

ИР 13.11.11

ИР 13.11.11

ИНСТИТУТ ЦИТОЛОГИИ АКАДЕМИИ НАУК СССР

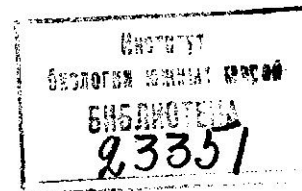
А.В.ЖИРМУНСКИЙ

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ДОННЫХ ЖИВОТНЫХ В ВЕРХНИХ ЗОНАХ МОРЯ

Д о к л а д

о работах, представленных к защите на соискание
ученой степени доктора биологических наук

Цитология - 104



Ленинград
1971 г.

Ученый совет Института цитологии АН СССР направляет для ознакомления доклад А.В. Жирмуцкого "Теплоустойчивость клеток и распределение донных животных в верхних зонах моря", представленный на соискание ученой степени доктора биологических наук по совокупности опубликованных работ.

Защищаемые работы выполнены в Институте цитологии АН СССР (1959-1966) и Институте биологии моря ДВНЦ АН СССР (1967-1970).

Официальные оппоненты:

Член-корр. АН СССР А.П. Азаринцев,
Доктор биол. наук, проф. В.Я. Александров,
Доктор биол. наук, проф. Д.И. Полянский.

Ведущее учреждение: Институт эволюционной физиологии и биохимии им. П.М. Сеченова АН СССР

Доклад разослан "15" марта 1971 г.

Защита состоится "15" апреля 1971 г.

Отзывы просим присылать по адресу: Ленинград, ф-121, пр. Маклина, 32, Институт цитологии АН СССР. Ученому секретарю.

Ученый секретарь

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Аннотация	4
1. Вводная часть	5
1.1. Зональность в расселении донных животных в море и значение температуры, как фактора среды, ограничивающего расселение	5
1.2. Теплоустойчивость клеток и белков, как видовые характеристики у морских пойкилотермных животных	7
1.3. Задачи и принципы работы	12
1.4. Объекты и методы исследования	14
2. Теплоустойчивость клеток и широтная (географическая) зональность в распространении видов	15
3. Теплоустойчивость клеток и вертикальная зональность в распределении видов	20
4. Теплоустойчивость клеток видов беспозвоночных, обитающих в одном водоеме, но различающихся по географическому происхождению	25
5. Теплоустойчивость клеток видов беспозвоночных, обитающих в одинаковых или в аналогичных микроклиматических условиях	26
5.1. Виды из одного биоценоза	26
5.2. Виды, обитающие в аналогичных биотопах морей Атлантики и Тихифики	26
6. Теплоустойчивость клеток и температурные условия существования видов.	26
6.1. Виды, населяющие разные широты	30
6.2. Виды, населяющие разные глубины	30
6.3. Случаи несоответствия теплоустойчивости клеток широтному или вертикальному распределению видов	31
6.4. Теплоустойчивость клеток в связи с происхождением видов и температурами среды обитания.	32

7. Консерватизм тепловых видовых адаптаций животных в связи с проблемой формирования фауны водоемов..	34
7.1. Теплоустойчивость клеток животных разных популяций одного вида, обитающих в различных участках ареала	34
7.2. Температурные условия обитания современных и ископаемых представителей одних и тех же видов	35
7.3. Изменения температурных условий в водоеме и отношение к температуре видов, составляющих его фауну	36
8. Аналогичные исследования, выполненные на белковых препаратах	37
9. Обсуждение и некоторые перспективы исследований	40
9.1. О возможности распространения установленных закономерностей на другие группы животных..	40
9.2. Об относительном значении температуры и других факторов в расселении донных беспозвоночных	42
9.3. О значении микроклиматических условий в распределении донных животных	43
9.4. О методе актуализма в палеоэкологии	44
9.5. Некоторые перспективы исследований	45
Выводы	47
Литература	49
А. Работы автора по теме доклада	49
Б. Работы других авторов, цитируемые в докладе ..	54

А Н Н О Т А Ц И Я

Настоящая работа представляет собой попытку использования цитологических методов и результатов, достигнутых новым направлением исследований, получившим название цитэкологии, для анализа закономерностей расселения донных животных в прибрежных зонах моря.

Теплоустойчивость клеток и другие признаки, характеризующие отношение животных к высоким температурам, сопоставляются с широтным и вертикальным расселением донных беспозвоночных, а также с температурными условиями существования видов. Установлены коррелятивные отношения между этими показателями. Зональность в расселении донных видов в прибрежных участках моря рассматривается как следствие генетически закрепленной приспособленности протоплазмы клеток у животных разных видов к определенным температурным условиям жизни. Делается вывод, что в основе этой приспособленности лежат различия в строении белков у разных видов животных.

1. ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

1.1. Зональность в расселении донных животных в море и значение температуры, как фактора среды, ограничивающего расселение. Проблемы расселения видов животных в биосфере, а именно учение об ареале и его колебаниях, выявление значения факторов среды, ограничивающих расселение вида, а также нахождение оптимальных значений, при которых достигается максимальная численность и биомасса, имеют первостепенное значение как для эволюционной биологии, так и для экологии. Ими специально занимается хорология, включающая в себя биогеографию.

Вместе с тем выявление адаптаций, способствующих расселению вида за пределы ареала и созданию максимальной биомассы и продуктивности, а также механизмов, лежащих в их основе, имеет существенное прикладное значение как для воспроизводства полезных видов, так и для борьбы с вредными для человека организмами.

Еще в прошлом веке работами Одуэна и Мильн-Эдвардса (Audouin et Milne-Edwards, 1832) Форбса (Forbes, 1846) и других ученых было обнаружено явление широтной (географической) и вертикальной зональности в море, т.е. закономерной смены видов животных и растений при продвижении от тропических областей к арктическим и антарктическим, а также от прибрежных участков моря к более глубоко расположенным горизонтам. Этим вопросам посвящена весьма большая литература, в том числе ряд сводок (Gislen, 1930; Ekman, 1935, 1958; Fischer-Piette, 1940; Зенкевич, 1951, 1956; Hedgpeth, 1957; Moore, 1962; Lewis, 1964, и др.).

Зенкевич (1948), Богоров (1959), Богоров и Зенкевич (1966) и другие авторы, сопоставив распределение организмов западных и восточных берегов океанов, а также в северном и южном полушариях по отношению к экваториальному поясу, выявили в значительной степени симметричное расположение вертикальных и широтных зон и выдвинули представления о биологической структуре океана. Широтная зональность, как это следует из их данных и данных других авторов, несколько нарушается системой течений. Поэтому некото-

рые исследователи предпочитают говорить не о широтной, а о географической зональности.

Экологи, принимавшие активное участие в изучении зональности, обнаружили различия в образе жизни организмов, населяющих разные зоны моря. Экологические и биогеографические исследования привели многих ученых к заключению, что в основе зональности в расселении донных (бентических) организмов лежит ограничивающее влияние температуры морской воды, оказывающее действие на переживание или размножение животных (Verill, 1874; Герценштейн, 1885; Шмидт, 1904; Appellöf, 1912; Orton, 1920; Allee, 1923; Runnström, 1927; Дерюгин, 1928; Зернов, 1934; Ерман, 1935; Hutchins, 1947; Гурьянова, 1948; Thorson, 1950; Зенкевич, 1951; Хатчинс, 1952; Hodgketh, 1957; Свешников, 1959; Милейковский, 1960; Moore, 1962; Воронов, 1963, и м. др.).

В связи с этим были предприняты попытки выявить различия между животными, обитающими в разных зонах моря, по их отношению к температуре. Исследовались так называемые летальные температуры, т.е. теплоустойчивость целых животных. Однако эти исследования (Vernon, 1930; Shellford, 1936; Gowanloch and Hayes, 1926; Henderson, 1929; Broeckhuysen, 1940; Evans, 1948; Timet, 1963; Vernberg and Vernberg, 1967, и м. др.) дали противоречивые результаты. В одних работах была обнаружена связь между теплоустойчивостью целых животных разных видов и их распределением в море, в других - результаты оказались иными. Так, Гованлох и Хейес (Gowanloch and Hayes, 1926) нашли различия в летальных температурах даже у особей одного и того же вида литорин, собранных с разных уровней на литорали.

Противоречивость этих данных связана, видимо, с тем обстоятельством, что теплоустойчивость целых организмов в большой степени определяется температурой среды, в которой животные находились до опыта. Недочет этого обстоятельства может привести к ошибочным результатам. Сейчас, после работ Кинне, Фрея, Шлипера (Kinne, 1954; Frey, 1957; Schlieper, 1960) и других исследователей известно, что для сравнения теплоустойчивости целых организмов их нужно предварительно акклиматизировать, т.е. выдержать некоторое время при одинаковой температуре и солености. В этом случае

определяются фенотипические различия и выявляются генетические видовые различия сравниваемых видов.

Проессер и Браун (1967) приводят данные о зависимости теплоустойчивости целых организмов также от питания, возраста, размеров, содержания кислорода и других факторов. Однако, как показали наши эксперименты (Жирмунский, 1959; Жирмунский и Шляхтер, 1963), а также работы ряда других исследователей, при акклиматизации сравниваемых животных в лаборатории в условиях одинаковой температуры и солености морской воды и, конечно, "при прочих равных условиях", видовые различия в теплоустойчивости целых организмов выявляются достаточно отчетливо.

Однако акклиматизация требует наличия стационарных баз. Кроме того, акклиматизировать при одной и той же температуре тропические и арктические виды нельзя, так как нормальные для одних температуры являются для других летальными. Сопоставление теплоустойчивости целых организмов и их клеток (Ушаков, 1956а, 1963; Арноет, 1959; Жирмунский, 1959, 1960б, 1966а; Жирмунский и Писарева, 1960б; Ушаков и Кусакина, 1960; Жирмунский и Шляхтер, 1963; Жирмунский и Пашкова, 1964, и др.) показывает также, что последняя характеристика в значительно меньшей степени зависит от текущей температуры среды, нежели первая. Поэтому более удобным для наших целей оказалось сравнительное изучение теплоустойчивости клеток.

1.2. Теплоустойчивость клеток и белков, как видовые характеристики у морских пойкилотермных животных. Теплоустойчивость клеток (ТК) у пойкилотермных животных имеет видовую и тканевую специфичность и широко используется как характеристика генотипических тепловых адаптаций. Она оценивается на основании зависимости времени сохранения (потери) функциональной активности клеток от температуры.

В некоторых работах ТК определялась при медленном повышении температуры (Patzl, 1933; Schlieper et al., 1967, и др.). Однако при таком способе исследования результаты зависят не только от значений температуры, но и от скорости ее нарастания, причем потеря функциональной активности клеток задерживается благодаря возникающим в них процессам компенсации (Thörner, 1919; Луков, 1935; Шляхтер, 1959, и др.). Поэтому более точным методом, резуль-

таты которого к тому же (в отличие от первого метода могут быть однозначно интерпретированы, является помещенные клетки в эвкалибрированный солевой раствор, нагретый до стандартной температуры, что при достаточно высоких температурах исключает влияние адаптации в ходе опыта (Ушаков и Гастева, 1958; Ушаков, 1959а; Александров, 1965; Жирмунский, 1966а).

Зависимость времени сохранения функциональной активности клеток от температуры обычно изображают на полудогарифмическом графике, где по абсциссе откладывается температура, а по ординате — время потери функциональной активности в логарифмической шкале. На таком графике в области достаточно высоких температур кривая теплоустойчивости представляет собой отрезок прямой (см., например, рис. 1). Ана. из этого отрезка показал, что он характеризует потерю возбудимости мышц вследствие повреждающего действия нагрева (Буткевич, 1948; Ушаков и Гастева, 1958; Ушаков, 1965, и др.).

В разных тканях потеря специфической функции может вызываться различной интенсивностью действия тепла. Показано также, что теплоустойчивость гладкой, сердечной и скелетной мускулатуры, в том числе тонических и тетанических мышц, несколько различается (Battle, 1926; Александров и др., 1960; Румянцев, 1960; Ушаков В., 1961). Поэтому при сопоставлении ТК разных животных следует, как правило, сравнивать клетки гомологичных тканей.

Сравнительные исследования ТК у представителей различных популяций одного и того же вида многоклеточных пойкилотермных животных, обитающих в разных участках ареала, выявили значительную стабильность этого признака в пределах вида. Результаты таких исследований, выполненные на морских беспозвоночных, обсуждаются в разделе 7. Вместе с тем, ТК гомологичных тканей у разных, но систематически близких видов животных (относящихся к одному роду или к близким родам), в 89% случаев различаются. Различия находятся в соответствии с температурными условиями существования видов (лит. см.: Ушаков, 1964). Эти данные позволили Ушакову (1955-1965) предложить использовать ТК пойкилотермных животных как видовой признак.

Значительная внутривидовая стабильность ТК (и, в частности, отсутствия достоверных различий в уровне ТК при исследовании разных популяций одного вида в 82,5% случаев — Ушаков, 1964) не

означает отсутствия изменений этого признака в онтогенезе. Детальные исследования особей из одной и той же популяции различных пойкилотермных животных, взятых из природы в разное время года, позволили установить для представителей ряда систематических групп значительные сезонные колебания уровня ТК, циклически повторяющиеся из года в год (Шляхтер, 1961; Дрегольская, 1962, 1963; Пашкова, 1962; Алтухов, 1963а; Ушаков, 1963, 1965; Чернокожева и Шляхтер, 1963; Ивлева, 1964; Friedrich, 1967; Милленко и Васильева, 1969; Дрегольская и Чернокожева, 1970; Конев и др., 1970 и др.). Наиболее значительные изменения уровня ТК совпадают с периодом размножения животных. На лягушках показано, что эти изменения осуществляются под влиянием сдвигов функции эндокринных желез (Пашкова, 1962, 1963, 1965). В то время как солеустойчивость клеток ряда пойкилоосмотических животных изменяется сразу вслед за сдвигами солёности среды (Жирмунский, 1962), изменения теплоустойчивости клеток, отражающие сдвиги температуры среды, на протяжении большей части года — в период, не занятый нерестом, наступают у исследованных морских беспозвоночных со значительным опозданием (Конев и др., 1970). Эти факты дают основание полагать, что изменения теплоустойчивости клеток у морских беспозвоночных возникают в результате гуморальных реакций.

Изложенные выше данные позволяют объяснять описанные в некоторых случаях изменения ТК при акклимации животных в условиях различных температур также соответствующими гуморальными сдвигами, приводящими к изменению ТК (Шляхтер, 1961; Жирмунский и Шляхтер, 1963; Пашкова, 1963; Ушаков, 1963; Жирмунский и Пашкова, 1964; Zhirmunsky and Pashkova, 1967).

