АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

# БИОЛОГИЯ МОРЯ

*Вып. 15*

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

БИБЛИОТЕКА
21701

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1968

# О ТЕМПЕРАТУРНОЙ ЗАВИСИМОСТИ ОБМЕНА У ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ

И. В. ИВЛЕВА и М. И. ПОПЕНКИНА

*Институт биологии южных морей АН УССР*

В настоящей статье изложены результаты экспериментальной работы, являющейся частью наших исследований в области температурной адаптации водных животных. Поскольку известно, что любые приспособительные изменения связаны с энергетическими затратами, в качестве критерия, характеризующего адаптационные возможности организма и степень устойчивости его функционального состояния, использована скорость потребления кислорода.

Основной материал получен на *Nereis diversicolor* O. F. Müller — форме, существующей в природной обстановке при значительных колебаниях температуры внешней среды. Дополнительные наблюдения проведены на *Modiola adriatica* Lam. и *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas), которые в условиях Черного моря живут при относительно стабильном температурном режиме.

## МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведено три серии наблюдений. В первой сопоставлена степень изменения дыхания животных в процессе акклимации к разным температурам с целью установить: а) характер реакции при острых измерениях и при длительном воздействии новых температур, когда животные в той или иной мере оказывались приспособленными к измененному режиму; б) срок завершения процесса акклимации. Во второй серии большие группы нереид в течение трех недель акклимировали к температурам от 3° до 25° С. Затем у каждой акклимированной группы в острых опытах устанавливали температурную зависимость обмена в пределах 5—25° С. В этом случае получены характеристики уровней энергетического обмена нереид в зависимости от предшествующих условий содержания. Наконец, в третьей серии — при разных тем-

пературах определялась зависимость обмена животных от массы их тела. Эти определения выполнены на группах нереид разных размеров, длительно акклимированных (25 суток) к температурам 2,5; 10,7; 16,3; 25,0° С.

Акклимацию проводили в камерах политермостата при колебаниях температуры не превышающих 0,5—1,0°. Животных помещали в кристаллизаторы, заполненные небольшим количеством морской воды, на тонком слое грунта, соответствующего природным местам обитания видов. Вода сменялась ежедневно или два-три раза в сутки в камерах с высокой температурой. В период акклимации нереид кормили ульвой и рубленым мясом мидий. Ланцетники и модиолы существовали без подкорма.

Измерение скорости потребления кислорода проводили манометрически в аппарате Варбурга и с помощью замкнутых респирометров с определением растворенного в воде кислорода по Винклеру. В опытные сосуды всегда помещали по одному животному. Температура при измерении дыхания поддерживалась с точностью до 0,1°.

## МАТЕРИАЛ

*N. diversicolor* собирали в мелководных заливах вблизи Севастополя. Исследованы особи летней и зимней популяций. Точные определения исходных условий не проводились. Можно лишь констатировать, что летние черви существовали при температуре близкой к 20° С (при суточных колебаниях от 18 до 30° С); вторая группа нереид в течение января—февраля приспособилась к зимнему режиму, когда средняя температура грунта в местах обитания снизилась до 5—6° С и пределы суточных колебаний составляли 2,5—8° С.

Модиол и ланцетников отлавливали осенью на глубине 20 *м* при температуре воды 14—15° С.

В экспериментах использованы взрослые животные: нереиды со средним живым весом 245 *мг* (220—285), ланцетники — 80 *мг* (73—98), модиолы — 2,8 *г* (2,3—3,5).

Несмотря на то что в естественной обстановке исследованные нами животные выдерживали температуры от 3—5° до 25—27° С, длительное существование при крайних условиях они переносили по-разному. *N. diversicolor* — наиболее стойкая форма. Даже в случае промерзания грунта в холодные зимы у берегов Дании эти черви выживали на 30%, в то время как другие виды полихет и некоторые моллюски полностью погибали (Blegvad, 1929). При температуре 2—3° С нереиды продолжали питаться, а при 5° С у них происходило нормальное созревание половых продуктов: *N. diversicolor* также легко переносили высокую температуру (30—32° С), в том случае, когда ее действие было кратковременным (например, прогрев грунта в жаркие часы суток).

Экспериментальное изучение отношения к различным температурам у ланцетников показало (Courtney a. Webb, 1964), что эти животные сохраняют активность при температурах от 3 до 27° С. При температурах ниже 3° С у ланцетников прекращаются мышечные движения и не функционирует глоточный аппарат, что приводит к нарушению процесса дыхания. В холодные зимы наблюдается массовая гибель этих животных, причем смертность молодых, только что закончивших метаморфоз, особей достигает 100%, тогда как около 30% более крупных сохраняются живыми. Указанные авторы считают, что оптимальными условиями для ланцетников являются 10—20° С. При 25—27° С в наших опытах ланцетники жили в течении 10—25 дней, но потом постепенно погибали, возможно, вследствие голодания. При 5° С они существовали неограниченно долго.

По сравнению с ланцетниками и, особенно, нереидами модиолы встречаются в естественных условиях при относительно постоянном режиме температур. Их малочисленные популяции спорадически рассеяны в Атлантическом океане, Средиземном и Черном морях на глубинах 20—36 *м* (Кьнева-Абаджиева, 1960). В условиях Черного моря в зимнее время на данной глубине температура не бывает ниже 13—10°, а летом не поднимается выше 18—20° С. В лаборатории при 5° С модиолы живут долго, но остаются совершенно неподвижными. При 25° С они быстро погибают.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

1. На рис. 1—4 представлены данные, полученные при измерении скорости потребления кислорода у опытных животных в процессе их акклимации, продолжавшейся от нескольких часов до 23—25 суток. Каждая точка на кривых представляет среднюю величину, полученную из пяти параллельных измерений.

По расположению кривых видно, что у модиол (рис. 1) при всех температурах уровень обмена устанавливался в первые же часы после помещения животных в новые условия. Длительное воздействие температур не вызывало изменений в скорости процесса, за исключением температуры 25° С, при которой животные чувствовали себя плохо и в массе гибли. У особей, оставшихся в живых к концу срока наблюдения, скорость обмена заметно снижалась. У ланцетников (рис. 2) устойчивое состояние обмена обнаружено в случае содержания животных при температурах 15—25 и, отчасти, 10° С. При 5° С потребление кислорода было очень высоким в первые часы воздействия; затем интенсивность дыхания резко снижалась, но в течение последующего времени она снова повышалась и на 23—25-е сутки устанавливалась на более или менее постоянном уровне. У *N. diversicolor* новые условия вызывали значительные сдвиги в уровне дыхания,

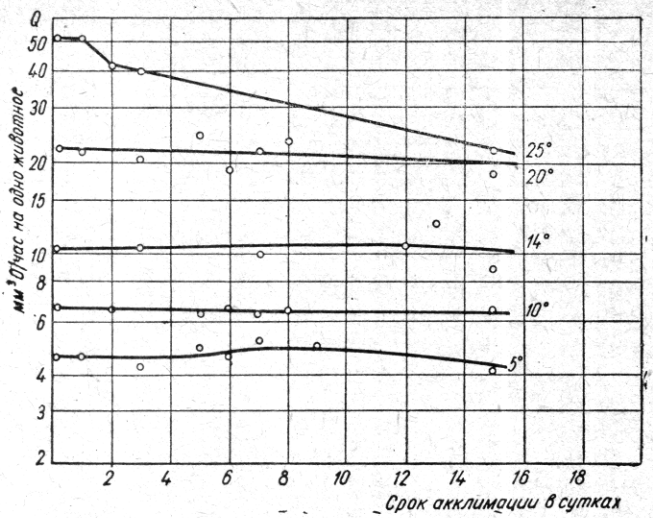



Рис. 1. Скорость потребления кислорода *M. adriatica* в процессе акклимации к разным температурам. Цифры у кривых — акклимационная температура.

