

ПРОВ 58

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КАРАДАГСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

ПРОВ 98

ПРОВ. 1980

ТРУДЫ

КАРАДАГСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

Выпуск 17

Севастопольская
БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
БИБЛИОТЕКА
№ 15457

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

КИЕВ—1961

ОТНОШЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ К ИЗМЕНЕНИЮ ТЕМПЕРАТУРЫ, СОЛЕННОСТИ И ГАЗОВОГО РЕЖИМА

И. Н. Дрегольская

Нельзя разрешить проблему биологической продуктивности Черного моря, не изучив пищевых взаимоотношений между гидробионтами. У многих промысловых рыб в районе Карадага — камбалы, барабули, луфаря, пикши — определенный процент в пище составляют моллюски. Поэтому значительный интерес представляет изучение этого элемента кормовой базы рыб.

Изучая в эксперименте влияние различных абиотических факторов на морских животных, можно получить представление об адаптационных способностях различных видов. А такие сведения необходимы для составления прогнозов фауны морей в тех случаях, когда их гидрохимический режим подвергается изменению.

Целью настоящей работы было выяснение отношения некоторых видов двустворчатых моллюсков (*Mytilaster lineatus* Gmel. и *Pecten ponticus* V. D. D.) к изменению температуры, солёности и газового режима. Эти виды являются типичными представителями биоценоза скал (*Mytilaster*) и ракушечника (*Pecten*).

Влияние внешней среды на все жизненные процессы проявляется в изменении интенсивности обмена веществ организмов. Интенсивность обмена непосредственно связана с потребностью живых существ в кислороде. Поэтому изучать отношение *Mytilaster lineatus* и *Pecten ponticus* к изменению факторов среды было удобно с помощью респирационной методики. Среди гидробиологов эта методика находит широкое применение при выявлении пищевых потребностей водных организмов (Винберг, 1956; Крохин, 1957), при выяснении влияния какого-либо отдельного фактора среды на интенсивность и характер обмена веществ (а интенсивность потребления кислорода использовалась как показатель интенсивности обмена веществ). Зависимость обмена веществ

от температуры изучали Крозье (1924), Кожанчиков (1936), Шперк (1936), Крөг (1941), Граевский (1946), Пеиз и Фильд (1950), Шлипер (1952), Буллок (1955), Строганов (1956); зависимость от веса тела — Буллок (1947), Винберг (1950, 1956), Цейтен (1953), Ивлев (1954), Винберг и Беляцкая (1959), Беляцкая (1959); Тарусов (1927), Крепс (1929), Веселов (1949), Карпевич (1947, 1955, 1958) исследовали обмен веществ у животных, помещенных в гипер- и гипотонические растворы солей. Щербаков и Мурагина (1953) отмечают, что скорость обменных процессов диктуется не только отдельными факторами, но и общим характером водоема.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Настоящая работа проводилась с марта по ноябрь 1959 г. на Карадагской биологической станции АН УССР. Материал собирали в районе биостанции: *Pecten ponticus* B. D. D. — драгировкой с глубины 18 м, *Mytilaster lineatus* Gmel. var. *pontica* Mil. и *Mytilaster lineatus* Gmel. var. *Zernovi* Mil. соскребались сачком с цементного сооружения в районе санатория «Крымское Приморье» *. Эксперименты проводились на следующий день после взятия материала из моря. Поглощение кислорода моллюсками определялось методом замкнутых сосудов. Преимущество этого метода указано Винбергом (1956) и Карпевич (1960). Сущность его состоит в том, что изоляция от атмосферного воздуха достигается заключением животных в герметически закрытые респираторы (сосуды с притертыми пробками объемом 300 и 1000 см³). Одновременно набирают воду в контрольный сосуд (без животных). Через определенный промежуток времени после начала опыта, определив количество растворенного кислорода в контрольном и опытном сосудах по методу Винклера (для титрования проб брался 0,01-N-гипосульфит), можно вычислить, сколько кислорода поглощено моллюсками. Такую методику определения содержания кислорода в воде использовали Крепс (1926), Шперк (1936), Винберг (1930, 1947), Граевский (1946), Карпевич (1947, 1955, 1958), Цейтен (1953), Крохин (1957), Винберг и Беляцкая (1959) и др. Методические указания по определению содержания растворенного в воде кислорода были взяты из инструкции Карпевич (1960). Недостатком метода замкнутых сосудов является то, что в них невозможно создать постоянные условия в течение всего опыта. Это касается прежде всего газового режима в респираторе (уменьшается количество кислорода в воде и увеличивается содержание углекислоты). Однако Винберг (1956) указывает, что незначительное увеличение количества углекислоты не оказывает сильного влияния на результаты из-

* Для определения моллюсков использовалась работа К. О. Милашевича «Моллюски русских морей», т. I, 1916.