Изменения уровня ТК в онтогенезе у многоклеточных пойкилотермных животных может осуществляться и в ряде других случаев: в эмбриогенезе (Коровина, 1945; Lønning, 1959; Свижкин, 1962; Андроников, 1963, 1967; Астауров, 1964, и др.), при различных морфофизиологических перестройках (Румянцев, 1960; Астауров и др., 1962; Кусакина, 1963, и др.), в связи с химическими и физико-химическими сдвигами в среде — изменениями общей солёности и ионного состава морской воды (Kinne, 1954; Schlieper and Kowalsky, 1956; Дрегольская, 1961; Ивлева, 1962, 1964, и др.), pH, наличия или отсутствия стабилизаторов (Belenbradek, 1935; Precht et al., 1955; Белерадек, 1964, и др.) и в некоторых других случаях.

Несмотря на существование перечисленных ~~данных~~ на ТК, анализ результатов, полученных при сравнительных исследованиях животных разных популяций одного и того же вида, а также разных видов животных в связи с температурными условиями их существования, показывает, что в подавляющем большинстве случаев генетические различия ТК выявляются независимо от температурных условий, из которых взяты сравниваемые животные (Ушаков, 1963; Жирмунский, 1966а; Чернокожева, 1970, и др.). Однако в некоторых случаях (например, при сравнении близких видов, обитающих в разных температурных условиях) нужно нивелировать влияние факторов, вызывающих фенотипические изменения ТК. Это можно сделать, сравнивая животных, находящихся в одинаковом функциональном состоянии и собранных из участков моря с одинаковой соленостью. При соблюдении указанных условий ТК многоклеточных пойкитермных животных является достаточно надежной характеристикой при сравнении разных видов животных.

Тепловое повреждение клеток связывается многими исследователями с денатурационными (или конформационными) изменениями клеточных белков (Лоб, 1926; Lereschkin, 1935; Астауров, 1940; Насонов и Александров, 1940; Ушаков и Гастева, 1953; Александров, 1956, 1965; Трошин, 1956; Насонов, 1959; Ушаков, 1965а, и др.). Поэтому на белковых препаратах были предприняты аналогичные исследования, которые показали, что теплустойчивость белков тоже носит видоспецифический характер (Комкова и Ушаков, 1955; Александров и Арронет, 1956; Браун и др., 1959; Виноградова, 1961, 1963а, б, 1965; Кусакина, 1961, 1963б, 1967; Браун и Чижикова, 1963; Махлин, 1963; Глушанкова, 1965, 1967; Правдина, 1965; Ушаков и Пашкова, 1967; Васильева и др., 1969, и др.). Отмечены онтогенетические колебания уровня теплустойчивости белков; однако они выражены менее отчетливо, нежели соответствующие изменения ТК, а в ряде случаев не обнаружены (Ушаков и Кусакина, 1960; Виноградова, 1961, 1965; Махлин, 1965, 1967; Чернокожева, 1967, 1970; Махлин и Схолль, 1968, и др.). Как правило, имеется корреляция между изменениями уровня теплустойчивости клеток и теплустойчивости белков в разные сезоны и при акклиматизации, однако в некоторых случаях при изменении теплустойчивости клеток соответствующих сдвигов теплустойчивости белков не отмечается (Дрегольская и Чернокожева, 1970; Чернокожева, 1970).

Установление параллелизма между уровнями ТК и температурными условиями существования видов (подробнее - в разделе 6) привело к постановке вопроса о приспособительном значении этого признака (Ушаков, 1959б, 1963). Исследования, проведенные на гаметах, зиготах и ранне-эмбриональных клетках показали, что их теплустойчивость также является консервативным видовым признаком и находится в соответствии с температурой размножения животных (Runnström, 1927; Moore, 1939; Volpe, 1953; Свинкин, 1959, 1961; Астауров и др., 1962; Андроников, 1963, и др.). На основании этих данных Ушаков (1963, 1964) и Андроников (1965) пришли к заключению, что уровень теплустойчивости клеток имеет приспособительное для вида значение преимущественно на ранних стадиях онтогенеза и высказали предположение, что соответствие уровня теплустойчивости соматических клеток взрослого организма температурным условиям существования вида является следствием раннеэмбрионального приспособления.

В связи с тем, что тепловое повреждение клеток связано с денатурационными изменениями клеточных белков и теплустойчивость лимитируется наименее устойчивыми к нагреву белковыми комплексами (Александров, 1965; Ушаков, 1965а, и др.), анализ вопроса о приспособительном значении ТК был перенесен на молекулярный уровень. Ушаков и его сотрудники (Ушаков, 1965б; Ушаков и др., 1966) установили сопряженность уровней теплустойчивости основной массы белков у близких видов. Это позволило высказать предположение о том, что соответствие высокоустойчивых к теплу белков температурным условиям существования вида может возникать в процессе эволюции в силу сопряженности изменений белков при видообразовании. Вместе с тем Ушаков (1965б) допускает иную возможность, что сопряженность изменений белков при видообразовании является приспособлением не к повреждающим температурам, а к естественным температурам среды, т.е. что теплустойчивость ферментов связана с их активностью при естественных температурах.

Александров в ряде работ (1965, 1969 и др.) высказывает точку зрения, согласно которой приспособительным является не уровень теплустойчивости белка, а сопряженная с ним конформационная гибкость белковых молекул. При высокой температуре сре-

ды для жизнедеятельности животных выгодами оказываются молекулы с более жесткой структурой, тогда как для животных, населяющих холодные зоны, нужны молекулы с повышенной конформационной гибкостью, способной обеспечить нормальное биохимическое функционирование белков.

В заключение следует сказать, что хотя теплоустойчивость клеток и теплоустойчивость белков многоклеточных пойкилотермных животных испытывают циклические онтогенетические колебания и в определенных случаях зависят от температуры среды, тем не менее норма реакции этих показателей достаточно невелика по сравнению с различиями, исследуемыми в настоящей работе. Определение теплоустойчивости клеток может проводиться в экспедиционных условиях, что трудно в отношении ценных животных и белковых препаратов. Поэтому основная часть наших исследований выполнялась на изолированных препаратах мерцательного эпителия и мышечной ткани.

1.3. Задачи и принципы работы. Задачами работы были:

1) анализ некоторых закономерностей расселения донных беспозвоночных на основе сравнения теплоустойчивости клеток и температурных условий обитания видов с их распределением в верхних зонах моря;

2) изучение субстанциональных основ видовых адаптаций, связанных с расселением донных беспозвоночных в верхних зонах моря.

Известно, что физиологические свойства животных могут зависеть, как от среды, так и от их филогенетического положения. Эти представления развивались в русской физиологии еще Сеченовым (1878). Особенно четко они сформулированы в 1967 г. Крапсом, отметившим, что при сравнительно-физиологическом исследовании общие черты могут проявляться у животных, обладающих сходными условиями существования или имеющих общее происхождение. Соответственно различия в физиологических свойствах могут быть связаны как с различиями в экологии сравниваемых животных, так и с отдаленностью видов в филогенетическом отношении. Поэтому для установления температурных приспособлений, зависящих от различий в среде, была сопоставлена ТК видов животных, обитающих в разных широтах, на разных глубинах, в разных микроклиматических условиях. Для выявле-

ния роли филогенетического положения сравнивались животные, населяющие одни и те же или близкие по температурным условиям биотопы.

Далее ТК сопоставлялась с температурными условиями обитания видов, как в настоящее время, так и в геологическом прошлом. Эти сопоставления дали возможность произвести оценку влияния условий среды и происхождения видов на их тепловые адаптации. Для выяснения субстанциональной природы адаптаций, связанных с расселением донных беспозвоночных, рассмотрены некоторые литературные данные и проведены специальные исследования теплоустойчивости белковых препаратов животных, населяющих разные зоны, а также эксперименты по сравнению свойств белков и белковых комплексов близких видов.

В каждом разделе сначала рассматриваются данные о ТК видов, относящихся к разным систематическим группам, а затем для близких видов (относящихся к одному роду). Сравнение близких видов дает возможность уменьшить различия, связанные с разницей в филогенетическом положении.

Другой принцип, значение которого выяснилось в процессе работы, заключается в том, что для выявления различий между животными, обитающими в разных широтах, необходимо сравнивать виды, населяющие одни и те же вертикальные зоны и даже горизонты. Соответственно, для выяснения различий, связанных с вертикальным распределением в море, сравниваемые виды должны быть взяты из одного географического пункта.

ТК разных тканей у одного и того же вида животных может существенно различаться (Ушаков, 1960). Поэтому сравнения ТК разных видов и популяций проводились раздельно для разных тканей. Как отмечалось в разделе 1.2, имеются данные, согласно которым разные мышцы животных одного и того же вида несколько отличаются по ТК. Однако опыты Джамусовой (1965) и наши (Жирмунский, 1960) показывают, что эти различия невелики, и потому при сравнении животных, относящихся к разным систематическим группам, ими пренебрегали.

Наконец, обращалось внимание на то, чтобы исследуемые животные были собраны из одинаковых условий солености морской воды и прочих равных условий.

1.4. Объекты и методы исследования. Теплоустойчивость клеток исследована более, чем у 140 видов беспозвоночных животных, относящихся к 12 классам - Anthozoa, Sipunculida, Brachiopoda, Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda, Crustacea, Xiphosura, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea, Ascidia. Они были собраны на литорали (приливно-отливная зона) и в верхней и средней сублиторали (до глубин 60-80 м) Южно-Китайского, Желтого, Японского, Охотского, Берингова, Белого, Баренцева, Адриатического, Черного и Азовского морей и пролива Ламанш (от 18 до 70° с.ш.).

У большей части видов изучалась теплоустойчивость клеток мерцательного эпителия, а во многих случаях также и мышц. Ряд экспериментов был проведен по моей просьбе сотрудниками Лаборатории сравнительной цитологии и Лаборатории физиологии клетки Института цитологии АН СССР. Работа была бы невозможна без определения исследованных животных и консультаций со стороны сотрудников Зоологического института АН СССР, Кафедры зоологии беспозвоночных Московского университета, Института океанологии АН СССР и некоторых других учреждений. Считаю своим приятным долгом принести всем им искреннюю благодарность.

Как уже отмечалось, методики изучения теплоустойчивости клеток состоит в определении времени, за которое изолированные клетки, помещенные в нагретую до определенной температуры морскую воду, теряют функциональную активность. Основная часть опытов проводилась на клетках мерцательного эпителия. Показателем потери функциональной активности этих клеток является остановка движения ресничек, которая определяется с помощью микроскопа (см.: Александров, 1952; Жирмунский и Писарева, 1960а). По средним значениям времени сохранения мерцательного движения на препаратах, полученных от 5-10 животных, при действии нескольких температур, строят кривые ТК. Сравнивая их положение, можно судить о большей или меньшей ТК сопоставляемых видов. Для количественной оценки ТК по кривой определяют температуру, которая приводит клетки к потере функ-

циональной активности за определенное время, например, за 1 мин. (t_1).

Теплоустойчивость мышц определяется по времени сохранения (потери) возбудимости к раздражению электрическим током изолированных препаратов, помещенных в нагретую морскую воду (см.: Ушаков, 1959а).

Для исследования теплоустойчивости мышечных сократительных белков мышцы помещались на двое суток в 50% раствор глицерина на фосфатном буфере (рН 7,5), содержащем 0,12 М КС1 при 0°. Получившиеся препараты отмывались от глицерина раствором 0,12 М КС1 + 0,05М $MgCl_2$. Такие препараты прогревались при определенных температурах. Определялось время, за которое исчезала реакция сокращения препаратов на действие аденозинтрифосфорной кислоты. Это время служило показателем теплоустойчивости белковых препаратов при данной температуре (подробнее см.: Ушаков и Пашкова, 1967).

Использованный метод изотопной термометрии для определения температур, при которых откладывался кальцит раковины, заключается в масс-спектрометрическом определении соотношения изотопов кислорода O^{16} и O^{18} . Он описан в статье Тейс и др. (1964), а также в нашей работе (Жирмунский и др., 1967).

2. ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК И ШИРОТНАЯ (ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ) ЗОНАЛЬНОСТЬ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ

Были сопоставлены кривые ТК мерцательного эпителия 41 вида литоральных или часто встречающихся на литорали животных, населяющих разные моря северо-западной части Тихого океана - от Южно-Китайского до Берингова (Жирмунский, 1964, 1966в, 1967).

Имеется много схем биогеографического районирования северо-западной части Тихого океана. Сравнение некоторых из них проведено в работе Нishimura (Nishimura, 1965). Для определения биогеографической принадлежности видов мы выбрали схему Скарлато и др. (1967)¹⁾, так как она построена на основе исследований донных беспозвоночных, являвшихся объектом изучения и в наших экспериментах.

1) Согласно схеме Скарлато и др. (1967), к субтропическим относятся виды, распространенные в Восточно-Китайском и Желтом морях.

Температура, приводящая к остановке мерцательного движения за 1 мин. (t_1), для всех исследованных тропических беспозвоночных, независимо от их систематической принадлежности, находилась в пределах $51-44^{\circ}$, для субтропических - $45-42,5^{\circ}$, для южнобережных - $42,5-39^{\circ}$ и для широко распространенных бореальных - $40,5-38^{\circ}$ (Жирмунский, 1960а, 1964; Zhirmunsky, 1967). Сходные данные получены на мускулатуре литоральных и сублиторальных беспозвоночных из северо-западной части Тихого океана (Жирмунский, 1960а).

Однако условия жизни на литорали и в верхней сублиторали значительно отличаются. Мало того, как это следует из сопоставления данных, полученных на видах, населяющих разные горизонты литорали острова Хайнань (Жирмунский, 1964; Zhirmunsky, 1966а, б), обитатели верхних горизонтов характеризуются более высокими значениями ($51-57^{\circ}$) по сравнению с видами, встречающимися в нижней литорали и верхней сублиторали ($47-41^{\circ}$). Поэтому на рис. 1 приведены кривые ТК мерцательного эпителия собственно литоральных видов моллюсков, обитающих в разных широтах. Как видно из рисунка, тропические виды имеют наиболее высокую ТК, за ними следуют субтропические, затем южнобережные и наименьшее значение ТК отмечается у широко распространенных бореальных видов. Аналогичные данные получены при сравнении ТК мерцательного эпителия верхне-сублиторальных моллюсков (табл. 1), а также видов литоральных беспозвоночных (Жирмунский, 1960а).

