这些水域就变成了供应苏联国内各地食蚊魚的来源 (魯哈德捷, 1927; 加兰达德捷和姆契里德捷, 1930; 普烈杰尔、扎高罗夫斯基和富特兰, 1932; 斯彼兰斯基, 1932; 林德貝尔格, 1933; 魯哈德捷, 1934 和 1936; 索柯洛夫, 1939; 林德貝尔格和列盖扎, 1952)。試驗用材料的詳細情形指明于每一章中。

新陈代謝的測定方法基本上采用了旧的方法 (斯特罗加諾夫, 1939a), 在相应的地方指出了各种改变。

舒爱脫 (Schuett, 1933 与 1934)、普烈杰尔和尼格烈里 (Bredel 和 Nigrelli, 1938) 和施拉依費尔 (Schlaifer, 1938, 1939) 的研究表

1) 作者认为很荣幸, 在这里向 Г. В. 薩莫赫伐洛娃, 为她供給我从遗传上按抗寒能力选出的食蚊魚和有关生殖速度的材料, 致以衷心謝意。

明,在金魚那里可以观察到所謂羣效应。羣体中魚对氧气的消耗比它們在单独时略少。这种由羣体中的魚的数量决定的氧气消耗量关系,可以用它們所作的各种运动量来加以解释(施拉依費尔, 1939)。成羣时,魚的运动量比在单独时少。虽然盖依耶尔和曼恩(Geyer 和 Mann, 1933)用鱸魚在流水中做的試驗表明,此現象比施拉依費尔所描述的要复杂得多,但是我們使用的方法对解决規定的任务仍然是十分令人滿意的。

我們的方法的基本要求是要創造出使魚处在最自然和最安宁的状况下的那些条件。为此,将放魚的玻璃瓶遮蔽起来并且仅在測定呼吸节律时透入微弱的光綫;呼吸节律經玻璃調温箱外罩(密厚的黑紙)中專門的孔进行測定。在两个試驗的玻璃瓶內,每瓶各放食蚊魚 3—5 尾。对两个玻璃瓶內的魚进行同时的观察。第一次測定后,再重复进行測定一次。附录中引用的数据是我們在四次試驗中(两次并行的和两次重复的)得到的材料的平均值。

Ю. Д. 波里雅柯夫(Поляков, 1940)表明,魚在一昼夜的不同時間消耗不同的氧气数量,即它們具有昼夜的呼吸节律。因此,我們是在一昼夜中的同一時間进行魚的氧气消耗的測定的。含氧量依照阿耳列和奧斯京(Alle 和 Oesting, 1934)对含亚硝酸盐的水推荐的 Ридль-Стюарт 高錳酸盐变化法測定(配方參閱斯特罗加諾夫, 1939)。

在某些情况下,我們在目前的工作中指明,这种或那种代謝变化是在何种魚体温度下产生的。我們沒有直接地測定魚体的温度,而将此温度当作与放魚的水中的溫度計的指示相符合。当然,在这里絕对的相符合是不可能的。然而,如費比赫(Fibich, 1905)、克拉烏松(Clauson, 1934)和耿恩(Gunn, 1924)所表明,处在安靜状态下的許多魚类的体温与周围水温的差別不超出 1°C , 而一般只超出 $0.2-0.3^{\circ}\text{C}$ 。因此,可以认为,魚体的温度与周围的水温非常相近。我們在工作中沒有必要更精确地測定食蚊魚的体温。

第二章

适应温度区域的移动

在这一章中,我們引用了可以回答下列諸問題的材料: 1) 原来适应于某种温度的魚,以后是否可以使其适应于另一种温度和 2) 在新的温度区域内,是否可以有稳定的新陳代謝。为此,我們对一組适应于低温和另一組适应于高温的两个魚組进行了研究。

未带卵的食蚊魚雌魚由莫斯科大学遺传学實驗室中取得。春天,当这些魚的性別尚未分化时,將它們从阿尔馬維尔运来。在遺传学實驗室中,这些魚被飼养在 20—24℃ 的水槽中。將尺寸大致相同的雌魚放在两个水槽中。一組魚飼养在低温的情况下,另一組魚飼养在高温的情况下。第一組魚在 8—14℃ 下生活了 2½ 月,然后再在 10—14℃ 下生活 1 个月。第二組魚在 24—29℃ 下生活了相同的时间。兩組魚都喂以丰富的小型搖蚊 (*Chironomus thummi* 类羣)、水蚤属 (*Daphnia*)、劍水蚤属 (*Cyclops*)。在低温的情况下,魚吞吃餌料較少和不喜欢吞食,而在高温的情况下,魚喜欢吞吃餌料和吞吃的数量頗大。