мерений, а содержание кислорода начинает сказываться на интенсивности обмена лишь тогда, когда количество кислорода составляет меньше $\frac{1}{3}$ исходного содержания его в воде. С учетом

этого условия и выбирались объем респираторов, количество животных и длительность опыта. За единицу измерения было принято количество кислорода в мл, потребленного за 1 час и приходящегося на 1 г веса моллюска (сырого, с раковиной, а в некоторых случаях — сухого, без раковины).

За весь период было проведено 185 респирационных опытов.

При изучении влияния температуры ставили целую серию опытов; респираторы помещали в большие сосуды с морской водой, игравшие роль термостатов. В них поддерживали нужную температуру благодаря охлаждению льдом.

Одна серия респирационных опытов была проведена с моллюсками, помещенными в воду различной солености. Градиент солености морской воды (5; 7,5; 10; 12,5; 15; 18; 20; 25; 30‰) был получен путем выпаривания черноморской воды, разбавления полученного концентрата морской водой и обычной морской воды (17‰) пресной.

Для наблюдения респирации моллюсков в условиях дефицита кислорода была приготовлена бескислородная вода (в темную бутылку помещали водоросли, которые за сутки потребляли почти весь кислород). Эту воду разбавляли затем в различных пропорциях чистой морской водой с нормальным содержанием кислорода.

Все опыты проходили на рассеянном свете в утренние и дневные часы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интенсивность потребления кислорода у *Mytilaster lineatus* var. *pontica* и *Mytilaster lineatus* var. *Zernovi*.

В районе Карадагской биологической станции *Pecten ponticus* представлен типичной формой. В популяции *Mytilaster lineatus* существует две разновидности этого вида, морфологически хорошо различимые (рис. 1).

1) *Mytilaster lineatus* (Gmel.) var. *pontica* Mil. — некрупная, суженная в спинно-брюшном направлении форма с острым гребнем и мелкой шевронной скульптурой. Передне-задний диаметр — 23 мм, спинно-брюшной — 10 мм, толщина — 11 мм;

2) *Mytilaster lineatus* (Gmel.) var. *Zernovi* Mil. — форма крупнее первой, с вогнутым брюшным краем, с загнутыми вперед макушками, скульптура раковины более заметная. Передне-задний диаметр — 25 мм, спинно-брюшной — 13 мм, толщина — 10 мм.

Прежде чем начать опыты по изучению влияния физических факторов на респирацию *Mytilaster lineatus*, необходимо было узнать, существует ли физиологическая внутривидовая дифферен-

циация у этого моллюска, отражающая морфологические внутривидовые различия. Следовало выяснить, одинакова ли интенсивность потребления кислорода у *Mytilaster lineatus*, var. *pontica* и *Mytilaster lineatus* var. *Zernovi*.

Интенсивность потребления кислорода в значительной степени зависит от индивидуального веса животного. Поэтому для более четкого выявления внутривидовой физиологической дифференциации в опытах использовали моллюсков различных размеров. Было проведено 78 респирационных опытов при температурах 7, 9, 10 и 15°. На рис. 2 представлены результаты этих опытов.

Всем исследователям, пользовавшимся респирационной методикой, известно, что интенсивность потребления кислорода — чрезвычайно лабильный признак. Тем интереснее было получить результаты, свидетельствующие о том, что интенсивность дыхания у *Mytilaster lineatus* var. *pontica* и *M. lineatus* var. *Zernovi* не зависит от формы раковины. На рис. 2 видно, что кривые, характеризующие интенсивность потребления кислорода двумя разновидностями *Mytilaster lineatus*, совпадают.

Следует заметить, что у *Mytilaster lineatus* не было обнаружено внутривидовой физиологической дифференциации и по некоторым другим признакам. Обе разновидности проявили одинаковую устойчивость клеток мерцательного эпителия жабр к действию высоких температур и полную общность клеточных белков (Дрегольская и Алтухов, 1960).

Влияние температуры на интенсивность потребления кислорода *Mytilaster lineatus* и *Pecten ponticus*. Среди факторов внешней среды, влияющих на организмы, ведущее место занимает температура. Она в значительной степени определяет скорость биохимических процессов, происходящих в клетках организмов и лежащих в основе всех физиологических отправлений живых существ.