При сравнении систематически близких видов, обитающих на одних и тех же глубинах, но имеющих разные ареалы (аппонатичес-

и в самой южной части Японского моря. Граница между субтропической и южнобережной (или южнобореальной) зоной проходит от Южного Приморья к полуострову Корея на западном побережье и через полуостров Босе на восточном побережье острова Хонсю. Граница между южнобережной и северобережной зоной проводится этими авторами через Татарский пролив, от мыса Терпения на острове Сахалин к северной оконечности острова Итуруп. К южнобережным относятся виды, ареал которых лежит в пределах всех дальневосточных морей. Границу между бореальной и арктической зонами Голиков (1968), как и ряд других исследователей, проводит южнее Анадырского залива через острова Святого Матвея и Нунивак.

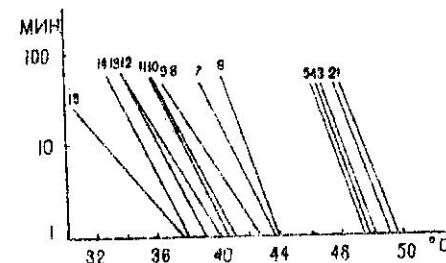


Рис. 1. Зависимость времени переживания клеток мерцательного эпителия набор 15 видов моллюсков, обитающих в разных широтах на литорали морей северо-западной части Тихого океана от температуры (по: Жирмунский, 1964).
1 - *Merita plicata*, 2 - *N. scabricosta*, 3 - *N. planospira*, 4 - *N. albicilla*, 5 - *Modiolus atrata*, 6 - *Venerupis japonicum*, 7 - *V. variegatus*, 8 - *Mya japonica*, 9 - *Nepitunea artritica*, 10 - *Musella elongata*, 11 - *Mytilus edulis*, 12 - *Musella lima*, 13 - *Colimella caesis*, 14 - *Testudinalia scutum*, 15 - *Mya priarua*. На оси абсцисс - температура (в $^{\circ}\text{C}$), на оси ординат - время действия высокой температуры (в мин., шкала логарифмическая).

Институт
Биологии моря
Библиотека
23351

Таблица I

Теплоустойчивость клеток мерцательного эпителия (t_1) верхнесушительных моллюсков северо-западной части Тихого океана из разных биогеографических зон и средние для зон температуры воды на поверхности в августе

Биографическая характеристика видов I)	Вид (синоним)	Температура (в °C), при- водящая к остановке мер- цательного движения за I мин. (t ₁)				Средняя для зоны темпе- ратуры воды на поверхно- сти в августе те (в °C)
		для вида	средняя для комплекса			
I	2	3	4	5		
Тропические	Placenta placina	47.0				
	Donax semigranulosus	46.5				
	Placenta sella	46.2				
	Modiolus philippinarius	45.1	45.9		28.8	
	Tridacna crocea	44.5				
Субтропические	Crassostrea gigas 4)	47.0				
	Rapana thomasiata	44.6				
	Crenomytilus coruscus 4) (= C. crassitesta)	42.9		43.1	24	
	Cerastostoma burnetti	42.9				

1	2	3	4	5
Нижнебореальные	Macra sulcata ⁴⁾	41.0		
	Arca boucardi	40.5		
	Glycymeris yessoensis (= G. albolineatus)	41.7		
	Spisula sachalinensis	41.4		
	Crenomytilus grayanus ⁵⁾	40.2		
	Chlamys nipponensis (= Ch. farreri n.)	40.2		
	Peronidia venulosa	40.0	39.5	18
	Modiolus difficilis ⁵⁾	39.2		
	(= Volsella modiolus d.)			
	Mizuhopecten yessoensis (= Pecten y.)	37.5		
Бореальные	Swiftopecten swifti (= Chlamys s.)	35.6		
	Tectonatica janthostoma (= Natica ja.)	38.2		
	Modiolus modiolus ⁶⁾	38.2	37.5	14
	Musculus laevigatus	37.3		
	Prothothaca staminea	36.4		

- Примечания:
1. Дана на основании схемы Снарлато и др., 1967.
 2. По: Мирныйский, 1960а, 1964; Мирныйский и Писарева, 1960а, б.
 3. Вычислено по данным табл. 17 Морского атласа (1953)
 4. Распространены и в нижнебореальной зоне.
 5. Распространены и в субтропической зоне.
 6. Распространены и в арктической зоне.

кие виды), соответствие между уровнями ТК и биогеографической принадлежностью выступает еще более четко. На рис. 2 нанесены кривые ТК мерцательного эпителия трех видов двустворчатых моллюсков модиолус, обитающих в верхней сублиторали морей северо-западной части Тихого океана. Для тропического *Modiolus philippinensis* t_1 составляет $45,1^{\circ}$, для южнобореального *M. difficilis* - $39,2^{\circ}$ и для бореальноарктического *M. modiolus* - $38,2^{\circ}$ (Жирмунский и Писарева, 1960а; Жирмунский, 1964).

Аналогичные данные получены на клетках мерцательного эпителия литеральных бризантных моллюсков *Muscella elongata* ($t_1 = 41,0^{\circ}$, южнобореальный вид) и *N. lina* ($t_1 = 40,0^{\circ}$, южнобореальный вид, Жирмунский, 1964), мышцах нескольких видов литории (Джамусова, 1960; Жирмунский, 1960а), сперматозоидах и яйцеклетках морских ежей *Strongylocentrotus* (Андроников, 1968) и т.д.

Таким образом, имеется параллелизм между уровнями ТК и широтным распределением видов.

3. ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК И ВЕРТИКАЛЬНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ВИДОВ

Исследования систематически далеких видов беспозвоночных, обитающих в одном водоеме, но на разных глубинах, показали, что литеральные животные, как правило, обладают более высокой ТК, нежели сублиторальные. Такие данные получены нами на клетках мерцательного эпителия для Южно-Китайского, Японского, Охотского, Белого и Адриатического морей (Жирмунский, 1960а, 1964, 1966, 1967, 1969а) и Шлипером с соавторами (Schlieper et al, 1960; Шлипер, 1964) - для Средиземного моря, а также на мышцах Джамусовой (1960, 1963) - для Японского и Баренцева морей).

На рис. 3 приведены результаты исследования ТК двенадцати видов моллюсков, населяющих разные вертикальные зоны Белого моря (Жирмунский и Виноградова, 1965; Жирмунский, 1969а). Как следует из рисунка, наиболее высокой ТК характеризуются литеральные моллюски. За ними следуют виды, населяющие верхние слои сублиторали. Наконец, наименее теплоустойчивые клетки обнаруживаются у видов, обитающих в нижних зонах сублиторали и в псевдобассейнах¹⁾.

1) По схеме Дерюгина (1928).

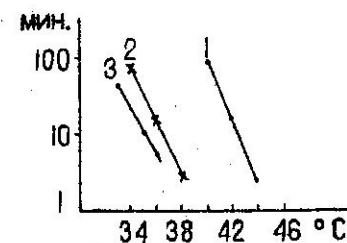


Рис. 2. Зависимость времени переживания клеток мерцательного эпителия двустворчатых моллюсков модиолус от температуры (по: Жирмунский, 1964). 1 - *Modiolus philippinensis*, 2 - *M. difficilis*, 3 - *M. modiolus*. На осях - то же, что на рис. 1.

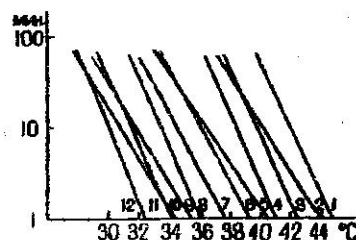


Рис. 3. Зависимость теплоустойчивости клеток мерцательного эпителия массовых видов моллюсков Белого моря, населяющих разные глубины и различающихся по географическому происхождению, от температуры (из: Жирмунский, 1969а).
1 - *Littorina littorea*, 2 - *L. obtusata*, 3 - *Macoma baltica*, 4 - *Mytilus edulis*, 5 - *Arctica islandica*, 6 - *Modiolus modiolus*, 7 - *Astarte borealis*, 8 - *A. elliptica*, 9 - *Hyatella arctica*, 10 - *Cardium ciliatum*, 11 - *Portlandia arctica*, 12 - *Serripes groenlandicus*. На осях - то же, что на рис. 1.

Среди литоральных видов ТК выше у обитателей верхнего и среднего горизонтов литорали по сравнению с видами, населяющими нижнюю литораль, как это было показано на беспозвоночных из Южно-Китайского моря (Жирмунский, 1964). Аналогичные данные получены на сублиторальных беспозвоночных залива Посет Японского моря (Жирмунский, 1969в), для которых также установлен четкий параллелизм между ТК и вертикальным распределением видов в верхней сублиторали (рис. 4).

Связь ТК с вертикальным распределением установлена также при сравнении систематически близких видов, как литоральных, так и сублиторальных (Джамусова, 1960, 1963; Жирмунский, 1960а, 1963, 1964, 1969а; Жирмунский и Цу Ли-цун, 1960, 1964 и др.).

На рис. 5 приведены кривые ТК трех симпатрических видов тропических брюхоногих моллюсков *Nerita* из Южно-Китайского моря, четко различающихся по вертикальному расположению на литорали. Последовательность кривых на рисунке соответствует вертикальному распределению моллюсков на литорали. Наибольшей ТК характеризуется *N. plicata* (1), обитающая на верхней границе верхнего горизонта, за ней следует *N. scabriscosta* (2) - в нижней части верхнего горизонта и, наконец, *N. albicilla* (3) - в среднем горизонте литорали (Жирмунский и Цу Ли-цун, 1960, 1964).

Сходные данные получены на мышцах и мерцательном эпителии двустворчатых моллюсков *Dona* из Южно-Китайского моря. В отличие от нерит, все время остающихся на одном месте, донаксы совершают регулярные приливно-отливные миграции, следуя за уровнем воды. Во время прилива все три вида, обнаруженные на одном и том же пляже, находятся вместе. В отлив их расположение отчетливо различается. Имеющий самую низкую ТК *D. semigranosa* неотступно следует за уровнем воды, в то время как *D. dysoni* и *D. sinensis* значительно отстают от него и находятся в верхней части зоны залеска и выше (Zhirmunsky and Chu Li-chun, 1963).

На сублиторальных беспозвоночных были исследованы две одиночные асцидии из рода *Nalaeus*, обитающие в заливе Петра Великого Японского моря. Использование аквалангов позволило выявить отчетливое различие в их вертикальном распределении. В то

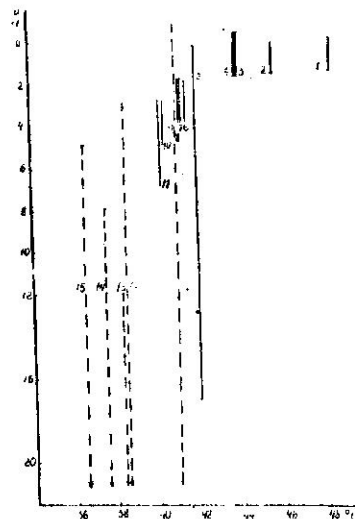


Рис. 4. Теплоустойчивость клеток (t_1) мерцательного эпителия видов беспозвоночных в связи с их обитанием на разных глубинах в заливе Посыет Японского моря (по: Жирмунский, 1969b).

1 - *Crassostrea gigas*, 2 - *Rapana thomasi*, 3 - *Crenomytilus coruscus*, 4 - *Cerastostoma burnetti*, 5 - *Patiria pectinifera*, 6 - *Arca boucardi*, 7 - *Chlamis nipponensis*, 8 - *Crenomytilus grayanus*, 9 - *Asterias amurensis*, 10 - *Halocynthia roretzi*, 11 - *Modiolus difficilis*, 12 - *Mizuhopecten yessoensis*, 13 - *Musculus laevigatus*, 14 - *Halocynthia aurantium*, 15 - *Swiftopecten swifti*. На оси абсцисс - t_1 (в °C), на оси ординат - глубина (в м). Сплошными прямыми обозначены пределы преимущественного распределения видов, штриховыми прямыми - общее вертикальное распределение в заливе Посыет. Стрелки в нижней части штриховых прямых указывают, что животные данного вида встречаются глубже предельной изученной с эквивалентом глубины (21 м).

время как *H. roretzi*, характеризующаяся более теплоустойчивыми клетками, встречалась от 1 до 12 м, *H. aurantium*, имеющая менее устойчивую ТК, была обнаружена лишь с 8 м и спускалась в ниже расположенные зоны сублиторали (Жирмунский, 1968).

Следовательно, в опытах как на систематически далеких, так и на близких видах, для животных, населяющих один и тот же район, установлен параллелизм между условиями ТК и вертикальным распределением видов.

4. ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ВИДОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, ОБИТАЮЩИХ В ОДНОМ ВОДОЕМЕ, НО РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ ПРОИСХОЖДЕНИЮ

Сравнение ТК видов, различающихся по географическому происхождению, проводилось на моллюсках озера Байкал Джамусовой и Шапиро (1960), изучавших теплоустойчивость мышц эндемиков Байкала и широко распространенных видов, и на литоральных беспозвоночных из северо-западной части Тихого океана (Жирмунский, 1960a). Однако первая работа была выполнена на пресноводных объектах, а во второй изучены виды, взятые из разных морей. Поэтому особенно интересным представлялось сопоставление ТК моллюсков из Белого моря, где, благодаря сложным гидрологическим условиям, по соседству обитают виды, весьма разнообразные по географическому происхождению.

Оказалось, что высокоарктические и арктические по происхождению виды так называемого портландиевого комплекса, в частности, *Portlandia arctica*, характерная для псевдобиссали и нижней сублиторали Белого моря, имеют значительно более низкую ТК, чем виды бореального комплекса (*Littorina littorea*, *L. obtusata*, *Macoma baltica*, *Mytilus edulis*), пришедшие из северо-западной Европы во время литориновой регрессии в Баренцево и Белое моря и обитающие здесь на литорали и в верхней сублиторали (рис. 8). Следовательно, ТК связана не только с современным географическим распространением, но и с географическим происхождением видов (Жирмунский, 1969a).

5. ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ВИДОВ ЖИВОТНЫХ, ОБИТАЮЩИХ В ОДИНАКОВЫХ ИЛИ СХОДНЫХ МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

В этом разделе сопоставлена ТК видов беспозвоночных, являющихся руководящими или характерными (Зенкевич и Бродская, 1987) для одного и того же биотопа или для разных биотопов, географически удаленных, но сходных по температурным условиям среды обитания.