适应于低温的食蚊魚的新陳代謝

在不同温度的短時間的作用下,新陳代謝的变化可以用复杂的曲綫来加以描述(图 1)。

10—14℃ 与食蚊魚可以忍受的温度下限相接近。虽然在 10—14℃ 下,魚可以长時間地生存,但是它們在这些条件下的生存具有不正常的性質,因为魚很少吞食,而在温度低于 10℃ 时,几乎完全停止吞吃食物。

从图 1 中可以看出适应温度区域中 CO_2 和 NH_3 排出曲綫的

平緩部分。氧气消耗曲綫的平緩部分要微弱得多。根据我們的看法，在各种温度下氧气消耗曲綫的較弱的平緩部分表明了食蚊魚沒有完全适应于該种温度。10—14°C 区域是这些魚的极限温度；当温度再降低一些时，食蚊魚就无法正常地生存并且經某些時間后必遭死亡。

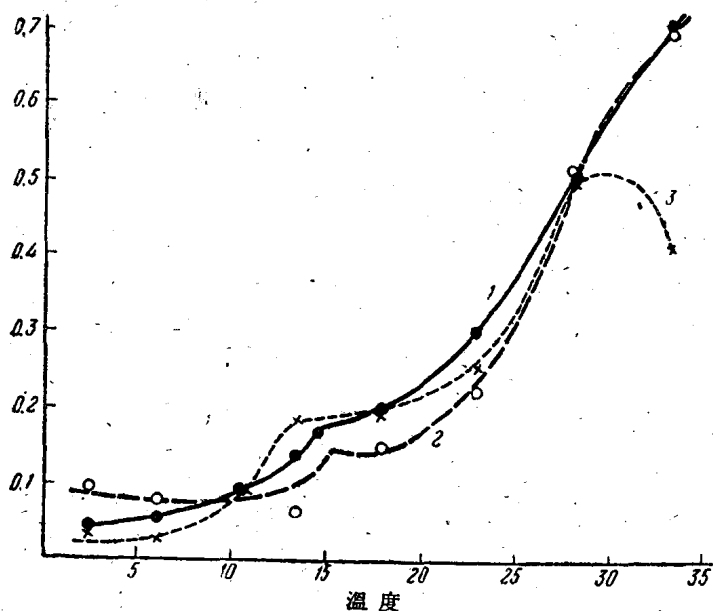


图1 随温度的变化而产生的 O₂ 的消耗、CO₂ 和 NH₃ 排出的变化
(每克活重, 每小时)。食蚊魚适应于 11—14°C:
1——O₂ 的消耗(立方厘米); 2——CO₂ 的排出(立方厘米);
3——NH₃ 的排出(N10 毫克)

适应于高温的食蚊魚的新陈代谢

与上一組魚不同,这一組食蚊魚飼养在較高的温度(24—29°C)状况下。在这种温度下,食蚊魚吞食良好,很活动和从外观特征上“表現”很好。这組食蚊魚表明新陈代谢与温度关系的曲綫平緩部分非常显著(图2)。