Наиболее полные исследования влияния температуры на биологические процессы проведены Крогом (1941). На основании экспериментальных данных он построил «нормальную кривую» зависимости биологических процессов от температуры. Исследователи школы Крозье и Белерадека тоже рассматривают биологические процессы как функцию температуры. Однако, как замечает Строганов (1956), «увлечение выяснением количественной стороны этой закономерности привело к тому, что качественная сторона реакции организма на воздействие температуры среды выпала из поля зрения исследователей. Различные организмы обладают различной исторически сложившейся способ-



1



2

Рис. 1. Внутривидовые морфологические различия моллюсков *Mytilaster lineatus*:

1 — *Mytilaster lineatus* (Gmel.) var. *pontica* (Mil.); 2 — *Mytilaster lineatus* (Gmel.) var. *Zernovi* (Mil.).

ностью быть приспособленными и приспособляться к изменениям температуры».

Наблюдения за интенсивностью потребления кислорода в разное время года позволяют глубже изучить температурные

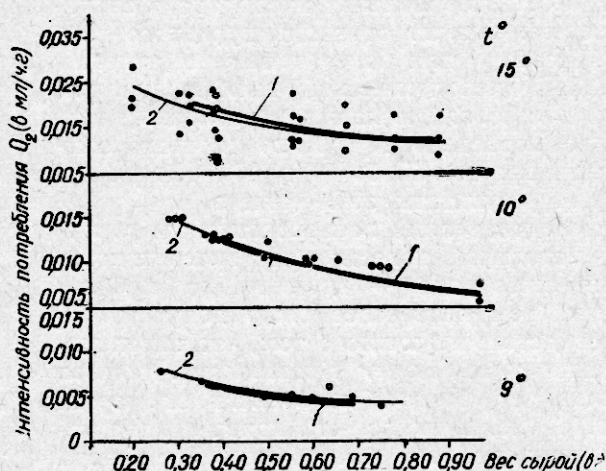


Рис. 2. Интенсивность потребления кислорода у разновидностей *Mytilaster lineatus*:

1 — *Mytilaster lineatus* var. *pontica*; 2 — *Mytilaster lineatus* var. *Zernovi*.

адаптации гидробионтов и способствуют выяснению «качественной стороны реакции организма на воздействие температуры».

На рис. 3 можно проследить результаты 78 опытов, проводившихся с марта по июль 1959 г. с моллюсками *Mytilaster lineatus* и *Pecten ponticus*. На оси абсцисс графика — температура в градусах по Цельсию, на оси ординат — интенсивность потребления кислорода в мл за 1 час на 1 г сухого веса моллюска (без раковины).

Кривая 1 показывает, как меняется темп дыхания у *Mytilaster lineatus* с марта по июль. За этот период температура воды в море (и в опытах) повышалась от 6,8 до 22°. При изменении температуры от 6,8 до 10° наблюдается очень незначительное повышение потребления кислорода; при 14,5° этот процесс ускоряется почти в три раза и на таком уровне протекает в температурном интервале от 14,5 до 19°; при 20° снова наблюдается довольно резкое повышение интенсивности поглощения кислорода.

Итак, на некоторых участках температурного градиента не наблюдается прямо пропорциональной зависимости между изменением температуры и скоростью обменных процессов. Такой участок называется зоной температурной адаптации (Кожанчи-

ков, 1936; Граевский, 1946; Богданов и Стрельцова, 1953; Строганов, 1956).

Биологическое значение такой зоны велико: в ее пределах обмен протекает наиболее сглажено и экономно и, кроме того, здесь он наиболее устойчив.

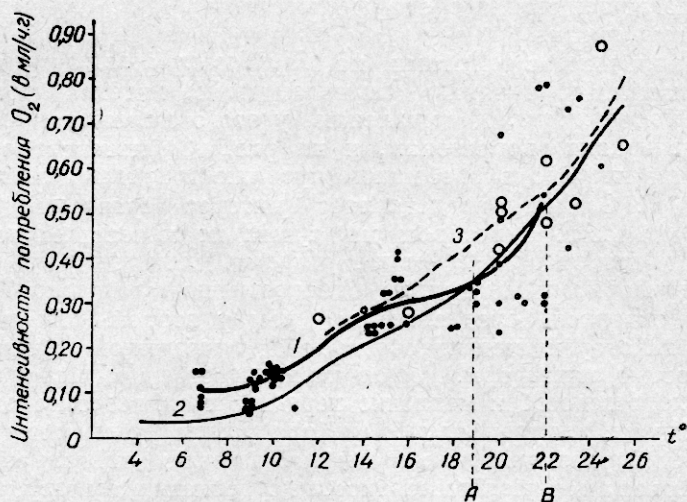


Рис. 3. Зависимость интенсивности потребления кислорода моллюсками от температуры:

1 — *Mytilaster*; 2 — *Mytilaster*; 3 — *Pecten*.