5.1. Виды из одного биоценоза. ТК у видов, характерных для одного и того же и для соседних биоценозов, располагающихся на разных глубинах, была изучена на примере населения каменистых грунтов залива Посет Японского моря (Жирмунский, 1984, 1985б). Отнесение видов к тому или иному биоценозу сделано на основании результатов подводных исследований Скарлато и др. (1967). Как следует из данных, приведенных в табл. 2, у видов, характерных для одного и того же биоценоза, ТК очень близка. В то же время у видов, характерных для биоценозов разных глубин, ТК существенно различается.

5.2. Виды, обитающие в аналогичных биотопах морей Атлантики и Индийки. Близкие значения ТК отмечаются также у видов беспозвоночных, обитающих в географически отдаленных водоемах, но в сходных по температурным условиям биотопах (Жирмунский, 1985в). Такое сравнение проделано для нескольких видов, обитающих на каменистых грунтах верхней сублиторали Адриатического и Черного морей, с одной стороны, и Японского и Желтого - с другой (табл. 3).

Из этих данных следует, что животные, далекие в систематическом отношении, но обитающие в одинаковых или близких микроклиматических условиях, характеризуются близкими уровнями ТК и что биоценозы могут быть охарактеризованы ТК характерных видов.

6. ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК И ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ВИДОВ

Изложенные в предыдущих разделах данные показывают, что имеется определенная связь между уровнем ТК и распределением дон-

Таблица-2

Теплоустойчивость клеток (t_1) мерцательного эпителия видов беспозвоночных, характерных для одного и того же биоценоза и для соседних биоценозов, расположенных на разных глубинах в заливе Посет Японского моря (ж. Жирмунский, 1984)

Глубины (в м)	Вид	Класс	t_1 (в °C)
0-2	<i>Ctenomytilus cornutus</i>	Bivalvia	42.9
	<i>Ceratoctoma burnetti</i>	Gastropoda	42.9
2-4	<i>Arca boucardi</i>	Bivalvia	40.5
	<i>Chlamis nipponensis</i>	Bivalvia	40.2
	<i>Ctenomytilus grayanus</i>	Bivalvia	40.1
3-7	<i>Halocynthia roretzi</i>	Ascidiae	39.4
	<i>Modiolus difficilis</i>	Bivalvia	39.2

Таблица 3

Теплоустойчивость клонок (t_1) мерцательного эпителия моллюсков из энтологических биотопов верхней сублиторали Атлантики (Адриатическое и Черное моря) и Пацифики (Японское и Желтое моря)

Атлантика		Пацифика		
вид	море	t_1 (в $^{\circ}\text{C}$)	вид	t_1 (в $^{\circ}\text{C}$)
<i>Haliotis lammelosa</i>	A	42,6	<i>Ceratosstoma burnetti</i>	Я, X 42,9
<i>Ostrea edulis</i>	A	43,6	<i>Crenomytilus coruscus</i>	Я, X 42,9
<i>Lithophaga lithophaga</i>	A	45,3	<i>Modiolus metcalphel</i>	X 44,9
<i>Mytilaster lineatus</i> x	Ч	46,0	<i>Crasostrea gigas</i>	Я, X 47,0

Примечание: 1. Обозначения морей: А - Адриатическое, Ч - Черное, Я - Японское, X - Желтое.

2. По данным: Хирмунский, 1960а, 1964, 1965в; X - Драгольская и Алтухов, 1960.

ных животных в пространстве: виды, характеризующиеся более высокими ареалами, имеют более высокие ТК, нежели виды, населяющие высокие широты. Сходным образом, ТК животных, обитающих в верхних зонах моря, выше, нежели у жителей более глубоких горизонтов. Эти результаты дают основание предполагать наличие связи ТК с температурными условиями существования видов. В связи с тем, что в зимний период в большинстве морей, из которых были собраны исследованные животные, температура в поверхностных и более глубоких слоях моря существенно не различается (Зенкевич, 1963, и др.), в то время как летом верхние слои моря прогреваются, что вызывает возникновение температурной стратификации вод, сравним значения ТК с летними температурами воды в море.

6.1. Виды, населяющие разные широты. В табл. 1 приведены данные о ТК мерцательного эпителия 23 видов верхнесублиторальных моллюсков, обитающих в разных широтах. Для видов, населяющих одну и ту же биогеографическую зону, вычислены средние значения t_1 для комплекса и средняя для зоны температура на поверхности воды в августе, определенная по изотермам из Морского атласа (1958). Сравнение этих данных (графы 4 и 5 таблицы) позволяет выявить положительную корреляцию между ними ($r = 0,75$).

6.2. Виды, населяющие разные глубины. Аналогичное сравнение было сделано для 12 видов моллюсков Белого моря, населяющих разные вертикальные зоны (Жирмунский, 1969а). Сравнение значений t_1 с верхними температурами обитания позволило выявить положительную корреляцию как для комплексов видов, населяющих разные зоны, так и для всего ряда в целом ($r = 0,94$). Сходные результаты получены и для видов беспозвоночных, населяющих верхнюю сублитораль залива Посет Японского моря (Жирмунский, 1969в).

Различия в верхних температурах обитания легко выявляются на литоральных животных, для которых удается провести непосредственные замеры в местах скопления данного вида. Такие данные были получены для моллюсков *Nerita* и *Dolax* с острова Хайнань (Жирмунский, 1960а; Жирмунский и Цу Ли-цун, 1960, 1964). При этом различия в температуре среды во время отлива для *Nerita*

plicata и *N. albicilla* составляли $2-4^{\circ}$, а t_1 этих видов различались на $1,5^{\circ}$. Соответствующие значения для моллюсков *Dolax* были равны $1,5$ и $1,9^{\circ}$.

Таким образом, при исследованиях морских животных, как относящихся к разным систематическим группам, так и систематическим близким видам, обнаруживается положительная корреляция между ТК и верхними температурами существования видов.

6.8. Случаи несоответствия теплоустойчивости клеток широтному или вертикальному распределению видов. Среди большого числа исследованных видов, были случаи, когда при сравнении ТК проявляла несоответствие с широтным или вертикальным распространением видов. Так, ТК тропического *Modiolus philippinarum*, собранного в Южно-Китайском море, оказалась ниже, чем ТК субтропического *M. atrata* из Желтого моря (Жирмунский, 1960а). Это внешнее противоречие можно объяснить следующим образом. Хотя оба вида встречаются на литорали, но вертикальное распределение их в пределах зоны резко различается. *M. philippinarum* живет на границе литорали и сублиторали, спускаясь в верхнюю сублитораль, т.е. не встречается с температурами выше $30-32^{\circ}$ (Гурьянова, 1959), в то время как *M. atrata* обитает в верхнем горизонте литорали, где температура летом достигает 36° (Гурьянова и др., 1958). Таким образом, это исключение из общего правила, которое находится в соответствии с представлениями биогеографов о преобладании в некоторых случаях "закона вертикальной зональности" над "законом широтной зональности" (Shelford, 1911; Гурьянова и др., 1929; Brockhuysen, 1940; Evans, 1948; Clements and Shelford, 1949; Гурьянова, 1951; Зенкевич, 1951; Southward, 1958, и др.), связано с тем, что северный вид встречается с более высокими температурами, нежели южный.

Подобные "несоответствия" можно найти также сравнивая виды, встречающиеся на разных глубинах. Например, высокоарктический по происхождению моллюск *Portlandia arctica*, характеризующийся низкой ТК, живет в Бабьем море и некоторых других заливах Белого моря иногда на больших глубинах (15-20 м), нежели бореально-арктические *Astarte borealis* и *A. elliptica*, имеющие более высокую ТК и тем не менее встречающиеся в Великой Салме до 40-50 м

(Жирмунский, 1969а). Но как только мы сравним верхние температуры обитания, "противоречие" сразу же объясняется. Дело в том, что в Бабьем море и в ряде других заливов кавказского типа на небольших глубинах отмечаются постоянные отрицательные температуры, тогда как в Великой Салме вследствие нагрева и перемешивания вод кулевая изотерма спускается иногда ниже 50 м (Зенкевич, 1968).

Таким образом приведенные примеры "несоответствия" указывают на то, что связь ТК с широтным и вертикальным распределением видов является производной от зависимости между ТК и верхними температурными условиями существования. Вместе с тем из их анализа вытекает необходимость учета не только вертикального распределения видов, но и нарушений в "нормальном" распределении температур по широтам и глубинам.

6.4. Теплоустойчивость клеток в связи с происхождением видов и температурами среды обитания. Известно, что функциональные особенности животных могут определяться, как приспособленностью к определенным условиям среды, так и происхождением (Крепе, 1937). Посмотрим, как проявляются эти два фактора при формировании ТК.

Как следует из приведенных выше данных, уровни ТК для животных, населяющих разные широтные или вертикальные зоны, отличающиеся по температурным условиям, также отличаются. Вместе с тем сравнение ТК видов, характерных для одного и того же биоценоза, показывает, что эти виды характеризуются весьма близкими, а иногда и одинаковыми значениями ТК. Такие данные получены, как на таксономически далеких видах, так и на близких (в пределах одного рода). Условия среды, в которых происходило формирование вида, оказывает значительное большее влияние на уровень ТК, нежели филогенетическое родство. Лишь в тех случаях, когда виды одного рода, населяют близкие по температурным условиям ниши, выявляется также роль филогенетического родства - ТК таких видов различается незначительно, как это можно видеть, например, для моллюсков *Merita* (рис.5). Влияние общности происхождения на уровни ТК проявляется также у тех сравнительно немногочисленных близких видов, у которых дивергенция была связана с действием

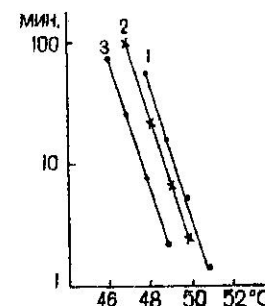


Рис. 5. Зависимость времени переживания клеток мерцательного эпителия брюхоногих моллюсков *Merita*, обитающих на литорали на разных уровнях над 0 глубин, от температуры (по: Жирмунский и Цу Ли-цун, 1960).
1 - *N. plicata*, 2 - *N. scabricosta*, 3 - *N. albicilla*. На осях - то же, что на рис. 1.

других — не температурных факторов.

Итак, на формирование ТК оказывают влияние, как условия среды, так и происхождение вида. Однако ведущее значение имеют температурные условия, в которых происходило становление данного вида, и к которым вид становится тесно привязанным.

7. КОНСЕРВАТИЗМ ТЕПЛОВЫХ ВИДОВЫХ АДАПТАЦИЙ ЖИВОТНЫХ В СЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ВОДОЕМОВ

Как отмечалось в разделе 1.2, Ушаковым (1955-1965) и его сотрудниками была установлена видовая специфичность теплоустойчивости клеток и белков и значительная консервативность этих признаков в пределах вида. Фрей (Freu, 1957) доказал видовую специфичность теплоустойчивости целых животных и нашел методические условия, при которых она может быть выявлена. Нао заинтересовал вопрос о консервативности температурных адаптаций беспозвоночных и их приспособленности к определенным температурным условиям (термопатии — Hofsten, 1915) не только в пространстве — в разных точках ареала, но и во времени (Жирмунский, 1960а). Рассмотрим некоторые данные, относящиеся к этой проблеме.

7.1. Теплоустойчивость клеток животных разных популяций одного вида, обитающих в различных участках ареала. Сводка данных по ТК, полученных на животных из разных популяций одного и того же вида: обитающих в разных участках ареала, на разных высотах в горах, на разных глубинах в море, в горячих источниках и обычных водоемах и т.д. сделана Ушаковым (1964). Здесь мы обратим внимание на ТК популяций видов с разорванным ареалом, т.е. обитающих в условиях длительной изоляции. Совпадения ТК для популяций таких видов морских беспозвоночных получено на кишечнополостных (Дрегольская, 1962; 1963б; Жирмунский, 1964), полихетах (Ильяева, 1962), моллюсках (Schlieper und Kowalsky, 1966; Дзенисевич, 1960, 1963; Дрегольская и Алтухов, 1960; Дрегольская, 1963а; Жирмунский, 1964, 1969а; Ушаков и Пашкова, 1967, и др.), иглокожих (Ушаков, 1959б; Еляхтер, 1963). Сравнивались популяции моллюсков одного вида из Белого, Баренцева и Северного морей и т.д. (Жир-

мунский, 1969а). В подавляющем большинстве случаев (82,5% по данным Ушакова, 1964) ТК таких популяций одного вида оказывалась одинаковой¹⁾. Совпадает также ТК брюхоногих моллюсков *Rapana thomasi* (Жирмунский, 1969а), совершивших лет 25 назад беспримечное переселение из дальневосточных морей в Черное и широко распространившихся в новом для них водоеме. ТК популяций одного вида морских беспозвоночных, населяющих равные глубины, тоже оказывается одинаковой (Ушаков, 1956; Жирмунский и Писарева, 1960а; Жирмунский, 1969а). Все эти данные свидетельствуют о значительной консервативности ТК в пределах вида.

7.2. Температурные условия обитания современных и ископаемых представителей одних и тех же видов. Консервативность адаптаций, и в частности ТК и термопатии различных популяций, разобщенных в пространстве, в том числе длительно изолированных, дала основание поставить вопрос о их консервативности во времени. Косвенным подтверждением консервативности тепловых адаптаций во времени являются результаты сравнительного исследования ТК видов беспозвоночных, обитающих в настоящее время в одном водоеме, но различающихся по географическому происхождению (раздел 4). В изложенной в этом разделе работе, выполненной на моллюсках из Белого моря (Жирмунский, 1969а), было показано, что ТК арктических по происхождению видов ниже, нежели ТК бореальных видов.

Для прямой проверки были использованы результаты исследований, выполненные с помощью метода изотопной термометрии, позволяющего по соотношению изотопов кислорода O^{16} и O^{18} в кальците раковин определить температуру, при которой они росли. Эти данные показали высокую стабильность верхних пределов температур роста для популяций одного и того же вида моллюсков, живущих в разных условиях или разобщенных во времени, в то время как нижние пределы температур роста и, видимо, обитания могут

1) Среди исключений находятся случаи, которые, по-видимому, следует рассматривать как дивергирующие "физиологические расы" (Kotzinga, 1967; Илейковский, 1968; Жирмунский, 1969а, и др.). Однако этот вопрос выходит за пределы настоящей работы.

значительно изменяться (Erstein and Lowenstam, 1953; Жирмунский и др., 1967).