曲綫的平緩部分与試驗前魚所处的温度区域(24—29°C)很好地相符合。在适应温度区域中,食蚊魚在环境温度变化时的新陈

代謝保持在同一水准上。因此,在此区域范围内,新陳代謝与魚体温度的变动无关(或关系很小)。

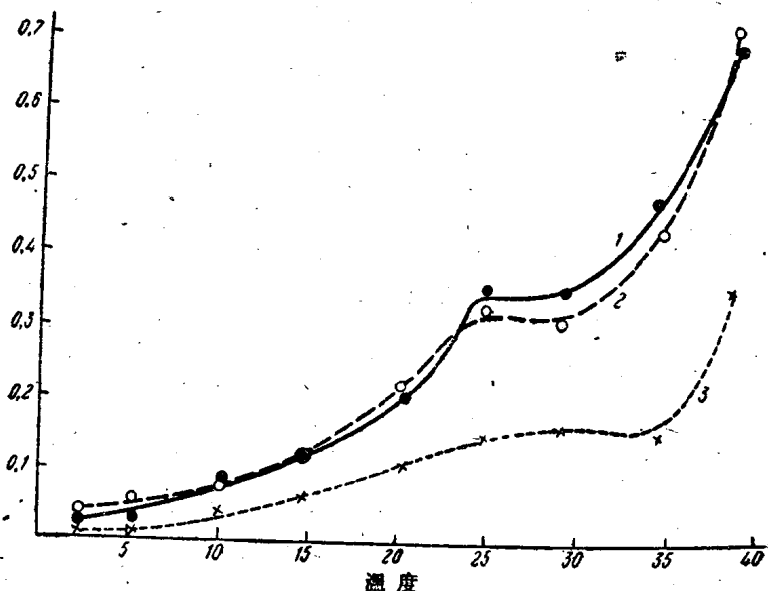


图2 随溫度的变化而产生的 O₂ 的消耗, CO₂ 和 NH₃ 的排出的变化(每克活重,每小时)。食蚊魚适应于 24—29°C:

1——O₂ 的消耗; 2——CO₂ 的排出; 3——NH₃ 的排出

适应于低温的和高温的食蚊魚的新陳代謝的比較

1935 年,威尔斯(Wells, 1935a, 6, B)发表了关于适应于不同溫度的 *Gillichthys mirabilis* 和 *Fundulus* 小魚的气体代謝的著作。他指出,如果在中等溫度下进行魚类的氧气消耗的測定时,則“喜冷”魚类(适应于較低溫度的魚)在相同的条件下对氧气的消耗大于“喜温”魚类(适应于較高温度的魚)。威尔斯由此作出一般的,广泛的結論:生活在較低溫度下的动物的新陳代謝,相对地比生活在較高溫度下的动物的新陳代謝高。根据这一原理,他将北方和南方类型的新陳代謝,包括人在內,进行了比較。A. П. 舍尔巴柯夫(Шербаков, 1937)在七鰓鰻方面也得到了类似的資料。

我們在試驗中得到的資料与威尔斯及舍尔巴柯夫(图3)的資

料相类似,但是我們对此現象的解释不同。

从图 3 中可以看出,在各种試驗温度(2—37℃)下,适应于 11—14℃ 的魚类对氧的消耗及氨的排出始終比适应于 24—29℃ 的魚类大。虽然兩組魚的代謝是在同一温度下进行測定的,但是每組魚是通过不同的途径“达到”这一温度的:“喜温”魚类是經過体温的降低,而“喜冷”魚类是經過体温的升高(或者經過不同程度的温度的降低)。温度的变化对第一組魚起抑制作用,而对第二組魚起刺激作用。“喜温”和“喜冷”魚类的新陳代謝水准的差别是由于細胞中的原生質和首先是由于神經系統对温度变化的不同的反应特性而引起,因此它具有暫时的性質,而不是如威尔斯所解释的是原生質的穩定的特性。

威尔斯用自己的短時間的實驗作出的这种廣泛的結論是完全

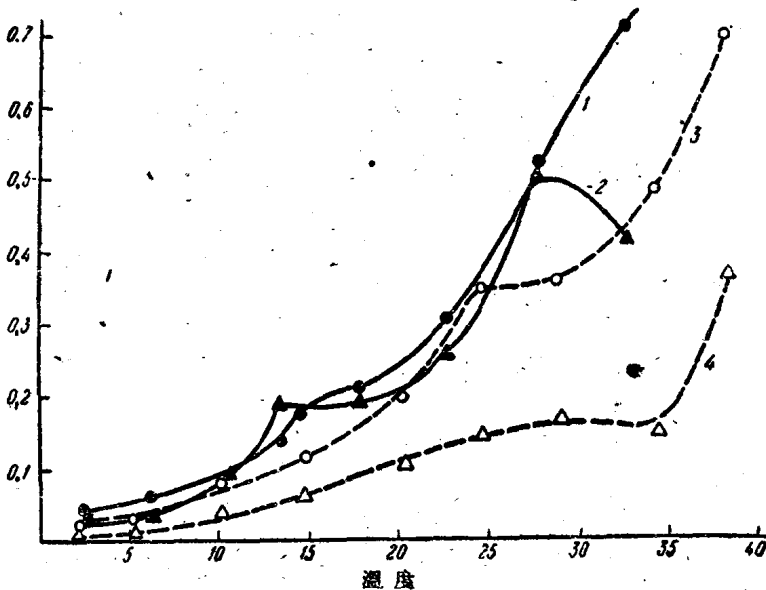


图 3 适应于低温(11—14℃)和高温(24—29℃)的食蚊魚的 O_2 的消耗及 NH_3 排出的比較:

1——在适应于 11—14℃ 情况下的 O_2 的消耗; 2——在适应于 11—14℃ 情况下的 NH_3 的排出; 3——在适应于 24—29℃ 的情况下 O_2 的消耗; 4——在适应于 24—29℃ 的情况下 NH_3 的排出

沒有根據的。“喜溫”和“喜冷”魚類的新陳代謝強度中的這種差別，在許多其他的生物那里也可以觀察到。例如，除威爾斯和舍爾巴柯夫的資料外，我們還可以指出，別爾(Behr, 1918)那里觀察到渦蟲有類似的現象；И. В. 柯証契柯夫(Кожанчиков, 1936)觀察了昆蟲(*Agrotis segetum*)，謝姆聶爾和杜陀羅夫(Sumner 和 Doudoroff, 1938)在 *Gillichthys* 小魚那里也都觀察到類似的現象。

雖然得到的事實屬於不同的動物分類羣，但由此作出廣泛的，普通生物學的結論仍然顯得過早。

根據 И. В. 柯証契柯夫(1936)引用的數據材料，可以作出結論：象 *Panthea coenobita* (鱗翅目幼蟲)和 *Omocestus viridulus* (稚蟲)那些昆蟲——“喜溫”生物，在不同的測定溫度下對氧的消耗比“喜冷”生物對氧的消耗大；在鱗翅目夜蛾幼蟲(*Agrotis segetum*)那里可以觀察到相反的關係。

福克斯和烏英費爾德(Fox 和 Wingfield, 1937)指出，“喜溫”甲殼動物類型 *Pandalus montagui* (Плимут)對氧的消耗大於“喜冷”類型，如 *Pandalus dorealis* 和 *Pandalus montagui* (Кристинберг)，並且此氧氣消耗量的差別，是由於英國甲殼動物的較大的，不變的新陳代謝所引起。施彼爾克(Spärk, 1936)和托爾松(Thorson, 1936)用海水瓣鰓類得到了相反的資料，即冷水性軟體動物的新陳代謝相對地高於溫水性軟體動物。

這些有矛盾的資料證明了新陳代謝與溫度的複雜關係。因此，在各種單獨的情況下應該解決這樣的問題，即觀察到的新陳代謝的差別，是否是由於試驗的性質而產生的暫時現象。

謝姆聶爾和杜陀羅夫(1938)指出，“喜冷”小魚比“喜溫”小魚較高的氧氣消耗具有暫時的性質，在相同的溫度條件下生活數天后，“喜冷”和“喜溫”小魚之間的差別即自行消失。

А. П. 舍爾巴柯夫(1936)在劍水蚤那里觀察到溫度梯度對氣體代謝的臨時作用。

別爾(1918)報導的有關渦蟲方面和謝姆聶爾與威爾斯(Sumner 和 Wells, 1935)，謝姆聶爾與謝爾任脫(Sumner 和 Sargent,

1940)报导的有关鱼类方面的事实,亦证实了温度的升高对生物新陈代谢的刺激作用和温度的降低对生物新陈代谢的抑制作用。如果在温度升高或降低的情况下,同时使用氰和麻醉剂的话,则表明无论蠕虫或鱼类对这些物质的反应都是不同的。温度升高时,氰的作用大大增强,相反,温度降低时,氰的作用大大减弱。换句话说,“喜温”动物对氰(阻碍呼吸的物质)的反应弱于“喜冷”动物。在这些试验中同时还发现,随着“喜温”和“喜冷”动物对某种中间温度的适应,它们的敏感性的差别也消失。在对鱼类进行窒杀作用时,也可以观察到类似的情况[孟屠奥里 (Montuori, 1907)]。因此,引用的各种事实证明,动物体温的变化引起细胞和组织内暂时的,迅速(数天期间)过去的刺激或抑制反应。此反应在多方面与生物对毒物作用的反应相类似。