Кривая 2 построена на основании четырех серий опытов, проводившихся с *Mytilaster lineatus* в тот период, когда температура воды в море была 19—22° (июнь—июль, 1959). Эксперименты проходили при температуре 4, 13, 14, 15, 18, 20, 21, 22, 23 и 24°.

Недостаточное количество экспериментальных данных не позволяет глубоко проанализировать характер кривой 2, но все же одна закономерность проявляется довольно четко. При сравнении кривых 1 и 2 видно (участок OA), что интенсивность потребления кислорода у *Mytilaster lineatus* в зимне-весенний период выше, чем при этих же температурах, искусственно созданных в летнее время.

Шперк (1936) при работе с моллюсками, взятыми из различных участков ареала, отмечает, что арктические формы имеют высокую интенсивность дыхания, а средиземноморские — самую низкую. На рыбке *Fundulus* (Фрееман, 1955), на гамбузии (Строганов, 1956) было продемонстрировано, что если животных, акклиматизированных к низким и высоким температурам, поместить в одинаковые температурные условия, то «холодные» рыбы поглощают больше кислорода, чем «теплые».

Относительно высокий обмен веществ при низких температурах является важным приспособлением у пойкилотермных животных для жизни в холодное время года.

Если температура опыта совпадала с температурой воды в море, то, как видно из рис. 3 (участок графика *AB*), интенсивность поглощения кислорода моллюсками *Mytilaster* находилась на одном уровне.

Параллельно с опытами на *Mytilaster lineatus* проводились эксперименты по влиянию температуры на интенсивность дыхания *Pecten ponticus*. К сожалению, у этого моллюска не изучалась респирация по сезонам, и на рис. 3 интенсивность потребления кислорода гребешком проиллюстрирована лишь одной кривой 3. Однако представляет интерес сравнение уровней обмена веществ, о котором мы судим по интенсивности поглощения кислорода, у *Pecten* и *Mytilaster* (кривые 2—3). Опыты с этими формами проводили одновременно. У первой уровень обмена оказался более высоким, чем у второй. По-видимому, это до некоторой степени объясняется различной двигательной активностью этих форм. *Pecten* передвигается прыжками, а *Mytilaster*, хотя и способен медленно передвигаться, ведет неподвижный образ жизни, прикрепляясь к субстрату биссусными нитями. Винберг (1956) указывает, что среди рыб активно движущиеся формы имеют более высокую интенсивность потребления кислорода. Шперк (1936) отмечает, что активно передвигающиеся виды имеют высокую интенсивность обмена. Малоподвижные и неподвижные моллюски поглощали кислорода гораздо меньше.

Влияние солености и газового режима на интенсивность потребления кислорода

Наиболее интересные данные о влиянии солености и газового режима можно получить, изучая выживаемость исследуемых объектов в водах, различающихся по солености и кислородному режиму. С помощью респирационной методики можно заранее предсказать, при какой солености выживаемость беспозвоночных будет самой высокой. Карпевич (1947, 1955, 1958) обнаружила, что наиболее интенсивное поглощение кислорода наблюдается при оптимальной солености.

С *Mytilaster lineatus* была поставлена одна серия респирационных опытов в воде с различной соленостью: 5; 7,5; 12,5; 15; 18; 20; 25; 30‰. Результаты опытов, представленные на рис. 4, свидетельствуют о том, что для *Mytilaster lineatus* оптимальной является соленость 15—20‰, при 10‰ потребление кислорода резко снижается. При 5; 7,5; 27,5; 30‰ поглощение кислорода весьма незначительное. И действительно, в районе Карадага соленость воды в море 17—18‰, но *Mytilaster lineatus*, живущий в зоне литорали, испытывает колебание солености в несколько больших пределах, хотя сильного опреснения (до 5‰) и осолонения (до 30‰) в этой зоне не бывает.