Так, верхние температуры роста раковин моллюсков с Бермудских островов, определенные с помощью изотопной термометрии по кислороду, оказались весьма близкими: для современных *Chama maserophylla* они составили 27° , для постплиоценовых - 26° ; для современных *Strombus gigas* - 26.5° для постплиоценовых - 25.5° (Erstein and Lowenstam, 1953). Таким образом, имеются основания полагать, что тепловые адаптации животных одного и того же вида сохранятся без изменения и во времени.

7.3. Изменения температурных условий в водоеме и отношение к температуре видов, составляющих его фауну. Из данных, полученных палеонтологами, известно, что при изменении климата меняется видовой состав населяющих водоем животных. При этом одни комплексы видов сменяются другими. Такие данные были, например, приведены Шульгиной (1965) на основании анализе ископаемых головоногих и двусторчатых моллюсков северосибирских морей в юрском периоде.

Сравнительно хорошо изучена история формирования фауны Белого моря (Книпович, 1900; Дерюгин, 1928; Горещкий, 1941; Гурьянова, 1948; Авилов, 1956; Лаврова, 1960; 1968; Несис, 1961; Зенкевич, 1968; Говберг, 1968, и др.). Появление современных элементов его фауны относится к послеледниковой эпохе, когда водоем освободился ото льда и принял морской характер. В относительно холодный период трансгрессии портландия (около 10 тыс. лет назад) сюда проникли представители высшей арктической фауны, в том числе *Portlandia arctica*.

В дальнейшем происходило постепенное потепление климата. Наиболее теплый климат, по данным Лавровой (1947, 1968), был в этом районе примерно 6-5 тыс. лет назад. Эти выводы совпадают с результатами измерения палеотемператур с помощью изотопного метода, полученными Эмилиани (Emiliani, 1956) для южной части Северной Америки. Потепление привело к вселению в Белое море новых видов. В конце регрессии литторина (около 9 тыс. лет назад) здесь на литорали и в хорошо прогреваемых бухтах в верхней сублитторали появились относительно теплолюбивые виды *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *Macoma baltica*.

Холоднотермобивные виды спустились в глубокие участки моря, где в течение всего года сохраняются отрицательные температуры.

При дальнейшем потеплении в Белое море проникли также бореальные формы, обитающие в настоящее время в верхней сублиторали (*Modiolus modiolus*, *Arctica islandica* и др.). Они заняли промежуточное положение между бореальными видами, населяющими литораль, и арктическими видами, спустившимися в глубины моря.

ТК упомянутых видов различается в соответствии с климатической фазой, во время которой происходило их вселение в Белое море (Жирмунский, 1969а). Так, портландия, вселившаяся ранее других, в наиболее холодную фазу, имеет самую низкую ТК. Наиболее высокую ТК имеет литоральные бореальные виды, проникшие в Белое море при потеплении климата. Бореальные сублиторальные виды, характеризующиеся промежуточными значениями ТК, видимо, проникли в Белое море лишь тогда, когда появились необходимые для них температурные условия в верхней сублиторали, т.е. при еще большем потеплении климата. Таким образом, ввиду высокой консервативности отношения видов к верхним температурам, сравнительные исследования ТК различных видов, населяющих водоем, могут быть использованы также для анализа температурных условий формирования его фауны.

8. АНАЛОГИЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ, ВЫПОЛНЕННЫЕ НА БЕЛКОВЫХ ПРЕПАРАТАХ

Как отмечалось в разделе 1.2, тепловые адаптации, связанные с расселением животных в море, могут изучаться не только на клеточном, но и на организменном, и на молекулярном уровнях. Хотя основная часть работ в этой области выполнена нами на клетках, однако имеются исследования на белковых препаратах, результаты которых следует обсудить, так как они могут помочь в анализе причин закономерного зонального распределения донных животных в море.

Температурный оптимум аденозинтрифосфатозной активности и теплоустойчивость актомиозина двух крабов и двух двустворчатых моллюсков из верхней сублиторали Черного и Беренцева морей исследовала Виноградова (1963а,б). У южных видов температурный оптимум активности фермента оказался на 7° выше по сравнению с северными. Температуры 50% инактивации актомиозина составили для черноморских видов: краба *Carcinus maenas* - 33° , гребешка *Pecten ponticus* - 33° , и для беренцево-морских видов: краба *Hyas araneus* - 26° и гребешка *Chlamys islandicus* - 29° . Таким образом, было выявлено соответствие между теплоустойчивостью белков и широтным распространением видов. Аналогичные данные получил Рид (Read, 1963, 1964), сравнивая тепловую инактивацию аспаргиново-глутаминовой трансминазы у двустворчатых моллюсков, обитающих в разных широтах.

В наших опытах (Васильева и др., 1969) была выделена альдолаза из мышц двух видов гребешков и двух видов морских ежей, обитающих в верхней сублиторали залива Петра Великого Японского моря. Японский гребешок (*Chlamys nipponensis*), характеризующийся более теплоустойчивыми клетками, имеет и более высокую теплоустойчивость альдолазы, нежели гребешок Свифта (*Swiftpecten swifti*). Эти различия находятся в соответствии с распространением и летними температурами обитания видов: японский гребешок имеет более южный ареал и встречается на меньших глубинах и, следовательно, при более высоких летних температурах; нежели гребешок Свифта.

Теплоустойчивость мышц морского ежа *Strongylocentrotus nudus* на $2,3^{\circ}$ выше по сравнению с обитающим вместе с ним *S. intermedius*. Соответственно, температурный оптимум ферментативной активности альдолазы различается на 2° , температура 50%-ной инактивации фермента $1,9^{\circ}$ (рис. 6). Эти различия находятся в соответствии с разницей в широтном распространении видов и температурными условиями их жизни: *S. nudus* имеет более южный ареал, нежели *S. intermedius* и нерастится у берегов Южного Приморья в самое жаркое время года, тогда как у *S. intermedius* нерест начинается в мае и заканчивается в сентябре-октябре.

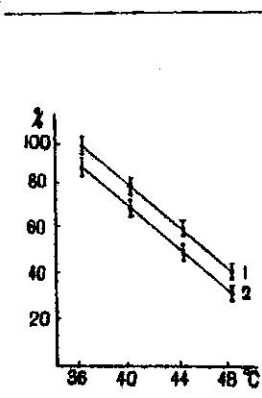


Рис. 6. Теплоустойчивость альдолазы водного экстракта мышц морских ежей *Strongylocentrotus* (по: Васильева и др., 1969).

На оси абсцисс - температура 30-минутного предварительного нагрева (в $^{\circ}\text{C}$). На оси ординат - остаточная ферментативная активность (в % к исходной). Вертикальные штрихи - доверительные границы.

На беломорских моллюсках мы сопоставили теплоустойчивость мышечных белковых моделей 5 видов, различающихся по вертикальному расположению и происхождению Жирмунский и Пашкова, 1967). Аналогично результатам, полученным на клетках этих моллюсков (разделы 3 и 4), теплоустойчивость белковых препаратов литоральных и верхнесублиторальных видов - boreальных по происхождению - оказалась выше, чем арктических - из нижней сублиторали и псевдосабиссали (рис. 7).

Таким образом, как и в опытах с наземными и пресноводными животными (Александров и Аронат, 1956; Ушаков, 1956-1965; Браун и др., 1959; Виноградова, 1961, 1963а; Кусакина, 1962, 1963б; Глушанкова, 1965, и др.), на морских беспозвоночных установлен параллелизм в различиях теплоустойчивости клеток, белков и температурных условий существования для видов, населяющих разные широтные и вертикальные зоны.

Все эти данные дают основание сделать вывод, что зональность в распределении донных беспозвоночных в море является следствием видовой приспособленности клеток к температурным условиям существования в активный (летний) период их жизни, в основе которой лежат адаптивные различия клеточных белков (Жирмунский, 1965а, 1966б, 1969б и др.). Природа этих различий еще до конца не выяснена, хотя получены некоторые данные, показывающие, что аналогичные белковые комплексы у систематически близких видов различаются не только по оптимуму ферментативной активности и теплоустойчивости, но и по аминокислотному составу (Гартаковский, Жирмунский и др., 1969а, б).

9. ОБСУЖДЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

9.1. О возможности распространения установленных закономерностей на другие группы животных. Помимо изученных в настоящей работе групп животных, данные в ТК разных видов, относящихся к одному и тому же классу морских животных, получены на полихетах (Ивлева, 1964), морских звездах (Шляхтер, 1959) и донных рыбах (Алтухов, 1963б; Каuffman, 1965). Хотя задачи этих работ отличались от наших, их результаты показывают, что и для пере-

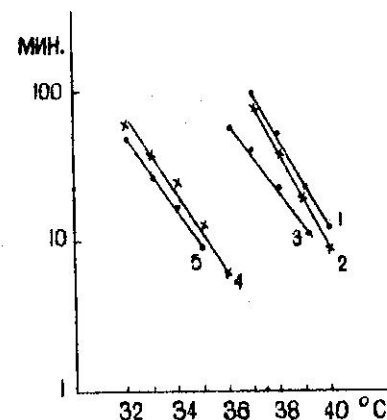


Рис. 7. Теплоустойчивость глицеринизованных белковых препаратов мышц ("моделей") моллюсков из Белого моря (по: Жирмунский и Пашкова, 1967). 1- *Macoma baltica*, 2- *Mytilus edulis*, 3- *Arctica islandica*, 4- *Serripes groenlandicus*, 5 - *Portlandia arctica*. На оси абсцисс - температура (в °C), на оси ординат - время сохранения движения модели (в мин., шкала логарифмическая).

численных выше групп животных имеет место параллелизм между ТК и расселением видов в верхних зонах моря.

Данные о связи уровня ТК с географическим распространением видов и температурными условиями их обитания получены и на некоторых nektonных животных - рыбах (Алтухов, 1967) и кальмарах (Жирмунский, 1960а), хотя они являются более сложным объектом для анализа биогеографических закономерностей, нежели донные животные, как на это справедливо указывал Андрияшев (1939).

9.2. Об относительном значении температуры и других факторов в расселении донных беспозвоночных. Как полагает Хатчинс (Hutchins, 1947), температурный фактор следует разделить по меньшей мере на четыре различных по своему биологическому действию фактора. Для тропических животных это слишком высокая летняя температура, которая может приводить к массовой гибели животных, особенно в мелководных заливах. Во-вторых, это недостаточно низкая зимняя температура для размножения. Для животных холодных районов это низкие зимние температуры, приводящие к образованию льда в тканях или истиранию льдом литоральных животных. И вместе с тем - недостаточно высокая летняя температура, вследствие чего может не состояться размножение.

Нельзя исключить также и другие формы ограничивающего действия температуры на организмы, например, действие на ферменты, которые может вызывать недостаточную или избыточную степень конформационной подвижности (Александров, 1969), обмена веществ и т.д.

Из данных эмбриологов, а также из результатов исследований по теплоустойчивости половых и эмбриональных клеток, приведенных Андрониковым (1965), вытекает, что и в смысле действия на размножение, температурный фактор является тоже сложным, так как необходимая для развития температура и ТК изменяются на разных этапах эмбрионального развития.

Из изложенного следует, что в различных случаях решающее значение для выживания может иметь теплоустойчивость как половых, так и других клеток. Таким образом, температурный фак-

тор разными путями ограничивает возможное распространение вида в некоем трехмерном пространстве Мирового океана.

Соленость морской воды является также важнейшим ограничивающим фактором среды. По мнению ряда авторов, каждый вид характеризуется определенной нормой реакции, определенным диапазоном солености, в котором он может существовать (см., например, Хлебович, 1971). Кроме того угнетающее действие на организм вызывает отклонение ионного состава воды от нормального - океанического. Приспособленность к определенному грунту для многих видов - тоже существенное условие, определяющее возможность жизни данных животных в определенных биотопах.

Особое значение имеет биотический фактор - межвидовые отношения. Они определяют численность, биомассу и продуктивность тех или иных видов. Некоторые виды в огромной степени доминируют над другими, как, например, уже упоминавшийся брюхоногий моллюск *Narapa thomasi*, вселившийся в Черное море с Дальнего Востока и почти нацело истребивший черноморских устриц (Дранкин, 1963). Однако этот субтропический моллюск занимает сравнительно узкую зону по вертикали и потому не смог нанести такого же катастрофического удара мидии, обитающей как у самого берега, так и на глубине 30-60 м., где температура воды для рапаны слишком низка.

Аналогичное явление описал Брун (Brun, 1968), обнаруживший в Балтсфюрде (Норвегия) огромное скопление морских звезд *Asterias rubens* уничтожавших большое поселение исландских гребешков.

Таким образом, распределение донных животных в море контролируется рядом факторов среды, среди которых температура в первую очередь ограничивает потенции вида в смысле географического и вертикального расширения ареала.

9.3. О значении микроклиматических условий в распределении донных животных. Наряду с обитанием в разных широтах или на разных глубинах температурные условия жизни отдельных популяций или субпопуляций в значительной степени определяются расположением в том или ином биотопе. В разделе 6.3 отмечались весьма сложные гидрологические условия в Белом море, где на небольшом расстоя-

нии на одной и той же глубине наблюдаются температуры, отличающиеся на несколько градусов. Значительное различие температурных условий имеет место в летнее время и в Японском море. В мелководных и сильно закрытых бухтах залива Посыета воды прогреваются раньше и сильнее, нежели в открытых бухтах, что привело к сохранению здесь ряда отсутствующих в других бухтах субтропических видов. В полузакрытых бухтах летом устанавливается значительная стратификация вод с высоким градиентом температур, что обуславливает сужение вертикальных зон и многообразие населения, значительно различающегося по отношению к температуре (Скарлето и др., 1967; Жирмунский, 1964, 1969а). Такие условия приводят к вертикальным и широтным смещениям видов, а иногда и к сохранению популяций, изолированных от основной части вида. Как следует из анализа данных по ТК видов из Белого моря и залива Посыет, в основе этих явлений лежат генетически закрепленные тепловые адаптации видов.

9.4. О методе актуализма в палеоэкологии. В палеонтологии широко используется метод актуализма, в основе которого лежит гипотеза о консервативном отношении видов, родов и даже более высоких таксонов животных к факторам среды. Полученные в настоящей работе данные дают возможность оценить допустимость и возможные границы применения этого метода в отношении температурного фактора.

Как следует из результатов сравнения ТК различных видов одного рода и разных популяций одного и того же вида (в том числе и длительно изолированных; разделы 2, 8 и 7, 1), а также из данных о температурах роста раковин современных и ископаемых моллюсков (раздел 7.2), мы имеем основания судить о температурных условиях ископаемых представителей современных животных, зная нынешние условия их обитания, лишь в пределах видовой категории и лишь в отношении верхних температур.