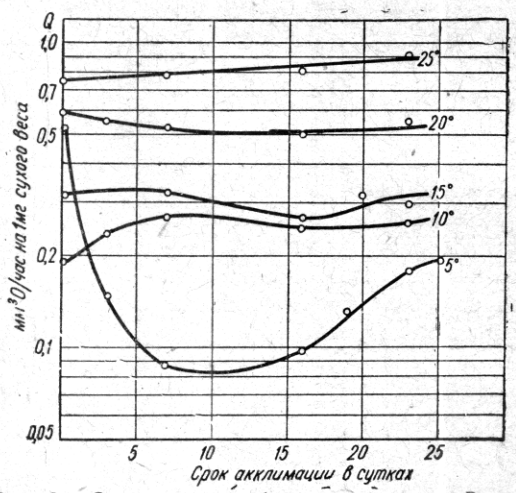



Рис. 2. Скорость потребления кислорода *B. lanceolatum* в процессе акклимации к разным температурам.

которые были тем большими, чем резче отличались экспериментальные температуры от исходных. По мере увеличения срока существования в новых условиях обмен стабилизировался. У летних нереид (рис. 3) устойчивый уровень дыхания наступал на

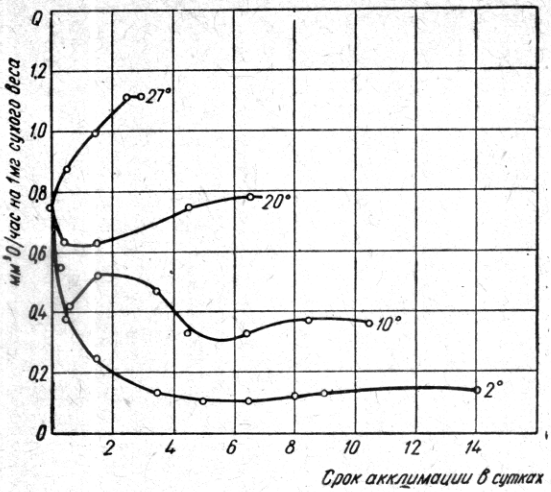



Рис. 3. Скорость потребления кислорода летними *N. diversicolor* в процессе акклимации к разным температурам.

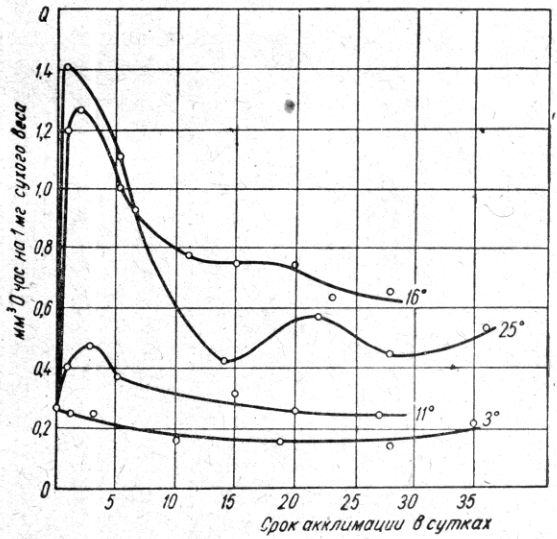



Рис. 4. Скорость потребления кислорода зимними *N. diversicolor* в процессе акклимации к разным температурам.

3—5-е сутки акклимации, у зимних (рис. 4) — на 15—20-е. На рис. 5 сопоставлены сроки завершения акклимации к различным температурам у ланцетников и червей обеих популяций.

2. Данные, характеризующие температурную зависимость у исследованных животных, приведены на рис. 6—9. Поскольку у модиол обмен сохранялся приблизительно на одном уровне в течение всего периода наблюдений, кривая отражает зависимость, полученную на основании средних величин из всех проведенных измерений (рис. 6). Исключение представляет точка для 25° С, которая выведена как средняя величина для первых дней акклимации. Температурные коэффициенты $Q_{10}$ рассчитанные для отдельных интервалов температур, показывают, что у модил при высоких температурах реакция менялась более значительно, чем при низких. Кривые, построенные для ланцетников и нереид, демонстрируют связь обмена с температурой в начальный период акклимации и в момент ее завершения. Ввиду того, что у ланцетников (рис. 7) величины потребления кислорода при 15—25° С изменялись мало, для

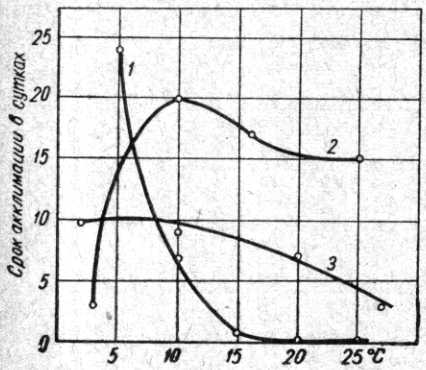



Рис. 5. Срок завершения акклимации у *B. lanceolatum* (*1*), зимних (*2*) и летних (*3*) *N. diversicolor* при разных температурах.

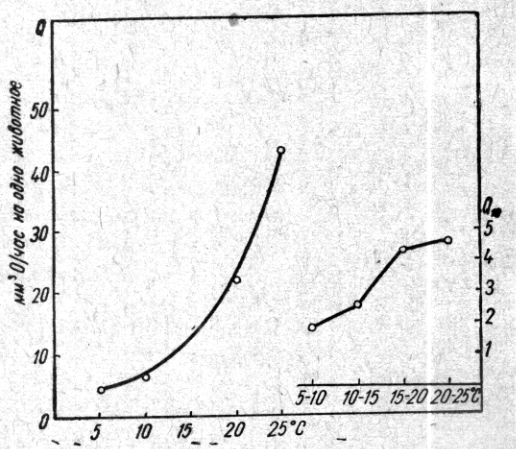



Рис. 6. Зависимость обмена от температуры у *M. adriatica*. Здесь и на рис. 7, 8, 9 на оси ординат: слева — потребление кислорода, справа — величины $Q_{10}$; на оси абсцисс — температура и температурные интервалы.

них, как и для модиол, использованы средние значения из всех наблюдений. Расположение точек свидетельствует о существен-

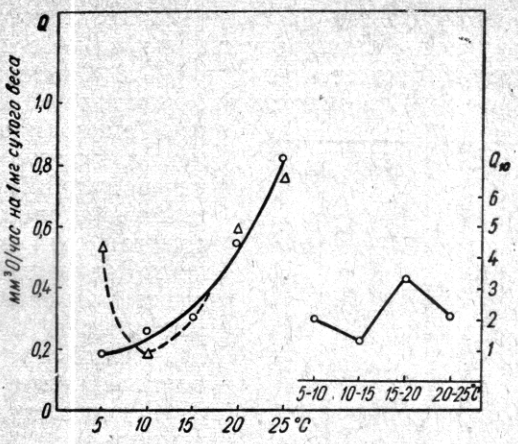



Рис. 7. Зависимость обмена от температуры у *B. lanceolatum*. Пунктирной линией обозначены результаты острых измерений.