只有在时间极长的(许多年期间)温度作用的情况下,当从生理上选出另一组动物时,此反应才变成复杂化和发生变化。例如,谢姆聶尔和谢尔任脱(1940)用早就生活在温水和冷水小溪中的 *Crenichtys* 属小鱼表明,将“喜温”的鱼在移入冷水中两天后再放回温水时,对鱼是无害的,而将“喜冷”的鱼移入温水时,则鱼就立即死去(参阅 Sumner 和 Lanham, 1942)。

从图 3 中可以清楚地看出适应温度区域内的曲线的平缓部分;表示氮的排出曲线的平缓部分特别显著。我们在上述诸工作中亦发现了该种情况(斯特罗加诺夫, 1939, 1939a)。

在获得全部材料的基础上应该做出结论:在适应温度区域内,鱼类(鳊鱼、食蚊鱼)的氮代谢最稳定;比氧的消耗稳定。蛋白质在生物能量中的特殊作用亦在适应过程中表现出来。

除呼吸系数(RK)外,还算出了氮系数(N/O),即排出氮中的氮与氧消耗的关系。为了便于将此两种系数进行比较起见,在图 4 中将氮系数乘以 10。

“喜冷”鱼类的氮系数(N/O)比“喜温”鱼类大许多。但是“喜温”鱼类的呼吸系数(RK)在 11 到 26°C 温度区域内略高些。通常“喜温”鱼类的两种系数都比“喜冷”鱼类稳定些。只在离食蚊鱼的

一般温度差别极大(10—30℃)的情况下,“喜温”鱼类的两种系数才产生颇大的变化。适应于较低温度的鱼类的两种系数都较不稳定,并且在适应温度区域内“喜冷”鱼类的呼吸系数值最小(0.47)和当离开此温度区域向增或减的方向移动时,这一值都将增大。在6到23℃温度区域内,发现氮系数(N/O)与呼吸系数(ΔK)有相反的关系。在适应温度区域内,鱼类的呼吸系数等于0.90和当离开此温度区域产生变动时,呼吸系数亦将增大(但增大不多)。

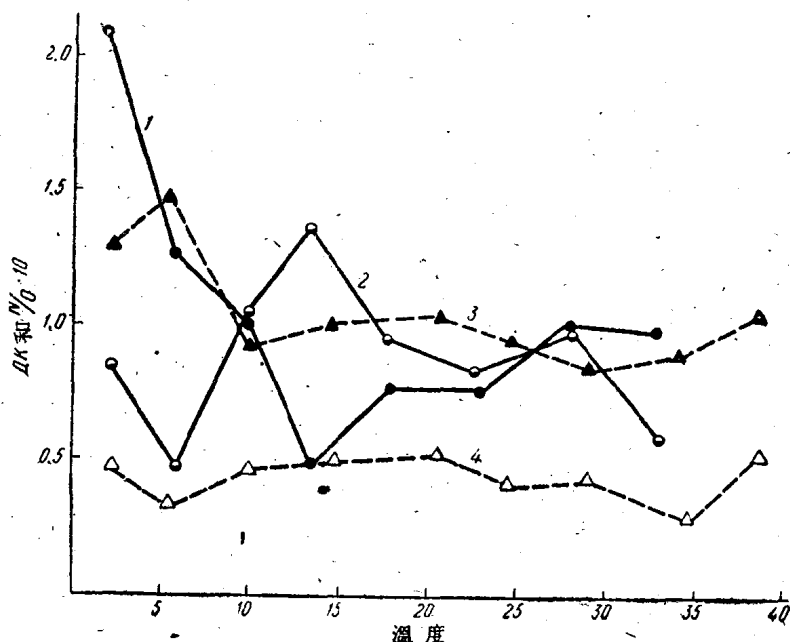


图4 随着温度的增加而产生的“喜温”和“喜冷”鱼类的呼吸系数(ΔK)及氮系数(N/O)的变化:

- 1——在适应于11—14℃情况下的ΔK; 2——在适应于11—14℃情况下的N/O;
3——在适应于24—29℃情况下的ΔK; 4——在适应于24—29℃情况下的N/O

这一组鱼适应了该种温度,而该温度几乎是它们长期生存的临界温度。因此,虽然在此温度下鱼类生活了若干时间,但是在这种情况下没有产生完全的适应。我们在以后的试验中(第三章)阐明,当食蚊鱼不完全适应于低温时,蛋白质的分解增加,即蛋白质在新陈代谢中的作用比在完全适应的情况下变得更重大起来。