Кроме того необходимо учитывать то обстоятельство, что в пределах одного и того же рода могут встречаться виды, приспособленные к жизни в весьма различных температурных условиях, как например, виды рода *Modiolus* одни из которых обитают в тропиках, а другие проникают в арктические моря. Поэтому заключения о "термопатии рода", встречающиеся в работах некоторых палеонтологов,

в лучшем случае суммируют данные о современных его представителях и никоим образом не могут служить основанием для суждения о вымерших видах того же рода (Жирмунский, 1969б).

Очевидно, что такой физиолого-экологический анализ может быть проведен и в отношении других факторов среды, что позволило бы поставить метод актуализма в палеоэкологии на твердую экспериментальную основу.

9.5. Некоторые перспективы исследований. Главным результатом настоящей работы представляется выяснение субстанциональной основы зонального расселения донных беспозвоночных в прибрежных зонах моря. Проведенные исследования позволили ответить на ряд вопросов, но вместе с тем поставили ряд новых для решения которых нужны специальные исследования. Перечислим некоторые из них:

1) Нами показано существование различий в аминокислотном составе миозинов близких видов лягушек (Тартаковский, Жирмунский и др., 1969а, б). Однако дальнейшая очистка миозинов привела к исчезновению указанных различий в наиболее активной фракции. Представляется интересным выявление фракции, ответственной за различия миозинов близких видов в аминокислотном составе и оценке ее функциональной роли, а также перенесение исследований на морские объекты.

2) Основные исследования в настоящей работе выполнены на донных прибрежных животных. В связи с полученными результатами возникает вопрос, в какой степени приспособленность к температурным условиям жизни влияет на расселение других групп животных; нектонных, планктонных, глубоководных бентических.

3) В работе основное внимание обращено на адаптации, связанные с расширением ареалов, и на ограничивающее влияние температуры морской воды на расселение животных. Однако не меньший интерес представляет изучение температурных адаптаций, связанных с увеличением численности и биомассы в области оптимальных значений этого фактора среды.

4) Установление соответствия ТК температурным условиям существования вызвало поиск тех условий, с которыми имеется

наиболее тесная связь. Однако особый интерес, на наш взгляд, представляют попытки найти количественные корреляции между теплоустойчивостью клеток и белков и потенциальными температурными границами существования видов в плане выяснений биологических потенций видов, как это полагал необходимым Гербильский (1965) для научно обоснованных рекомендаций по воспроизводству промысловых видов. В этом отношении сделаны лишь первые шаги (Жирмунский и Конев, 1971) и необходимо продолжение исследований и разработка простых методов определения температурных пределов возможности расселения видов, которые, очевидно, найдут применение в практике акклиматизации.

5) Требуют дальнейшего анализа также вопросы, связанные с адаптивным характером теплоустойчивости клеток и белков. В частности предстоит выяснить:

а) имеет ли место приспособление к повреждающим или естественным температурам, б) связано ли оно с начальными этапами онтогенеза или с жизнедеятельностью взрослого организма, и в) какое свойство белковых молекул является приспособительным, и как связаны с ним уровни теплоустойчивости клеток и белков, проявляющие столь удивительное соответствие с температурными условиями в активный период жизни животных.

Полученные данные ставят также ряд других вопросов, что позволяет говорить о плодотворности использования цитофизиологических методов и цитобиологических подходов к решению проблем хронологии.

ВЫВОДЫ

Сопоставление ТК исследованных групп беспозвоночных — коралловых полипов, двустворчатых моллюсков, бризоидных моллюсков, морских ежей, асцидий — с расселением видов в прибрежных зонах моря и температурными условиями среды обитания, а также данные других авторов об энтоостинковых червях и морских звездах позволили сделать следующие выводы.

1. Имеется корреляция между уровнями ТК и географическим распространением донных животных. ТК уменьшается в ряду: тропические, субтропические, бореальные, бореально-арктические, арктические виды.

2. Имеется корреляция между уровнями ТК и вертикальным распределением донных беспозвоночных. Наиболее высокая ТК обнаруживается у верхнелиторальных видов; у животных, населяющих более глубокие горизонты, ТК имеет меньшие значения.

3. Виды, характерные для одной и той же зоны, обнаруживают сравнительно близкие уровни ТК; каких-либо резких изменений по этому показателю при переходе от видов, населяющих одну зону, к видам соседней зоны не отмечается.

4. ТК систематически далеких видов животных, характерных для одного и того же биоценоза или для аналогичных по температурным условиям биотипов из разных морей и океанов, как правило, близка, что может быть объяснено конвергенцией.

5. Параллелизм между уровнями ТК и широтным и вертикальным распределением донных животных в верхних зонах моря является следствием приспособленности видов к определенным температурным условиям существования, закономерно изменяющимся при переходе от одних климатических или вертикальных зон к другим. Для животных умеренных и субтропических районов отмечается приспособленность к высоким (летним) температурам.

6. На формирование уровня ТК оказывают влияние, как условия среды, так и происхождение вида. Однако ведущее значение имеют температурные условия, в которых происходило формирование

данного вида, и к которым вид становится тесно привязанным.

7. Сравнение ТК и температур роста раковин разных популяций одного и того же вида (в том числе длительно разобщенных и живших в прошлые геологические эпохи) указывает на значительную консервативность тепловых адаптаций как в пространстве, так и во времени. Эти данные дают возможность использовать ископаемых представителей современных видов в качестве индикаторов верхних палеотемператур на основании изучения температурных условий жизни нынешних представителей тех же видов.

8. В связи с высокой консервативностью отношения видов беспозвоночных к верхним температурам, ТК не только соответствует современным температурным условиям их существования, но и отражает температурные условия жизни их предков, обитавших в прежние эпохи в других водоемах. Это дает возможность использовать результаты изучения ТК различных видов, населяющих водоем, для анализа температурных условий формирования его фауны.

9. Опыты, проведенные на белковых препаратах, выделенных из клеток морских животных, дали результаты, аналогичные полученным на клетках. Это позволяет рассматривать зональность в расселении донных видов беспозвоночных в прибрежных участках моря, как следствие генетически закрепленной приспособленности животных разных видов к определенным температурным условиям жизни, в основе которой лежат различия в структуре белковых молекул у разных видов животных.

ЛИТЕРАТУРА

А. Работы автора, цитируемые в докладе

1. Жирмунский А.В. 1959. Теплоустойчивость актиний и их мерцательного эпителия в естественных условиях и при экспериментальном изменении температуры среды. Цитология, 1, 3 :270-276.

2. Жирмунский А.В. и Шляхтер Т.А. 1959. Исследования теплоустойчивости холоднокровных животных и их клеток при экспериментальном изменении температуры среды. Тез. докл. I коорд. совещ. по проблеме "Узловые вопросы цитологии", Л. : 57-58.

3. Жирмунский А.В. 1960а. Исследования температурных адаптаций беспозвоночных Южно-Китайского моря. Цитология, 2, 6 :675-691.

4. Жирмунский А.В. 1960б. Чувствительность черноморских мидий и их мерцательного эпителия к действию повышенной температуры. ДАН СССР, 133, 3 :863-685.

5. Жирмунский А.В. и Писарева Л.Н. 1960а. Теплоустойчивость тканей некоторых морских животных, обитающих на разных глубинах. В сб.: Вопр. цитол. и протистол., М.-Л. :112-116.

6. Жирмунский А.В. и Писарева Л.Н. 1960б. Исследование тепловой чувствительности некоторых морских беспозвоночных и их тканей. ДАН СССР, 133, 4 : 957-959.

7. Жирмунский А.В. и Цу Ли-цун. 1960. Теплоустойчивость мерцательного эпителия симпатрических видов тропических моллюсков рода *Nerita* в связи с температурными условиями обитания. Цитология, 2, :479-482.

8. Жирмунский А.В. и Писарева Л.Н. 1961. Исследование тепловой чувствительности некоторых морских беспозвоночных и их тканей. Тр. VI Всес. съезда анат. гистол. и эмбр. в Киеве, 2 :309-310.

9. Жирмунский А.В. 1962. Реакция мерцательного эпителия мидий и актиний на повышение солености. Ж. общ.биол., 23, 2:119-126.

10. Жирмунский А.В. 1963. Теплоустойчивость клеток мерцательного эпителия двух видов одиночных асцидий рода *Tethyum* в связи с температурными условиями обитания. Цитология, 5, 2:227-230.

11. Жирмунский А.В. и Шляхтер Т.А. 1963. Теплоустойчивость организма лягушек и их клеток при экспериментальном изменении температуры среды. В сб.: Пробл. цитэкол. животных, М.-Л.: 78-86.

12. Жирмунский А.В. 1964. Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток морских беспозвоночных в связи с их географическим распространением и экологией. В кн.: Клетка и температура среды, М.-Л.: 142-150.

13. Жирмунский А.В. и Пашкова И.М. 1964. Влияние температуры одержания многоклеточных холодокровных животных на теплоустойчивость целых организмов и их клеток. В кн.: Клетка и температура среды, М.-Л.: 167-169.

14. Жирмунский А.В. и Цу Ли-цун. 1964. Приспособление тропических моллюсков *Donaix* и *Merita* к температурным условиям обитания. В депон. сб.: Моллюски, Вопр. теор. и прикладн. моллюск., М.-Л.: 62-67.

15. Жирмунский А.В. 1965а. Физиолого-экологические исследования морских психротермных животных в связи с широтной и вертикальной зональностью в их распространении. В кн.: Вопр. гидробиол. Тез. докл. 1 съезда Всес. гидробиол. общ., М.: 154-155.

16. Жирмунский А.В. 1965б. Теплоустойчивость клеток морских беспозвоночных, характерных для некоторых донных биоценозов, в связи с вертикальной зональностью в распределении видов. В сб.: Физиол. основы экологии водных животных. Тез. докл. из Научн. совещ., Севастополь: 85-86.

17. Жирмунский А.В. 1965в. Параллелизм в теплоустойчивости клеток у видов морских беспозвоночных, относящихся к различным систематическим группам, в связи с обитанием в сходных условиях. В сб. Матер. УИ Научн. конф., посвящ. памяти акад. А.А. Заварзина, Л.: 76-77.

18. Жирмунский А.В. и Виноградова Н.А. 1965. Теплоустойчивость клеток некоторых моллюсков Белого моря в связи с вертикальной зональностью и зоогеографическим происхождением. В сб.: Моллюски, сб. 2, М.-Л.: 37-38.

19. Жирмунский А.В., Дрегольская И.Н., Пашкова И.М. и Шляхтер Т.А. 1965. Исследование уровня теплоустойчивости клеток в разные сезоны и при температурной акклимации животных в филогенетическом аспекте. В сб.: 1У Научн. совещ. по экол. физиол., Л.: 115-117.

20. Жирмунский А.В. 1966а. Вопросы цитэкологии. В кн.: Руководство по цитологии, М.-Л., 2: 623-637.

21. Жирмунский А.В. 1966б. Цитофизиологические исследования тепловых реакций морских беспозвоночных в связи с зональностью в их распределении и температурными условиями существования видов. В кн.: II Межд. океаногр. конгресс, Тез. докл., М.: 161-162.

22. Жирмунский А.В., Задорожный И.К., Найдин Д.П., Санс В.Н. и Тейс Р.В. 1967. Определение температур роста некоторых современных и ископаемых моллюсков по отношению O^{18}/O^{16} в их скелетных образованиях. Геохимия, 5: 543-552.

23. Жирмунский А.В. и Пашкова И.М. 1967. Теплоустойчивость клеток, мышечных белковых моделей и препаратов актомиозина моллюсков Белого моря в связи с вертикальной зональностью и географическим распределением. В сб.: Мат. Научн. конф. ИЦ АН СССР, посвя. 50-летию Вел. Октябрьской соц. рев., Л.: 44.

24. Баренбойм Г.М., Борхсениус С.Н., Жирмунский А.В., Коски Г.Н. и Щелчков Б.В. 1969. Сравнительное исследование тепловой денатурации дезоксирибонуклеазных комплексов спермы двух близких видов морских ежей. В сб.: Реф. научн. раб. Инст. биол. моря, вып. I, Владивосток: 29-34.

25. Васильева В.С., Глушанкова М.А., Жирмунский А.В. и Коски Г.Н. 1969. Теплоустойчивость клеток и мышечной альдолазы морских ежей рода *Strongylocentrotus* и двустворчатых моллюсков семейства *Pectinidae* в связи с условиями существования видов. Там же: 46-48.

26. Жирмунский А.В. 1969а. Сравнительное исследование теплоустойчивости клеток моллюсков Белого моря в связи с вертикальным распределением видов и историей формирования фауны. Ж. общ. биол., 30, 6: 665-702.

27. Жирмунский А.В. 1969б. Сравнительные исследования теплоустойчивости клеток в связи с вопросом о консервативности видов и температуре. Тез. докл. Совещ. по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов", секция двустворчатых моллюсков, М.: 17-18.

28. Жирмунский А.В. 1969в. Теплоустойчивость клеток морских беспозвоночных в связи с вертикальным распределением видов в верхней сублиторали залива Посёта Японского моря. В сб.: Рэф. научн. раб. Инст. биол. моря, вып. 1, Владивосток: 65-67.

29. Тартаковский А.Д., Пашкова Л.В., Пинаев Г.П., Жирмунский А.В. и Воробьев В.И. 1969. Теплоустойчивость и аминокислотный состав миозина озёрной и травяной лягушек. Там же : 156-158.

30. Тартаковский А.Д., Пашкова Л.В., Пинаев Г.П., Жирмунский А.В. и Воробьев В.И. 1969. Аминокислотный состав миозина у двух близких видов лягушек. Цитология, 11, 4 : 506 - 508.

31. Жирмунский А.В., Васильева В.С., Конев А.Д., Пашкова Л.В. и Сергеева Э.П. 1970. Роль среды и филогенеза в формировании генотипических тепловых адаптаций у морских беспозвоночных. Тез. научн. сообщ. XI съезда Всес. физиол. общ., Л., 2 : 388.

32. Жирмунский А.В. и Конев А.Д. 1971. Определение потенциальных температурных границ расселения разных видов моллюсков, собранных в одном и том же географическом пункте. В сб.: Моллюски, 4, Л.