ных различиях лишь в области низких температур. По значениям $Q_{10}$ можно заметить, что в интервале 10—15° С скорость обмена изменялась очень незначительно (величина $Q_{10}$ несколько больше единицы). Повышение температуры от 15 до 20° С максимально ускоряло процесс, который при дальнейшем росте температуры снова замедлялся. Коэффициенты $Q_{10}$ оказались почти одинаковыми для интервалов 5—10° С и 20—25° С.

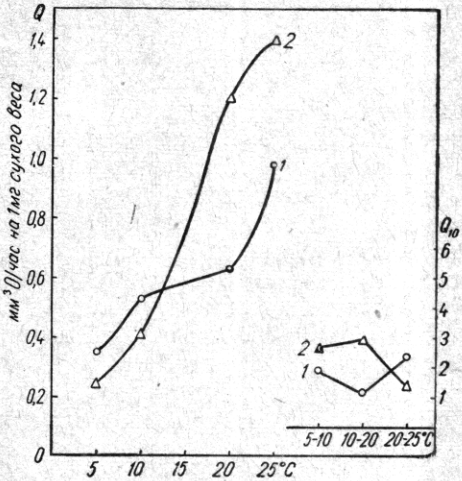



Рис. 8. Зависимость обмена от температуры у летних (*1*) и зимних (*2*) *N. diversicolor* в острых измерениях.

Сопоставляя температурную зависимость обмена у *N. diversicolor* следует отметить существенные различия в уровнях дыхания у зимних и летних червей в первые дни акклимации, когда процесс еще не был устойчивым. Как видно из рис. 8, в этот период у летних животных при средних температурах (10—20° С) скорость потребления кислорода держалась приблизительно на одном уровне, а повышение температуры с 5 до 10° и с 20 до 25° С, изменяло интенсивность обмена почти одинаково ($Q_{10}$ в первом

случае равно 2, во втором — 2,3). У зимних же нереид уровень дыхания повышался с температурой, но в интервале 10—20° процесс усиливался скорее, чем при 5—10° С. Повышение температуры с 20 до 25° С незначительно ускоряло обмен.

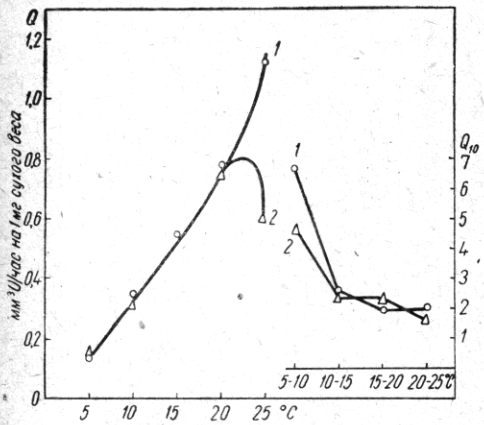



Рис. 9. Зависимость обмена от температуры у летних (*1*) и зимних (*2*) *N. diversicolor* при законченной акклимации к каждой температуре.

Температурная зависимость дыхания у червей обеих популяций после длительной акклимации к каждой температуре оказалась почти одинаковой (рис. 9): точки разместились по одной линии для всех исследованных случаев, за исключением температуры 25° С для зимних животных. Длительное содержание зимних нереид при данной температуре приводило к их значительной гибели. У оставшихся в живых особей уровень обмена резко падал и на 8—10-е сутки оказывался ниже, чем у животных при 20° С (см. рис. 4). Поэтому для сравнения температурной зависимости обмена использована точка, полученная после первых трех дней акклимации к температуре 25° С. Характер изменения коэффициентов $Q_{10}$ и их абсолютные величины свидетельствуют о завершении процесса акклимации у той и другой группы червей. Лишь в интервале 5—10° С можно видеть, что компенсация не была полной у летних животных, так как значения температурного коэффициента оказались в два раза выше, чем у зимних особей.

Разница в температурной зависимости обмена зимних и летних нереид в острых опытах помимо различий в температурных режимах существования могла быть обусловлена неравным физиологическим состоянием этих червей, связанным с наступлением периода созревания половых продуктов. Хотя у данного вида размножение чрезвычайно растянуто, в общем можно выделить два основных периода: весна (март—май) и осень (август—октябрь). Зимние и летние животные были готовы к размножению, но из-за разных температурных режимов в местах обитания темпы их созревания были различны, и это в какой-то мере могло отразиться на получаемых результатах. Чтобы иметь сравнимые данные, последующие наблюдения мы провели на однородном по своему физиологическому состоянию материале—зимних червях, акклимированных в течение длительного вре-

мени к различным температурам. После 25 дней акклимации у каждой группы нереид проверяли температурную зависимость обмена в интервале 5—25° С при острых определениях. При температуре измерения дыхания животных предварительно выдерживали 2 *час*. Полученные данные представлены на рис. 10. Хорошо заметно, что уровень кривых метаболизм — температура

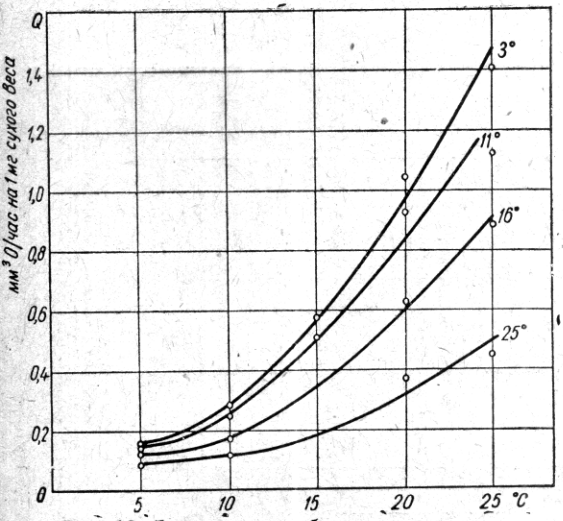



Рис. 10. Зависимость обмена от температуры (острые измерения) у зимних *N. diversicolor*, длительно акклимированных к разным температурам. Цифры у линий— температура акклимации.

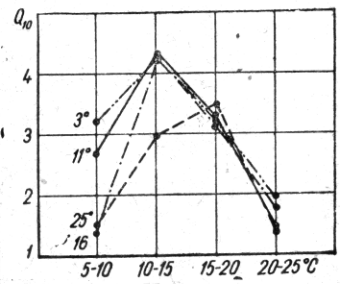
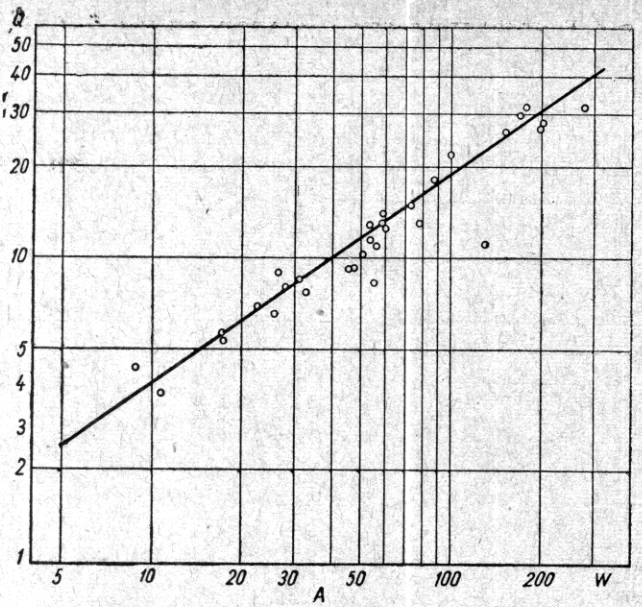



Рис. 11. Изменение величины температурного коэффициента у зимних *N. diversicolor*, длительно акклимированных к разным температурам. Цифры у линий—температура акклимации.