Любопытно было сравнить результаты этой серии опытов с данными, полученными Лосовской (1960) на *Nereis zonata*. Этот червь был взят для опытов из того же самого биоценоза,

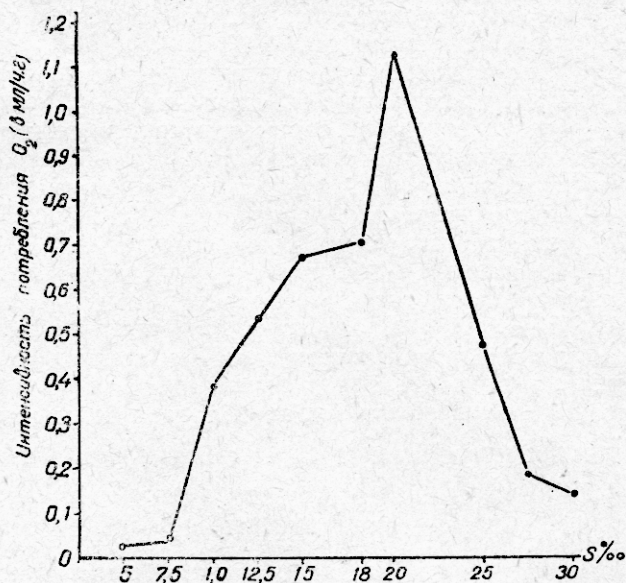


Рис. 4. Зависимость интенсивности потребления кислорода *Mytilaster lineatus* от солености воды.

что и *Mytilaster lineatus*. Влияние солености на жизнедеятельность полихет Лосовская исследовала с помощью другой методики: изучала выживаемость их в воде с различным содер-

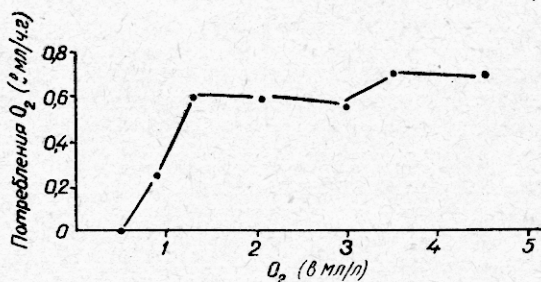


Рис. 5. Зависимость интенсивности потребления кислорода *Mytilaster lineatus* от содержания кислорода в воде.

жением солей. Согласно ее данным, наименьший процент гибели нереид был при солености воды 15—20‰, при солености ниже 10‰ процент суточной гибели резко возрастал.

Таким образом, с помощью различных методик и на разных, но живущих в одном биоценозе объектах *Mytilaster* и *Nereis* была установлена одна и та же зона солевой адаптации (15—20‰), соответствующая солености морской воды в том месте, где был собран материал.

На рис. 5 изображена кривая влияния парциального давления кислорода на интенсивность дыхания *Mytilaster lineatus*. Эта кривая — результат одной серии опытов при температуре 24°. При содержании кислорода в воде от 1,3 до 4,5 мл/л интенсивность потребления этого газа моллюсками приблизительно одинакова. Это — кислородная зона адаптации (термин Привольнева, 1947). Точка на графике, соответствующая 1,3 мл/л O₂, называется критической. Начиная с критической концентрации обмен веществ животных резко падает и фактически прекращается при 0,5 мл/л O₂. Способность сохранять обмен веществ на высоком уровне при значительных снижениях содержания растворенного в воде кислорода (от 4,5 до 1,3 мл/л) свидетельствует о том, что *Mytilaster lineatus* обладает большими адаптивными возможностями.

ВЫВОДЫ

1. На основании респирационных опытов было установлено, что *Mytilaster lineatus* var. *pontica* и *Mytilaster lineatus* var. *Zernovi* из одной популяции имеют одинаковую интенсивность потребления кислорода.

2. Адаптация к низким температурам у *Mytilaster lineatus* проявляется в том, что в зимне-весенний период эти моллюски потребляют больше кислорода (имеют более интенсивный обмен веществ), чем при такой же температуре летом.

3. Уровень обмена веществ выше у *Pecten ponticus*, обладающего более высокой двигательной активностью, чем у малоподвижной формы *Mytilaster lineatus*.

4. Зоной солевой адаптации, при которой проявлялось наиболее интенсивное потребление кислорода *Mytilaster lineatus*, являлась соленость морской воды 15—20‰. При 10‰ наблюдалось резкое падение интенсивности дыхания.