33. Zhirmunsky A.V. and Chu Id-chun. 1963. The cell thermostability of sympatric species of *Donax* in relation to the temperature condition of their habitat. *Acta zoologica Sinica*, 12, 1 : 21-27.
34. Zhirmunsky A.V. 1966a. A cytophysiological study of heat reactions of marine invertebrates related to the zonation of their distribution and the temperature conditions of their habitat. In : II Int. oceanogr. Congr., Abstr. pap., Moscow : 409.
35. Zhirmunsky A.V. 1966b. Cell thermostability of benthic invertebrates in connection with their distribution in the intertidal and upper sublittoral zones of the North-west Pacific. In : Proc. XI Pacific sci. Congr., Tokyo, 1966, Abstr. Plant and Animal Ecol. : 23.
36. Zhirmunsky A.V. and Pashkova L.M. 1967. The effect of maintenance temperature of multicellular poikilotherms on the thermostability of intact organisms and their cells. In : The cell and environmental temperature, Oxford etc. : 246-248.
37. Zhirmunsky A.V. 1967. A comparative study of cellular thermostability of marine invertebrates in relation to their geographical distribution and ecology. In : The cell and environmental temperature, Oxford etc. : 209-218.

Б. Работы других авторов, цитируемые в докладе

- Авилов И.К. 1956. Мощность современных осадков и последлениковая история Белого моря. Тр. Гос. океаногр. инст., 43 :5-57.
- Александров В.Я. 1952. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования. ДАН СССР, 83, I :149-152.
- Александров В.Я. 1956. Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. ж., 41, 7 :939-961.
- Александров В.Я. 1965. О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида. Усп. совр. биол., 60, I(4) :28-44.
- Александров В.Я. 1969. Молекулярные аспекты генотипического приспособления организмов к температуре среды. Усп. совр. биол., 67, 3 :383-399.
- Александров В.Я. и Арронет Н.И. 1956. Аденозинтрифосфат вызывает движение ресничек мерцательного эпителия, убитого глицериновой экстракцией ("клеточная модель"). ДАН СССР, 110, 3 :457-460.
- Александров С.Н., Галковская К.Ф. и Лозина-Лозинский Л.К. 1960. О теплоустойчивости изолированных тканей и организма озерных лягушек, найденных в водах горячего источника в Железноводске. Цитология, 2, 4 :442-447.
- Алтухов Ю.П. 1963а. Сезонные изменения теплоустойчивости изолированной мышечной ткани черноморской ставриды. Цитология, 5, 2 :241-243.
- Алтухов Ю.П. 1963б. Цитофизиологический и серологический анализ межвидовой дифференциации бычков Азовского моря. В кн.: Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды. (Тез. докл. Межд. симп. по цитоэкологии), М.-Л. :6-7.

- Алтухов Ю.П. 1967. Исследования теплоустойчивости изолированной мышечной ткани двух видов ставриды из Черного и Северного морей. ДАН СССР, 175, 2 :467-469.
- Андряшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.
- Андроников В.Б. 1963. Теплоустойчивость половых клеток и зигот морских ежей. Цитология, 5, 2 :234-237.
- Андроников В.Б. 1965. Теплоустойчивость половых клеток и эмбрионов пойкилотермных животных. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных, М.-Л. :125-139.
- Андроников В.Б. 1967. О характере изменения теплоустойчивости эмбрионов пойкилотермных животных на ранних стадиях онтогенеза. В сб.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онто- и филогенезе, Л. :4-12.
- Аронет Н.и. 1959. Клеточная и организменная теплоустойчивость *Rana temporaria* L. и *Unio crassus* Philpson в разные сезоны года. Цитология, 1, 4 :443-449.
- Астауров Б.Л. 1940. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда². М.
- Астауров Б.Л. 1964. Онтогенетические изменения теплоустойчивости яиц тутового шелкопряда и их связь с сезонным ритмом периодов активного развития и покоя (диапаузы). В кн.: Клетка и температура среды, М.-Л. :252-264.
- Астауров Б.Л., Бельникова Г.А., Верейская В.Н. и Острикова-Баршавер В.П. 1952. Влияние высоких температур на грену шелкопряда червя. М.
- Белерадер Г. 1964. Межмолекулярные аспекты структурной стабильности протоплазмы при экстремальных температурах. В кн.: Клетка и температура среды, М.-Л. :289-295.

- Богоров В.Г. 1959. Биологическая структура океана. ДАН СССР, 128, 4 :819-822.
- Богоров В.Г. и Зенкевич Л.А. 1966. Биологическая структура океана. В сб.: Экология водных организмов, М. :3-14.
- Браун А.Д., Несветаева Н.М. и Физенко Н.В. 1959. Об устойчивости актомиозина травяной и озерной лягушек к денатурирующему действию тепла и спирта. Цитология, 1, 1 :86-93.
- Браун А.Д. и Физенко Н.В. 1963. Об устойчивости к действию тепла эритроцитов и их белков - аденозинтрифосфатазы и гемоглобина - у двух видов лягушек. Цитология, 5, 2 :249-253.
- Буткавич В.П. 1948. Действие термического раздражителя на мышечную ткань лягушки. Вестн. Ленингр. ун-та, 1 :124-130.
- Виноградова А.Н. 1961. Теплоустойчивость сукцинатдегидразы мышц травяных и озерных лягушек и изменение активности фермента при акклиматизации. Цитология, 3, 5 :595-598.
- Виноградова А.Н. 1963а. Теплоустойчивость и температурный оптимум аденозинтрифосфатазной активности актомиозина черноморских и баренцевоморских скатов и крабов. В сб.: Пробл. цитозкол. животных, М.-Л. :189-194.
- Виноградова А.Н. 1963б. Теплоустойчивость и температурный оптимум аденозинтрифосфатазной активности актомиозина двух видов морских моллюсков. Цитология, 5, 2 :246-249.
- Виноградова А.Н. 1963в. Исследование теплоустойчивости актомиозина степной и болотной черепах в связи с вопросом о приспособлении животных к обитанию в пустыне. В сб.: Пробл. цитозкол. животных, М.-Л. :195-198.
- Виноградова А.Н. 1965. Устойчивость к нагреванию некоторых мышечных белков в связи с температурой обитания видов пойкилотермных животных. Автореф. канд. дисс., Л.
- Воронцов А.Г. 1963. Биogeография. М.

- Гербицкий Н.Л. 1965. Теория биологического прогресса вида и ее использование в рыбном хозяйстве. В кн.: Теоретические основы рыбоводства, М. :77-84.
- Герценштейн Н.С. 1885. Материалы к фауне Мурманского берега Белого и Баренцова морей. 1. Моллюски. Тр. СПб общ. естествоисп., 16, 2 :635-814.
- Глушанкова М.А. 1965. Теплоустойчивость аденилаткиназы травяной и озерной лягушек. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных, М.-Л. :200-202.
- Глушанкова М.А. 1967. Температура среды и теплоустойчивость актомиозина, щелочной фосфатазы и аденилаткиназы пойкилотермных животных. В сб.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онтогенезе, Л. :126-141.
- Говберг Л.И. 1968. Распределение моллюсков в толще голоценовых осадков Онежского залива. Океанология, 8, 4 : 666-679.
- Голиков А.Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Volten. М.-Л.
- Горещий Г.И. 1941. О роли географических условий в четвертичной истории. Пробл. физ. геогр., 10.
- Гурьянова Е.Ф. 1948. Белое море и его фауна. Петрозаводск.
- Гурьянова Е.Ф. 1951. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод. М.-Л.
- Гурьянова Е.Ф. 1959. Исследования осушной зоны китайских морей. Изв. АН СССР, сер. биол., 5 :741-759.
- Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г. и Ушаков П.В. 1929. Литораль Кольского залива, 2. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 59, 2 :47-82.
- Гурьянова Е.Ф., Скарлато О.А., У Бао-лин, Ли Хун-йи, Ушаков П.В. и Чи Чхун-ен. 1958. Краткая характеристика фауны Желтого моря. Bull. Inst. mar. biol. Acad. Sinica, 1, 2 : 1-43.
- Дерягин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Иссл. морей СССР, 7-8 :1-510.
- Джамусова Т.А. 1960. Теплоустойчивость мышечной ткани морских моллюсков. Цитология, 2, 3 :274-286.
- Джамусова Т.А. 1963. Теплоустойчивость клеток моллюсков в связи с проблемой вида. В сб.: Пробл. цитозкол. животных, М.-Л., :108-133.

- Джамусова Т.А. 1965. Тепловая контрактура и необратимая потеря возбудимости мышц в связи с теплоустойчивостью мышечной ткани. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных, М.-Л.: 61-69.
- Джамусова Т.А. и Шаниро Е.А. 1960. Теплоустойчивость мышечной ткани у разных видов и популяций пресноводных моллюсков. Ж. общ. биол., 21, 6 : 447-454.
- Драпкин Е.И. 1963. О влиянии рапаны на фауну Черного моря. ДАН СССР, 151, 3 : 700-703.
- Дрегольская И.Н. 1961. Влияние солености морской воды на теплоустойчивость мерцательного эпителия актиний. Цитология, 3, 4 : 471-473.
- Дрегольская И.Н. 1962. Теплоустойчивость клеток мерцательного эпителия черноморских актиний в разные сезоны года. Цитология, 4, 5 : 538-544.
- Дрегольская И.Н. 1963а. Теплоустойчивость мерцательного эпителия кабр черноморской мидии в разные сезоны года. В сб.: Пробл. цитозкол. животных, М.-Л. : 43-50.
- Дрегольская И.Н. 1963б. О возможности использования теплоустойчивости клеток в качестве критерия вида у кишечнополостных и червей. В сб.: Пробл. цитозкол. животных, М.-Л., : 134-144.
- Дрегольская И.Н. 1970. Теплоустойчивость мышц, клеток мерцательного эпителия и их глицеринизированных моделей в разные сезоны у травяной лягушки. Цитология, 12, 1 : 51-58.
- Дрегольская И.Н. и Алтухов Д.П. 1960. Исследование теплоустойчивости мерцательного эпителия и серологический анализ двух разновидностей *Mutillaster lineatus*. Цитология, 2, 4 : 485-488.
- Жиленко Т.С. и Васильева В.С. 1969. Теплоустойчивость мышц морских ежей в период покоя и при размножении. В сб.: Реф. научн. раб. Инст. биол. моря, Владивосток : 63-64.

- Луков Е.К. 1935. О температурном парабисозе нерва в связи с колориметрическими изменениями парабисотической области. Тр. Ленингр. общ. естеств., 64, 3 : 407-428.
- Зенкевич Л.А. 1948. Биологическая структура оксана. Зоол.ж.; 27, 2 : 113-124.
- Зенкевич Л.А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, I, Мировой океан, II.
- Зенкевич Л.А. 1956. Моря СССР, их фауна и флора. М.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.
- Зенкевич Л.А. и Ероцкая В.А. 1937. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря. Уч. зап. МГУ, 13, 203-225.
- Зернов С.А. 1934. Общая гидробиология. М.-Л.
- Ивлева И.В. 1962. Теплоустойчивость мышечной ткани полихет средиземноморского бассейна. Зоол.ж., 41, 12 : 1798-1810.
- Ивлева И.В. 1964. Зависимость тканевой теплоустойчивости полихет от осмотических и температурных условий среды. В кн.: Клетка и температура среды, М.-Л. : 158-162.
- Кауфман З.С. 1965. Теплоустойчивость мышечной ткани некоторых рыб Белого моря в связи с температурными условиями их существования. Цитология, 7, 5 : 655-657.
- (Книпович Н.М.) Knipowitsch N. 1900. Zur Kenntniss der geologischen Geschichte der Fauna des Weissen und des Murman-Meeres. Зап. Имп. Минерал. СПО об-ва, 2-я сер., часть 38, I : 1-169.
- Комкова А.И. и Ушаков Б.П. 1955. Температурная инaktivация аденозин трифосфатазы мышц травяной и озерной лягушек. ДАН СССР, 102, 6 : 1185-1188.
- Коровина В.М. 1945. Изменение стойкости к высокой температуре в эмбриогенезе бесхвостых амфибий. Тр. Военно-мед. морск. академии, 5, ч. I, Л.

- Крепс Е.М. 1937. Об оценке сравнительно-физиологических фактов. В кн.: Первое совещание биогруппы АН СССР по физиологическим проблемам, М.-Л. :31-32.
- Кусакина А.А. 1961. Зависимость скорости снижения холинэстеразной активности гомогенатов печени травяной и озерной лягушек от температуры. ДАН СССР, 139, 5 :1258-1261.
- Кусакина А.А. 1962. О соответствии теплоустойчивости мышц и холинэстеразы температурным условиям обитания вида у некоторых рыб. Цитология, 4, 1 :68-71.
- Кусакина А.А. 1963а. Изменение теплоустойчивости мышечных белков молоди лосося при переходе в покатное состояние. Цитология, 15, 1 :88-92.
- Кусакина А.А. 1963б. О видовых различиях в теплоустойчивости протеоплазматических белков. В сб.: Probl. цитэкол. животных, М.-Л. :169-188.
- Кусакина А.А. 1967. Теплоустойчивость альдолазы и холинэстеразы у близких видов пойкилостермных животных. В сб.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онтогенезе и филогенезе, Л. :142-148.
- Лаврова М.А. 1960. Четвертичная геология Кольского полуострова, М.-Л.
- Лаврова М.А. 1968. Позднеледниковая и послеледниковая история Белого моря. В кн.: Неогеновые и четвертичные отложения Западной Сибири, М. :140-163.
- Лео Ж. 1926. Организм как целое. М.-Л.
- Махлин Е.Е. 1963. Теплоустойчивость белковых комплексов роговицы травяной и озерной лягушек. В сб.: Probl. цитэкол. животных, М.-Л. :199-208.
- Махлин Е.Е. 1965. Исследование теплоустойчивости сукциндегидразы мышечных гомогенатов травяной лягушки при разных уровнях теп-

- лоустойчивости мышц. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных, М.-Л. :119-124.
- Махлин Е.Е. 1967. О соотношении теплоустойчивости мышц и мышечной альдолазы у травяной лягушки. Цитология, 9, 3 :292-298.
- Махлин Е.Е. и Сколь Е.Д. 1968. Влияние температуры содержания на теплоустойчивость мышечной ткани, мышечных моделей и альдолазы баренцево-морских моллюсков. Цитология, 10, 11 :1442-1451.
- Милейковский С.А. 1960. О связи между температурными границами нереста вида и его зоогеографической принадлежностью у морских беспозвоночных. Зоол. ж., 39, 5 :666-669.
- Милейковский С.А. 1966. Размножение морской звезды *Asterias rubens* L. в Белом, Баренцовом, Норвежском и других европейских морях. Океанология, 6, 4 :693-703.
- Морской атлас. 1953. М., 2.
- Насонов Д.Н. 1959. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.-Л.
- Насонов Д.Н. и Александров В.И. 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.-Л.
- Насис К.Н. 1961. Существуют ли в Белом море тихоокеанские литторинные реликты? Океанология, 1, 3 :498-503.
- Нашкова И.М. 1962. К анализу сезонных изменений клеток у травяных лягушек. Ж. общ. биол., 23, 4 :314-318.
- Нашкова И.М. 1963. Физиологический анализ сезонных изменений теплоустойчивости мышечной ткани травяных лягушек. В сб.: Проблемы цитэкол. животных, М.-Л. :62-68.
- Нашкова И.М. 1965. Соотношение теплоустойчивости мышц и уровня активности цитовидной железы травяных лягушек в разные сезоны года. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных, М.-Л. :82-89.
- Правдина К.И. 1965. Теплоустойчивость альдолазы у близких видов амфибий. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных, М.-Л. :193-199.