закономерно снижалась по мере повышения температуры акклимации. Коэффициенты $Q_{10}$, рассчитанные для пятиградусных интервалов для каждой группы (рис. 11), свидетельствуют о том, что у животных, акклимированных к 3 и 11° С, величины коэффициентов близки для всех температур, за исключением 5—10° С, при которых реакция изменялась больше у червей, акклимированных к 3° С. У животных, акклимированных к 16 и 25° С, величины $Q_{10}$ были примерно равными в интервалах 5—10, 15—20 и 20—25° С. При 10—15° С скорость потребления кислорода изменялась меньше у червей, акклимированных к 25° С, а у акклимированных к 16° С она была такой же, как и у двух предыдущих групп.

3. Содержание нереид при температуре 25° С показало, что крупные и мелкие особи по-разному относятся к постоянному действию этой температуры. Черви весом более 280 *мг* погибали уже через несколько дней, тогда как мелкие экземпляры (менее



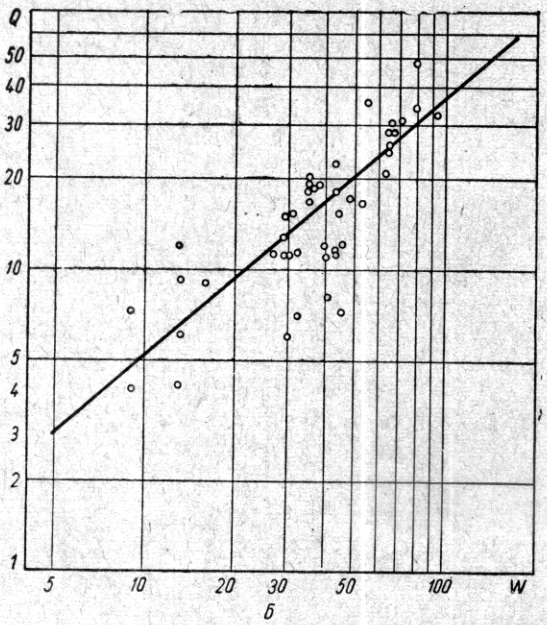
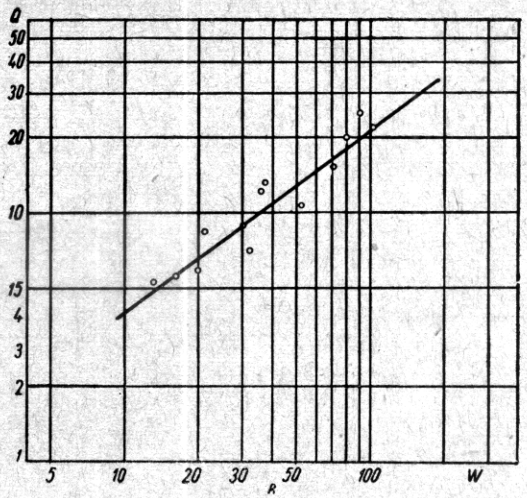
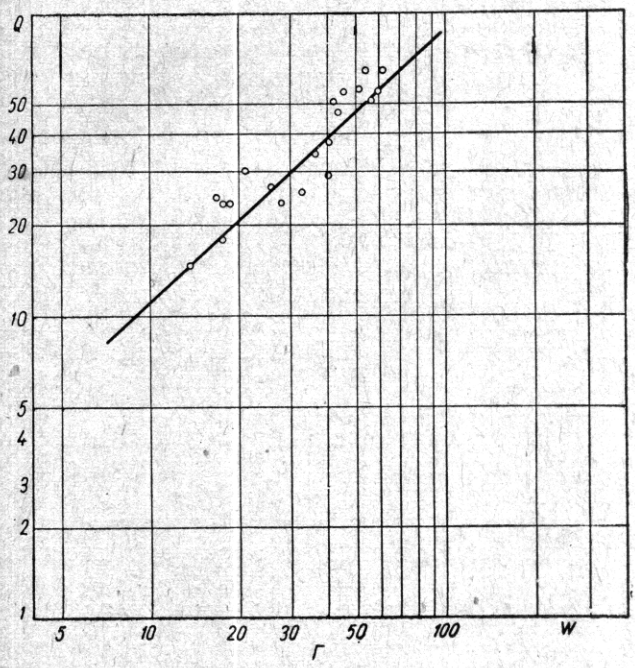




Рис. 12. Зависимость обмена
ное) от веса тела *N. diversico*
11° (*Б*), 16° (*В*)




(*Q*, *мм*³ $O_2$/*час* на одно живот-
*lor*, акклимированных к 3° (*А*),
и 26° С (*Г*).

150 *мг*) жили длительное время даже в том случае, когда наблюдения проводились над зимними животными. Это обстоятельство побудило нас проверить зависимость обмена от веса тела нереид, выращенных при разных температурах.

Известно, что скорость потребления кислорода ($Q$) является функцией массы тела ($W$): $Q=AW^k$. На двойном логарифмическом графике эта зависимость выражается прямой линией, положение которой определяют коэффициенты $A$ и $K$.

Скорость потребления кислорода у *N. diversicolor* разного размера, акклимированных к температурам 2,5; 10,7; 16,3; 25,0° С в течение трех недель, представлена на рис. 12. Очевидно, что температура оказывала различное действие на процессы поглощения кислорода у мелких и крупных нереид. Уровень и наклон кривых не оставался постоянным. Коэффициенты $A$ и $k$, рассчитанные методом наименьших квадратов, имели следующие значения:

| | 5° | 10° | 16,5° | 25° |
|---|---|---|---|---|
| $A$ | 0,803 | 0,851 | 0,798 | 1,356 |
| $k$ | 0,69 | 0,79 | 0,72 | 0,91 |

По мере повышения температуры скорость поглощения кислорода увеличивалась, но это увеличение не было одинаковым у червей разных размеров. Существование в условиях высокой температуры больше сказывалось на метаболизме крупных животных.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В последние годы получено много данных о зависимости скоростей физиологических процессов от температуры. Анализ этих материалов, проведенный Ж. Белерадеком (Belehradek, 1930, 1935). К. Рао и Т. Баллоком (Rao a. Bullock, 1954), Баллоком (Bullock, 1955), Х. Прехтом (Precht, 1955), К. Проссером (Prosser, 1955, 1962), Г. Г. Винбергом (1956), Х. Волвекампом и Т. Ватерманом (Wolvekamp a. Waterman, 1960), О. Кинне (Kinne, 1963) и др., позволил сделать ряд существенных заключений, до настоящего времени широко обсуждаемых в литературе с привлечением все новых и новых фактов.