5. Значительное снижение содержания кислорода в воде (от 83 до 23% насыщения) не оказывает существенного влияния на интенсивность дыхания *Mytilaster* и свидетельствует о наличии значительной кислородной зоны адаптации моллюска.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов Т. Н., Стрельцова С. В., Сезонные изменения дыхания рыб, «Изд-во ВНИОРХ», т. XXXIII, 1953.

Беляцкая Ю. С., Применение поплавкового микрореспирометра к измерению газообмена у планктонных животных, ДАН БССР, т. 3, № 7, 1959.

Веселов Е. А., Влияние солености внешней среды на интенсивность дыхания рыб, «Зоол. журн.», 28, 1949.

Винберг Г. Г., Интенсивность обмена и размеры ракообразных, «Журн. общ. биол.», 11, 5, 1950.

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

Винберг Г. Г., Беляцкая Ю. С., Соотношение интенсивности обмена и веса тела у пресноводных брюхоногих моллюсков, «Зоол. журн.», 38, 8, 1959.

Граевский Е. Я., Термопреферендум и температурный оптимум пресноводных моллюсков и ракообразных, «Журн. общ. биол.», 7, 1946.

Дрегольская И. Н. и Алтухов Ю. П., Исследование теплоустойчивости мерцательного эпителия и серологический анализ двух разновидностей *Mytilaster lineatus*, «Цитология», 2, 4, 1960.

Ивлев В. С., Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела, «Физиол. журн.», 10, 6, 1954.

Карпевич А. Ф., Приспособленность дрейссен северного Каспия к изменению солевого режима, «Зоол. журн.», 26, 4, 1947.

Карпевич А. Ф., Отношение беспозвоночных Азовского моря к изменению солености, «Тр. ВНИРО», т. XXXI, 1955.

Карпевич А. Ф., Выживание, размножение и дыхание мизиды *Mesomysis kowalevskyi* в водах солоноватых водоемов, «Зоол. журн.», 37, 3, 1958.

Карпевич А. Ф., Выносливость рыб и беспозвоночных при изменении солености среды и методики ее определения, «Тр. КБС», 16, 1960.

Крепс Е. М., Исследование над газообменом *Balanus balanoides* при различной концентрации солей в окружающей среде, «Раб. Мурман. биологич. станции», т. III, 1929.

Крохин Е. М., Определение суточных пищевых рационов молоди красной и трехиглой колюшки респирационным методом, Изд-во ТИНРО, т. X, вып. 4, 1957.

Кожанчиков Н. В., К вопросу о жизненном температурном оптимуме, «Зоол. журн.», 15, 2, 1936.

Милашевич К. О., Моллюски русских морей, т. I, 1916.

Лосовская Г. В., О влиянии солености на выживание некоторых черноморских полихет (*Nereis zonata* Malmgren и *Melinna palmata* Grube), «Тр. КБС», 17, 1961.

Привольнев Т. И., Дыхание рыб как фактор, обуславливающий распределение их в водоеме, Изд-во ВНИОРХ, 25, 1947.

Строганов Н. С., Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды, 1956.

Тарусов, О влиянии осмотических условий на окислительные процессы, «Журн. эксп. биол. и мед.», 6, 16, 1927.

Щербаков и Мурагина Т. А., Интенсивность дыхания щитня, «Зоол. журн.», 32, 5, 1953.

Bullock T. H., Компенсация влияния температуры на обмен веществ и активность у пойкилотермных животных, Biol. Rev., 30, 3, 1955.

Crozier W. I., On biological oxydation as function of temperature, J. gen. physiol., 7, 2, 1924.

Freeman J. A., Oxygen consumption, brain metabolism and respiratory movement of goldfish during temperature acclimatisation with refrence to lowed temperatures, Biol. bull., 9, 3, 1950.

Kleiber M., Body size and metabolism rate, Physiol. Rev., 27, 4, 1947.

Krogh A., The comparative physiology of respiratory mechanism, Philadelphia, 1941.

Reiss R. W. J. a. Field, The respiratory metabolism of excised tussues of warm- and coldadapted fishes, Biol. bull., 99, 1950.

Schlieper, О связи Q_{10} и температуры в среде обитания, Biol. Zentrallblatt, 71, 9, 10, 1952.

Spärck R., On the relation between metabolism and temperature in some marine Lamellibranches and its zoogeographical significance. Det. Kgl. Danske Videnskabernselkab. biol. Meddilesenn, 13, 5, 1936.

Zeuthen E., Oxygen consumption as related to body size in organism, Quart. rev. of biol., 28, 1, 1953.