- Проссер Л. и Браун Ф. 1967. Сравнительная физиология животных. М.
- Румянцев П.П. 1960. Теплоустойчивость миокарда и его эксплантатов. Цитология, 2, 5 : 547-560.
- Свешников В.А. 1959. Типы размножения многодетинковых червей в связи с их географическим распространением. Зоол. ж., 33, 6 : 829-841.
- Свинкин В.Б. 1959. Теплоустойчивость сперматозоидов травяной и озерной лягушек. Цитология, 1, 5 : 580-586.
- Свинкин В.Б. 1961. Теплоустойчивость сперматозоидов некоторых перловиц. ДАН СССР, 139, 5 : 1227-1230.
- Свинкин В.Б. 1962. Теплоустойчивость яйцеклеток травяной лягушки на ранних стадиях дробления. ДАН СССР, 145, 4 : 913-916.
- Сеченов И.М. 1878. Элементы мысли. Избр. произвед., М., 1953 : 224-333.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В., Цветкова Н.Л., Грузов Е.Н. и Несис К.Н. 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет. В сб.: Биоценозы залива Посьет Японского моря, Л. : 5-61.
- Тейс Р.В., Найдин Д.П. и Задорожний И.К. 1964. О стандарте для определения палеотемператур по изотопному составу кислорода органогенного кальцита. Геохимия, 2 : 102-109.
- Трошин А.С. 1956. Проблема клеточной проницаемости. М.-Л.
- Ушаков Б.П. 1956а. Теплоустойчивость клеточных белков холоднокровных животных в связи с видовыми приспособлениями к температурным условиям существования. Ж. общ. биол., 17, 2 : 154-160.
- Ушаков Б.П. 1956б. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида. Зоол. ж., 35, 7 : 953-964.
- Ушаков Б.П. 1959а. Теплоустойчивость тканей как один из диагностических видовых признаков у пойкилотермных животных. Зоол. ж., 38, 9 : 1292-1302.

- Ушаков Б.П. 1959б. Физиология клетки и проблема вида в зоологии. Цитология, 2, 5 : 561-565.
- Ушаков Б.П. 1960. Теплоустойчивость различных тканей лягушек в связи с температурой их обитания. В сб.: Вопросы цитол. и протистол., М.-Л. : 84-99.
- Ушаков Б.П. 1963. Изменение теплоустойчивости клеток в онтогенезе и проблема консервативности клеток высших холоднокровных животных. В сб.: Проблемы цитологии животных, М.-Л. : 21-42.
- Ушаков Б.П. 1964. Анализ теплоустойчивости клеток и белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида. Доклад для докт. защиты, Л.
- Ушаков Б.П. 1965а. Современное состояние вопроса о механизме теплового повреждения и причинах изменения теплоустойчивости клеток. В сб.: Теплоустойчивость клеток животных, М.-Л. : 5-54.
- Ушаков Б.П. 1965б. Проблема сопряженного изменения белков в процессе видообразования. Цитология, 7, 4 : 467-480.
- Ушаков Б.П., Амосова И.С. Пашкова И.М. и Чернокожева И.С. 1968. Количественная оценка индивидуальной изменчивости теплоустойчивости клеток и сократительных белков. Цитология, 10, 1 : 64-75.
- Ушаков Б.П., Виноградова А.Н., Глушанкова М.А., Кусекина А.А. и Президия К.И. 1966. Зависимость между уровнями теплоустойчивости разных белков у одного и того же вида в ряду пойкилотермных животных. Цитология, 8, 3 : 358-364.
- Ушаков Б.П. и Гастева С.В. 1958. Температурный коэффициент термонагрузки соматической мускулатуры. ДАН СССР, 88, 6 : 1071-1074.
- Ушаков Б.П. и Кусакина А.А. 1960. О лабильности и консервативности адаптации клеток, обнаруживаемой на белковом уровне. Цитология, 2, 4 : 428-441.
- Ушаков Б.П. и Пашкова И.М. 1967. Внутрипопуляционная изменчивость теплоустойчивости мышц и глицеринизированных мышечных волокон различных популяций черноморской мидии. В сб.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онто- и филогенезе, Л. : 74-81.
- Ушаков В.Б. 1961. Сравнение теплоустойчивости белкового субстрата тонических и изотонических скелетных мышечных волокон. Цитология, 3, 4 : 418-425.

- Хатчино Л.У. 1952. Географическое распределение. В кн.: Морское обрастание и борьба с ним, М., 1957 : 130-147.
- Хлебович В.В. 1971. Концепция критической солености в зоологии. Автореф. докт. дисс., Л.
- Чернокожева И.С. 1967. Изучение теплоустойчивости мышц и мышечных моделей ювенильных лягушек в разные сезоны года. В сб.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онто- и филогенезе, Л. : 20-26.
- Чернокожева И.С. 1970. Изменчивость теплоустойчивости мышц и их сократительных белков в онтогенезе травяной лягушки. Автореф. канд. дисс., Л.
- Чернокожева И. и Шляхтер Н.А. 1963. Повышение теплоустойчивости мышц травяной лягушки в результате предварительного нагрева в связи с сезонными колебаниями их теплоустойчивости. В сб.: Пробл. цитозоол. животных, М.-Л. : 69-77.
- Штилер К. 1964. Экологические адаптации и реакции клеток, наблюдаемые на перекрывающей изолированной ткани хабр двусторчатых моллюсков. В кн.: Клетка и температура среды, М.-Л. : 129-135.
- Шляхтер Н.А. 1959. Влияние предварительного нагревания мышцы лягушки на устойчивость ее к повреждающему действию высокой температуры и различных химических агентов. Цитология, 1, 6: 692-698.
- Шляхтер Н.А. 1961. Теплоустойчивость мышц лягушки в разные сезоны года. Цитология, 9, 1 : 95-99.
- Шляхтер Т.А. 1959. Сравнительное изучение теплоустойчивости клеток мерцательного эпителия некоторых видов морских звезд. Цитология, 1, 4 : 869-873.
- Шмидт П.В. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. СПб.
- Шульгина Н.И. 1966. О принципах выделения биогеографических категорий на примере восточных и северо-западных морей северной Сибири. Геол. и геофиз., 2 : 15-24.

- Allee W.C. 1923. The effect of temperature in limiting the geographic range in invertebrates of the Woods Hole littoral. Ecology, 4 : 341-354.
- Appelhof A. 1912. Über die Beziehung zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen. Verh. VIII Internat. Zool. Kongr. Graz : 303-311.
- Audouin J. V. et Milne-Edwards H. 1832. Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France. I. Paris.
- Battle H. 1926. Effect of extreme temperatures on muscle and nerve tissue in marine fishes. Trans. Roy. soc. Canada, sect. 5 : 127-143.
- Blöcher I. 1935. Temperature and living matter. Berlin.
- Brockhuysen G.J. 1940. A preliminary investigation of the importance of desiccation, temperature and salinity as factors controlling the vertical distribution of certain intertidal marine gastropods in False Bay, South Africa. Trans. Roy. soc. S. Afr., 28 : 255-292.
- Brum B. 1968. Extreme population density of the starfish *Asterias rubens* L. on a bed of Islands scallop, *Chlamys islandica*. Astarte, 32 : 1-3.
- Clements F.E. and Shelford V.E. 1949. Bioecology. N.Y.
- Ekman S. 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
- Ekman S. 1953. Zoogeography of the sea. Lond.
- Emiliani C. 1956. Note on absolute chronology of human evolution. Science, 123, 3204 : 924-926.
- Eppstein S. and Lowenstam H.A. 1953. Temperature-shell-growth relations of recent and interglacial pleistocene shallow-water biota from Bermuda. J. geol., 61, 5 : 424-438.
- Evans R.G. 1948. The lethal temperature of some common British littoral molluscs. J. animal ecol., 17, 2 : 165-173.

- Vischer-Piette E. 1940. Sur quelques progres recents et sur les methodes et tendances actuelles, en bionomie intescotidale. Soc. de Biogeogr., 7 :393-434.
- Forbes E. 1846. On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles and the geological changes which have affected this area. Mem. Geol. surv. U.K., 1 :336-432.
- Friedrich V.L. 1967. Experimentelle Untersuchungen zum Problem zellulärer nichtgenetischer Resistenzänderungen bei der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. Kieler Meeresforsch., 23, 2 :105-126.
- Fry F. 1957. The lethal temperature as a tool in taxonomy. Ann. biol., ser. 3, 33, 1-6 :205-218.
- Gislén, Torsten. 1930. Epibioses of the Gullmar Fjord. 1-2. In: Kristin. Zool. Stat. 1877-1927, 2-4:1-380.
- Gowanlock J.N. and Hayes F.R. 1926. Contribution to the study of marine gastropods. 1. The physical factors, behaviour and intertidal life of Littorine. Contr. Canad. biol. fish., 3, 4 :133-165.
- Hedgpeth J.W. 1957. Marine biogeography. In: Treatise on marine ecol. and paleoecol., 1, Wash. :359-382.
- Henderson J.T. 1929. Lethal temperatures of lamellibranchiata. Contr. Canad. biol. fish., 4, 25-29 :397-411.
- Hofsten v. N. 1915. Die Echinodermen des Eisfjords. Kgl. Svenska Vet.- Ak. Handl., 54.
- Hutchins L.W. 1947. The basis for temperature zonation in geographical distribution. Ecol. monogr., 17, 3 :325-335.
- Kinne O. 1954. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Salzgehaltes auf die Hitzeresistenz von Brackwassertieren. Zool. Anz. 152 :16-16.

- Korringa P. 1957. Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis*. Ann. biol., 33, 1-2 :1-17.
- Lepeschkin W.W. 1935. Zur Kenntnis der Hitzetodes des Protoplasmas. Protoplasma, 23, 3 :349-366.
- Lewis J.R. 1964. The ecology of rocky shores. Lond.
- Lanning S. 1959. Arch. Zool., ser. 2, 12, 24:359-381.
- Moore H.B. 1962. Marine ecology. N.Y.-Lond.
- Moore J.A. 1939. Temperature tolerance and rates of development in eggs of Amphibia. Ecology, 20, 4 :459-478.
- Nishimura S. 1965. The zoogeographical aspects of the Japan sea. I. Publ. Seto mar. biol. lab., 13, 1 :35-79.
- Orton I.H. 1920. Sea temperature, breeding and distribution in marine animals. J. Mar. biol. ass. U.K., 12, 2 :339-366.
- Patzle H. 1933. Vergleichende Untersuchungen über die Wärmekontraktur und Wärmelähmung der quergestreiften Muskeln von Eidechsen und Fröschen. Pflüg. Arch., 231, 1 :90-101.
- Precht H., Christophersen L. and Hensel H. 1955. Temperatur und Leben. Heidelberg.
- Read K.R.H. 1963. Thermal inactivation of preparations of aspartic glutamic transaminase from species of bivalved molluscs from the sublittoral and intertidal zones. Comp. biochem. physiol., 9 :161-180.
- Read K.R.H. 1964. Comparative biochemistry of adaptations of poikilotherms to the thermal environment. Proc. Symp. on experimental marine ecology, Univ. of Rhode Island :39-47.
- Thomström S. 1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Mus. Arbok., 2 :1-57.

- Schlieper C. 1960. Genotypische und phaenotypische Temperatur und Salzgehalts Adaptationen bei marinen Bodenevertebraten der Nord- und Ostsee. *Kieler Meeresforsch.*, 16, 2 : 180-185.
- Schlieper C., Flügel H. and Theede H. 1967. Experimental investigations of the cellular resistance ranges of marine temperate and tropical bivalves. *Physiol. Zool.*, 40, 4 : 345-360
- Schlieper C., Flügel H. and Rudolf J. 1960. Temperature and salinity relationships in marine bottom invertebrates. *Experientia*, 16 : 470-477.
- Schlieper C. und Kowalsky R. 1956. Über den Einfluss des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforsch.*, 12, 1 : 37-45.
- Shelford V.E. 1911. *Physiological animal geography*. *J. morphol.*, 22 : 1-37.
- Shelford V.E. 1916. *Physiological differences between marine animals from different depths*. *Puget Sound mar. stat. publ.*, I : 157-174.
- Southward A.J. 1958. Note on the temperature tolerances of some intertidal animals in relation to environmental temperatures and geographical distribution. *J. Mar. biol. ass. U.K.*, 32, 1, : 49-77.
- Thörner W. 1919. Untersuchungen über Wärmeerregung und Wärmelähmung und den Erscheinungskomplex der "Gewöhnung" bei der letzteren. *Zs. allgem. Physiol.*, 18, 2 : 226-276.
- Thorson G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. rev. Cambridge philos. soc.*, 25, I: 1-45.
- Timet D. 1963. Studies on heat resistance in marine fishes. I. Upper lethal limits in different species of the Adriatic littoral. *Thalassia Jugoslavica*, 2, 3 : 5-21.
- Vernberg F.J. and Vernberg W.B. 1967. Thermal lethal limits of

- southern hemisphere Uca crabs. *IX. Oikos*, 18, 1 : 118-123.
- Vernon M.A. 1899. Heat rigor in vertebrate muscle. *Biochem. J.*, 2, 7-8 : 363-376.
- Verrill A.E. 1874. Result of recent dredging expeditions on the coast of New England. *Amer. j. sci. arts*, 7, 3 : 405-414.
- Volpe E.P. 1953. Embryonic temperature adaptations and relationships in toads. *Physiol. zool.*, 26, 4 : 344-355.