Установлено, что скорость физиологических процессов у пойкилотермных животных определяется температурой внешней среды. Однако интенсивности дыхания, сердцебиения, фильтрации и других физиологических процессов, измеренные при одинаковой температуре у организмов, постоянно живущих в теплых и холодных условиях, не оказались тождественными. Как правило, при каждой данной температуре у животных, приспособившихся к низкой температуре, наблюдалась более высокая ско-

рость функционирования по сравнению с животными из теплых вод. На основании проведенных опытов сделано заключение, что увеличение скорости процессов в условиях низких температур и снижение их при высоких температурах — физиологическое приспособление, компенсирующее неблагоприятные воздействия условий внешней среды. Особенно четко данная закономерность обнаруживалась при сравнении скоростей физиологических реакций у популяций отдельных видов беспозвоночных и рыб, обитающих в разных широтах (Scholander и др., 1953; Rao, 1953; Demeusy, 1957, Armitage, 1962; Pickens, 1965, и др.).

Способность адаптироваться наблюдалась и у животных при относительно коротких сроках акклимации, обусловленных изменениями температуры под влиянием погоды, сезона, уровней прилива и отлива в естественной обстановке или в эксперименте. Так, например, адаптационные изменения под влиянием внешней температуры отмечены у морских (Bruce, 1926; Spärck, 1936; Seagal, 1956; Pickens, 1965) и пресноводных моллюсков (Berg, 1952; Berg a. Ockelmann, 1959), крабов (Edwards a. Irving, 1943a; Vernberg, 1959; Teal, 1959; Webb a. Brown, 1961), у морских копепод (Marshall a. Orr, 1958; Conover, 1959; Halcrow, 1963), артемий (Eliassen, 1952; Conover, 1960), морских ежей (Farmanfarmaian a. Giese, 1963), рыб (Wells, 1935; Щербаков, 1937; Sumner a. Doudoroff, 1938; Doudoroff, 1942; Строганов, 1956; Precht, 1961).

Хотя данных, подтверждающих высказанное положение, много, имеются также факты, свидетельствующие о других тенденциях. Известны случаи депрессии обмена с приближением зимы и повышения его с наступлением весны, что, например, было показано на *Ancylus fluviatilis* (Berg и др., 1959) и *Porcellio scaber* (Wieser, 1962). При изучении крабов засоленных болот обнаружено (Teal, 1959), что у одних видов (*Uca pugnax* и *U. pugilator*) компенсация выражена четко, у других — она проявляется частично (*Sesarma cinereum*) или отсутствует полностью (*Uca minax*). У *Calanus finmarchicus,* отловленных весной и содержащихся в лаборатории при 4,10 и 20° С, не отмечалось существенных различий в температурной зависимости обмена (Pickens, 1965). Очень слабые смещения уровня дыхания в разных температурных интервалах найдены у зимних гаммарид (*Gammarus limnacus*) по сравнению с летними (Krogh, 1954).

Высказывалось предположение (Schlieper, 1950; Bullock, 1955), что эвритермные животные проявляют большую способность к компенсации по сравнению со стенотермными. Тем не менее и у последних тенденция к регуляции скоростей обмена проявлялась весьма четко, что продемонстрировано было К. Армитейдж (Armitage, 1962) на типичной стенотермной антарктической амфиподе *Orchomenopsis rossi,* круглый год существующей при температуре, близкой к —1,8° С.

Если суммировать все накопленное в литературе в течение последнего времени, можно прийти к заключению, что животные неодинаково реагируют на изменения температуры внешней среды, но в общем все они в той или иной мере обладают способностью регулировать скорость физиологических процессов. В настоящее время еще трудно сравнивать в этом отношении физиологические свойства отдельных видов, так как сообщаемые в литературе результаты не основываются на единых приемах исследований. В большинстве случаев реакция животных на изменения температуры внешней среды изучалась на разных этапах начального периода акклимации, когда процесс восстановления нарушенного функционирования еще не пришел в норму. Эти опыты считаются острыми, хотя срок выдерживания животных при измеряемых температурах колеблется от нескольких десятков минут до 1—2 суток.

Из изложенного выше видно, что для анализа температурной зависимости физиологических процессов у животных недостаточно измерять их скорость в острых опытах. Важно определять и другие параметры, характеризующие степень изменения процесса в различных температурных интервалах, срок завершения адаптации к новым условиям, чувствительность к изменениям температуры различных размерных групп.

**Общий характер изменения обмена под влиянием температуры и срок завершения процесса акклимации.** Изменение температуры внешней среды по-разному влияет на метаболизм животных. В одних случаях они оказываются очень чувствительными и при новых температурных условиях значительно повышают или понижают скорость обмена. Наблюдаемые отклонения реакции тем более значительны, чем сильнее изменяется температура. Так, например, у нереид (см. рис. 3 и 4) происходящие под влиянием температуры изменения обмена в каждом случае демонстрировали типичный адаптационный процесс: воздействие новых условий в первые часы и дни вызывало значительные изменения скорости дыхания, которые становились меньшими с увеличением срока акклимации. Другой тип реакции наблюдался у модиол (см. рис. 1). Температура оказывала обычное действие, подавляя или ускоряя обмен, но уровень его в каждом случае устанавливался сразу, в первые же часы, почти не изменяясь впоследствии. Ланцетники занимали промежуточное положение (см. рис. 2). В одних температурных интервалах (15—25° С) скорость обмена устанавливалась с первых часов наблюдения и в течение следующих дней не претерпевала существенных изменений. В других (5—10° С) — процесс акклимации был выражен довольно четко. Характерно, что воздействие низких температур (5° С) в первый период приводило к резкому увеличению скорости обмена, что могло быть связано с повышением двигательной активности животных в ответ на неблагоприятные условия.

Затем некоторое время дыхание оказывалось сильно подавленным и только спустя много времени устанавливалось на более или менее постоянном уровне.

Таким образом, акклимация к новой температуре завершается у отдельных видов в разные сроки (см. рис. 5). Поскольку у модиол с первого часа и на протяжении 15 дней при любой опытной температуре обмен удерживался без значительных изменений, можно было бы считать, что в каждом случае акклимация заканчивалась очень быстро. Однако характер изменения величин $Q_{10}$ (см. рис. 6), а также результаты наблюдений за *Mytilus edulis* (Pickens, 1965) заставляют думать, что у моллюсков процесс приспособления может быть очень растянут. Так, по скорости сердцебиения *M. edulis,* содержавшихся при разных температурах, установлено (Pickens, 1965), что реакция оставалась постоянной в течение первых двух недель наблюдения, и это хорошо согласуется с нашими данными. Когда же исследования проводились в естественной обстановке и животных из северных районов (Аляска) пересаживали в теплые воды у берегов Калифорнии и наоборот, оказалось, что к четвертой и даже к шестой неделе акклимация еще не была закончена.

Ланцетники быстро приспосабливались к высоким температурам (первые два часа), медленнее — к температуре 10° С (5 суток) и продолжительное время — к 5° С (23—25 суток) (см. рис. 5). Вместе с тем, как и в случае *Modiola adriatica,* по изменению величин $Q_{10}$ в отдельных интервалах температур можно предполагать, что акклимация ланцетников не была законченной.

На *N. diversicolor* обнаружено, что срок акклимации может быть разным в зависимости от предшествующих условий содержания. У летних нереид, существующих в основном при температуре 18—20° С, акклимация к низкой температуре завершалась в течение 8—9, к высокой — 3—5 суток, тогда как у особей зимней популяции она затягивалась до 20 суток при 10° С и до 15—17— при 16 и 25° С (см. рис. 5).

Изучение влияния температуры на физиологические процессы у многих других видов беспозвоночных и рыб, как и в наших опытах, показало неодинаковую скорость реакции животных на изменения условий. У морских копепод (Marshall, Nicolls, Orr, 1935) срок акклимации очень сжат во времени. Для *Calanus finmarchicus* самое большое отклонение в скорости обмена происходило в первые 24 *час,* затем показания выравнивались. При акклимации рачков этого же вида (весенней популяции) к разным температурам показано (Halcrow, 1963), что при 4 и 10° С акклимация завершается через 6—7 суток, при 20° С — через 4—5. Следует отметить, что указанные автором сроки оказываются иными, если судить о них по данным рис. 1, приводимого в цитируемой работе. Ход кривых свидетельствует о том, что более или менее устойчивого уровня обмен у *C. finmarchicus* достигал через

9 суток при температуре 20° С, на 9—10-й день — при 10 и на 13-й — при 4° С. Для *Artemia salina* достаточно было одного часа, а для *Neomysis* — нескольких часов, чтобы привыкнуть к новым условиям (Grainger, 1958). Время адаптации гаммарид составляет 24 *час* (Krogh, 1954). По изменению скорости сердцебиения у *Actaea limatula* установлено, что их акклимация к низким температурам осуществляется за 29 суток, при высоких — за 4 суток (Segal, 1956). Тил (1959), вслед за Робертсом (Roberts, 1957), считал необходимыми для акклимации крабов две недели. У морских ежей *Strongylocentrotus purpuratus* (Farmanfarmaian a. Giese, 1963) акклимация заканчивалась (по показаниям активности животных) через 15—35 суток. Исследования, проведенные на рыбах, показали, что приспособления в измененных условиях заканчивались через некоторый срок, различный для высоких (1—3 дня) и низких температур (20 суток и более). Поэтому, изучая температурную зависимость обмена, рыб выдерживают в условиях эксперимента не менее двух недель (Fry and Hart, 1948; Graham, 1949; Spoor, 1946; Job, 1955; Brett, 1964; Beamish, 1964).

В адаптационном процессе выделяют две фазы (Grainger, 1958): превышение реакции («overshoot effect»), длительностью около часа, и достижение стойкового уровня, наступающее в последующий период.

Фаза превышения реакции характерна для действия высоких температур, и только у ланцетника подобное явление отмечено нами при низкой температуре. В большинстве случаев в холодных условиях скорость реакции сначала оказывается намного ниже, чем в последующее время.

Поскольку превышение обмена при резком увеличении температуры могло являться следствием увеличения двигательной активности животных, были проведены опыты с животными, анестезированными эфиром (Grainger, 1958). Показано, что у *Artemia salina,* находящихся под наркозом, «overshoot effect» также обнаруживался, хотя и не в такой степени, как у животных в нормальном состоянии.

Следует полагать, что резкое увеличение или уменьшение скорости процессов, происходящее вследствие внезапного изменения температуры внешней среды, вызывается нарушением механизмов, регулирующих и координирующих протекание физиологических процессов. Эти нарушения оказываются тем более существенными, чем больше исходная температура отличается от опытной. В определенных границах температур, являющихся для каждого данного вида зоной возможного физиологического регулирования, организм быстро справляется с этими нарушениями. Поскольку при низких температурах все жизненные процессы протекают наименее интенсивно, период восстановления нарушенного функционирования при них оказывается более про-

должительным, чем при высоких температурах. Существенным с этой точки зрения является и то обстоятельство, что в области температур, близких к температуре обитания видов, скорость физиологических процессов на первых порах удерживается на уровне, почти не отличающемся от исходного. Так, явление очень слабого изменения обмена в отдельных температурных интервалах было отмечено у пресноводных моллюсков (Граевский, 1946), крабов *Uca* (Vernberg, 1959), многих рыб (Wells, 1935; Mayer, 1935; Fry, 1947; Schmeing-Engberding, 1953; Строганов, 1956). Считалось, что эти интервалы («температурная зона адаптации» по Строганову, «индифферентная зона» по Граевскому, «константный интервал» по Шмеинг-Энгбердингу, «плато» по Халкрову) соответствуют оптимальным условиям, при которых функции животных оказываются независимыми от температуры.

В наших исследованиях мы также обнаружили подобное явление у летних нереид в области температур 10—20° С (см. рис. 8) и частично у ланцетников (см. рис. 7). Однако если для *N. diversicolor* и возможно говорить о температурной зоне адаптации и температурной независимости в пределах этой зоны, то лишь в течение периода, соответствующего первым стадиям процесса акклимации. При законченном приспособлении во всех интервалах биокинетической зоны четко обнаруживается температурная зависимость метаболизма. Следует заметить, что и в других случаях, где измерение метаболизма или скорости сердцебиения осуществлялось на животных после длительного срока акклимации к каждой температуре в природных или экспериментальных условиях, подобного явления уплощения кривых не наблюдалось (Щербаков, 1937; Graham, 1948; Винберг и Хартова, 1953; Leverack, 1963; Pickens, 1965 и др.). Наблюдаемые слабые изменения скоростей физиологических процессов в интервале температур, близких к температуре существования животных,— явление, вероятно, обычное для организмов, границы биокинетической зоны которых широки и которые обладают способностью к активной регуляции жизненных процессов в пределах этих границ.

Возникает вопрос, правильно ли говорить о компенсации температурных воздействий? Можно ли показатели, полученные в острых опытах при явном нарушении функций организма, принимать за эталон, и сравнивать с ним установившиеся, хорошо скоординированные скорости физиологических процессов животных, длительно существующих в данных условиях? Как с точки зрения компенсации следует расценивать уплощение кривых скорость реакции — температура в острых опытах и их выпрямление при акклимации?

На моллюсках *Astarte montaqui* (Spärck, 1936) показано, что животные, живущие в гренландских водах при температуре воды 2° С, имеют примерно такой же обмен, как особи из датских вод при 10° С. Подобных фактов в литературе мало. Вместе с

тем только они могут свидетельствовать о компенсации температурных воздействий у животных, обитающих при низкой температуре.

**О температурной зависимости обмена.** Обобщение большого литературного материала по зависимости скорости потребления кислорода от температуры у рыб показало, что зависимость обмена от температуры вполне удовлетворительно описывается «нормальной кривой» Крога (Ege and Krogh, 1915—1916), а величины $Q_{10}$, рассчитанные Крогом для пятиградусных интервалов температур, могут быть применены для приведения скоростей поглощения кислорода к одной температуре (Винберг, 1956).

Опубликованные в последнее время работы по температурной зависимости обмена у водных беспозвоночных животных содержат много критических замечаний, касающихся общего значения кроговских показателей. Не рассматривая в данной статье аналитических функций, описывающих связь обмена и температуры, мы считаем важным отметить следующее. Как указано выше, анализируя влияние температуры на обмен у животных, лишь некоторые исследователи основывались на данных, характеризующих установившиеся уровни обмена при каждой данной температуре. Подавляющее большинство авторов использовало материалы, полученные в острых опытах, которые во многих случаях отражают лишь степень нарушения общего состояния животного, вызванного изменением условий существования. Неодинаковая реакция отдельных видов на изменения температуры внешней среды и различная продолжительность процесса акклимации определяют и разное начальное изменение скорости потребления кислорода в сравниваемых температурных интервалах, в связи с чем судить о температурной зависимости обмена можно лишь по установившейся реакции. Измерения обмена, сделанные в первые часы наблюдения, лишь иногда передают истинную картину этой зависимости. У многих водных животных показатели интенсивности дыхания в начале приспособления чрезвычайно лабильны и никаких закономерных изменений $Q_{10}$ с ростом температуры обнаружить не удается. Величины температурных коэффициентов могут оказаться самыми высокими в интервале верхних температур (например, у модиол — рис. 6, летних нереид — рис. 8) и самыми низкими при температурах нижнего предела (см. рис. 6 и 11). В ряде случаев, как указывалось, обнаруживаются интервалы температур, в области которых скорость поглощения кислорода остается постоянной или изменяется незначительно. Как правило, этот интервал невелик и лежит для нереид в пределах температур, близких к предшествующим условиям содержания. И только при законченной акклимации (см. рис. 9) общая тенденция изменения величин температурных коэффициентов походит на «нормальную кривую»; однако абсо-

лютные величины $Q_{10}$ в пятиградусных интервалах больше рассчитанных по Крогу в 1,5—2 раза:

| | 5—10°C | 10—20°C | 20—25°C |
|---|---|---|---|
| Зимние нереиды: | | | |
| данные опытов | 4,41 | 2,38 | 1,64 |
| рассчитаные по Крогу | 3,51 | 2,71 | 2,30 |
| Летние нереиды: | | | |
| данные опытов | 6,72 | 2,19 | 1,44 |
| рассчитанные по Крогу | 3,60 | 2,75 | 2,40 |

**Влияние температуры на зависимость обмена от массы тела животного.** Исследуя влияние температуры на зависимость обмена от размера тела у *N. diversicolor*, мы обнаружили, что при температурах 10—16,5° С коэффициент регресии ($k$) изменяется меньше, чем в интервалах 5—10 и 16,5—25° С. Если наши материалы дополнить данными М. Н. Виленкиной (1965), полученными на той же популяции *N. diversicolor*, то оказывается, что при 20° С $k$ равен 0,73, то есть очень близок к значению, указанному выше для 16,5° С (0,72). Таким образом, можно констатировать, что у нереид по мере повышения температуры скорость потребления кислорода крупными особями увеличивалась больше, чем у особей мелких размеров, лишь в интервалах температур 5—10 и 20—25° С. Температуры 10—16,5 и особенно 16,5—20° С ускоряли процесс обмена у всех животных примерно в равной степени.

Изменение коэффициента регрессии или величин температурных коэффициентов в зависимости от размера тела обнаружено у многих животных. Рао и Баллок (1954), проанализировав данные Шоландера с соавторами (1953), показали, что у водных пойкилотермных животных арктических и тропических вод $Q_{10}$ повышалось с увеличением размера тела животного в 24 случаях из 39. В работах последнего времени (Berg. a. Ockelmann, 1959; Vernberg, 1959; Saroja, 1959; Conover, 1960; Krüger, 1962; Armitage, 1962, Laverack, 1963) для отдельных видов указаны определенные температурные области, только в пределах которых происходит изменение коэффициента $k$. Величина последнего в большинстве случаев повышается с ростом температуры. Однако на карпах показана и иная тенденция — снижение коэффициента регрессии с повышением температуры (Beamish, 1964).

Полученные материалы дают представление о влиянии внешней температуры на метаболизм морских беспозвоночных с разной экологией. Обнаружены различия, которые проявляются как в характере изменения метаболизма в отдельных температурных интервалах, так и в сроках установления уст йчивого уровня, свидетельствующего о завершении процесса акклимации. У сте-

нотермных *Modiola adriatica* обмен устанавливается при всех температурах в первые часы наблюдений и не изменяется в течение последующих 15 суток. У *Branchiostoma lanceolatum* акклимация обнаруживалась при 10 и особенно 5° С, тогда как в интервале 15—25° С реакция *B. lanceolatum* не отличалась от реакции *M. adriatica*. У эвритермных *Nereis diversicolor* в каждом случае демонстрировался типичный адаптационный процесс. Изменения метаболизма были тем значительнее, чем больше опытные температуры отличались от исходных. Срок достижения устойчивого состояния существенно колебался в зависимости от предшествующих температурных условий. У летних животных процесс приспособления к высоким и низким температурам заканчивался раньше, чем у зимних. В любом случае акклимация к высоким температурам проходила быстрее, чем к низким. В области температур, близких к температуре обитания животных, в некоторых случаях скорость физиологических процессов удерживалась на уровне равном исходному. Явление температурной независимости наблюдалось лишь в течение короткого периода, соответствующего первым стадиям процесса акклимации. При законченном процессе приспособления во всех интервалах биокинетической зоны температурная зависимость метаболизма проявлялась четко.

Особенности реакции отдельных видов на изменения внешней температуры и продолжительность процесса акклимации существенным образом отражаются на скорости метаболизма в разных температурных интервалах. В связи с этим анализ температурной зависимости метаболизма должен основываться на параметрах, описывающих законченный процесс акклимации. В острых опытах лишь иногда наблюдается истинная картина этой зависимости. У многих морских беспозвоночных показатели интенсивности дыхания в начальных стадиях приспособления чрезвычайно лабильны и никаких закономерных изменений зависимости обмена от температуры обнаружить не удается. При законченной акклимации общая тенденция изменения метаболизма с ростом температуры походит на «нормальную кривую» Крога, однако абсолютные величины температурного коэффициента в отдельных интервалах температур отличаются от кроговских в 1,5—2 раза.

## ЛИТЕРАТУРА

Виленкина М. Н. Зависимость общего и тканевого дыхания *N. diversicolor* (O. F. Müller) от размеров тела.— ДАН СССР, 163, 4, 1965.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.

Винберг Г. Г. и Хартова Л. Е. Интенсивность обмена у мальков карпа.— ДАН СССР, 89, 1953.

Граевский Э. Я. Тормопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и членистоногих.— Журн. общ. биол., 7, 6, 1946.

Строганов Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды. Изд-во АН СССР, М., 1956.

Щербаков А. П. Дыхание и температурная адаптация у речной миноги (*Lampetra fluviatilis* L.) Бюлл. экспер. биологии и медицины, 3., 1937.

Armitage K. B. Temperature and oxygen consumption of *Orchomonella chilensis* (Keller).— Biol. Bull., 123, 2, 1962.

Beamish F. W. H. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. II. Influence of weight and temperature on respiration of several species.— Canadian J. of Zoology, 42, 2, 1964.

Bělehradek J. Temperature coefficients in biology.— Biol. Rev. 5, 1930.

Belehradek J. Temperature and living matter. Protopl. Monogrophien. v. 8. Berlin, 1935.

Berg K. Oxygen consumption by fresh-water snails.— Hydrobiologia, 4, 1952.

Berg K. and Ockelmann K. W. The respiration of fresh-water snails.— J. Exper. Biol., 36, 1959.

Blegwad H. Mortality among animals of the littoral region in ice winters.— Rept. Danish Biol. Sta., 35, 1929.

Bruce J. R. 1926. The respiratory exchange of the mussel, *Mytilus edulis*.— Biochem. J., 20, 1926.

Bullock T. H. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms.— Biol. Rev., 30, 1955.

Bullock T. H. 1960. Homeostatic mechanismes in marine organismes. Perspectives in marine biology. Berkeley and Los Angeles, 1960.

Conover R. J. 1959. Regional and seasonal variation in the respiratory rate of marine copepods.— Limnol. and Oceanogr.,4, 1959.

Conover R. J. The feeding behavior and respiration of some marine planktonic crustacea.— Biol. Bull., 119, 3, 1960.

Demeusy N. Respiration in Uca.— Biol. Bull., 113, 1957.

Doudoroff P. The resistance and acclimatization of marine fishes to temperature changes.— Biol. Bull., 83, 1942.

Edwards G. A. 1958. The relation of oxygen consumption to body size and to temperature in the larvae of *Chironomus riparius* Meigen.— J. Exper. Biol., 35, 2, 1958.

Edwards G. A. and Irving L. The influence of temperature and season upon the oxygen consumption of the sand crab *Emerita talpoida* Say.— J. Cell. and Comp. Physiol., 21, 1943a.

Edwards G. A. and Irving L. The influence of season and temperature upon the oxygen consumption of the beach flea, *Talorchestia megalopthalma*.— J. Cell. and Comp. Physiol., 21, 1943b.

Ege R. and Krogh A. On the relation between the temperature and the respiratory exchange in fishes.— Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrol., 7, 1915—1916.

Eliassen E. Oxygen consumption of Artemia as function of size, season and salinity. Univ. Bergen Arbok Naturvit. Rekke, 11, 1952.

Farmanfarmaian A. and Giese A. C. Thermal tolerance and acclimation in the western Purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*.— Physiol. Zool., 36, 3, 1963.

Fry F. E. J. Temperature compensation.— Ann. Rev. Physiol., 20, 1958.

Fry F. E. J. and Hart J. I. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish.— Biol. Bull., 94, 1, 1948.

Grainger J. N. R. The early phases in the adjustment of respiratory rates of unicellular organisms to new temperatures and the simulation of these in a model.— Zs. für Wiss. Zool., 163, 3/4, 1960.

Grainger J. N. R. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature change.— In: Physiological adaptation. Washington, 1958.

Graham J. M. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the specled trout, Salvelinus fontinalis. Canad. J. Res. (D), 27, 5, 1949.

Halcrow K. Acclimation to temperature in the marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunner).— Limnol. and Oceanogr., 8, 1, 1963.

Job S. V. The oxygen consumption of Salvelinus fontinalis.— Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 61, Publ. Ontario Fish. Res. Labor, 68, 1955.

Kinne O. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals I. Temperature. In: «Oceanography and marine biology», I. London, 1963.

Krogh J. The influence of seasonal environmental changes upon the metabolism, lethal temperature and rate of heart beat of *Gammarus limnaeus* (Smith) taken from an Alaskan lake.— Biol. Bull., 107, 3, 1954.

Krüger G. Über die Temperaturadaption des Bitterlings (*Rhodeus amarus* Bloch).— Zs. Wiss. Zool., 167, 1—2, 1962.

Laverack M. S. The physiology of earthworms. International series of monographs on Pure and Applied biology. 15. Respiration, 1963.

Marshall S. M. and Orr. A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. X. Seasonal changes in oxygen consumption.— J. Mar. Biol. Ass., 37, 1958.

Mayer H. Die Atmung von *Uranoscopus scaber* in ihrer Abhängigkeit vom Sauerstoffdruck, vom pH und der Temperatur in Aussenmedium.— Zs. Verg. Physiol., 22, 1935.

Pickens P E. Heart rate of mussel as a function of latitude, intertidal height, and acclimation temperature.— Physiol. Zool., 38, 4, 1965.

Precht H. Beiträge zur Temperaturadaptation des Aales (*Anguilla vulgaris* L.), I.— Zs. verg. Physiol., 44, 5, 1961.

Precht H., Christophersen J., Hensel H. Temperatur und Leben. Berlin, Göttingen, Heidelberg., 1955.

Prosser C. L. Physiological variations in animals.— Biol. Rev., 30, 3, 1955.

Prosser C. L., Brown F. A. Comparative animal physiology. Philadelphia — London. Chapter 7 — Respiration and metabolism: 153—197.

Rao K. P. Rate of water propulsion in *Mytilus californianus* as a function of latitude.— Biol. Bull., 104, 1953.

Rao K. P. and Bullock T. H. $Q_{10}$ as function of body size and habital temperature.— Amer. Naturalist, 88, 1954.

Roberts J. L. Thermal acclimation of metabolism in the crab *Pachygrapsus crassipes* Randall. II Mechanisms and the influence of season and latitude.— Physiol. Zool., 30, 1957.

Saroja K. Studies on the oxygen consumption in tropical poikilotherms. II. Oxygen consumption in relation to body size and temperature in the earthworm *Megascolex manriti,* when kept sabmerged in water.— Proc. Ind. Acad. Sci., 49, sect. B, 1959.

Schlieper C. Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren.— Biol. Zentralbt. 69, 1950.

Schmeing-Engberding F. Die Vorzugstemperaturen einiger Knochenfische und ihre physiologische Bedeutung.— Zs. Fischerei., 2, 1-2, 1953.

Scholander P. F. a. o. Flagg W., Walters V. and Irving L. 1953. Climatic adaptation in arctic and tropical poikilotherms.— Physiol. Zool., 26, 1, 1953.

Segal E. Microgeographic variations as thermal acclimation in an intertidal molluscs.— Biol. Bull., 111, 1, 1956.

Spärck R. K. Metabolism of lamellibranchs from different latitudes.— Danske Vidensk. Selsk. Skr. Biol. Med. 13, 1936.

Spoor W. A. A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the goldfish, and its application to the measurcments of respiratory metabolism in fishes.— Biol. Bull. 91, N 3, 1946.

Sumner F. B. and Lanham U. N. Metabolism and tolerance of fish from warm and cold springs.— Biol. Bull., 82, 1942.

Sumner F. B. and Doudoroff P. Some experiments upon temperature acclimatization and respiratory metabolism in fishes.— Biol. Bull. Woods Hole, 74, 1938.

Teal J. M. Respiration of crabs in Georgia salt marshes and its relation to their ecology.— Physiol. Zool., 32, 1959.

Vernberg F. J. Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus Uca. II. Oxygen consumption of whole organisms.— Biol. Bull., 117, 1959.

Webb H. M. and Brown F. A. Seasonal variations in $O_2$-consumption of *Uca pugnax*.— Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hole, 121, 1961.

Wells N. Variations in the respiratory metabolism of the Pacific killifish, *Fundulus parvipinnis*, due to size, season and continued constant temperature.— Physiol. Zool., 8, 1935.

Wieser W. Parametr des Sauerstoffverbrauchs. I. Der Sauerstoffverbrauch einiger Landisopoden.— Zs. verg. Physiology, 45, 1962.

Wolvekamp H. P. and Waterman T. H. Respiration.—In: The Physiology of Crustacea. Academic Press, New York, 1960.

## ON THE TEMPERATURE DEPENDENCE OF METABOLISM IN POIKILOTHERMIC ANIMALS

I. V. IVLEVA and M. I. POPENKINA

Summary

Experimental results of metabolism measurements for different marine invertebrates in the course of their acclimation to different temperatures are given. Significant speciesdependent differencies of respiration were shown in: 1) single temperature intervals, 2) the rates of attaining the steady states and 3) the sensibility variations of different size groups to different temperatures. It was pointed that the analysis of temperature dependence of metabolism must be based on the values typical to the completed acclimation process. It was emphasized that acute experiments characterize only the degree of reaction breaking under the influence of temperature and cannot be used for such an analysis.