

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ЗАВИСИМОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

УДК 591.1

В. Е. ЗАЙКА

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ РАЗВИТИЯ ПОЙКИЛОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ

По литературным данным о длительности развития при разных температурах рассчитаны параметры логистического уравнения [25] для многих видов пойкилотермных животных (от нематод до амфибий). Анализ показал, что модальное значение температурного коэффициента развития составляет 0,16—0,18, 74% данных соответствуют значениям ТКР от 0,14 до 0,26. Выявлена тенденция уменьшения ТКР с возрастанием теплолюбивости видов. Полученные результаты согласуются с выводами модельного анализа связи между термозависимостью развития и обмена.

Выбор показателя. При количественном описании связи между скоростью физиологических процессов и температурой удобным сравнительным показателем является параметр, отражающий отношение приращений скорости и температуры. Обычно этот параметр называют температурным коэффициентом (обмена, развития и т. д.). Примером может служить температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} , который вычисляют как для обмена, так и для развития [5]. Термозависимость развития описывают с помощью разнотипных уравнений, соответствующие температурные коэффициенты часто несравнимы, но тем не менее так называемые коэффициенты лабильности [15] и термолабильности [18, 19] можно считать синонимами температурного, оговаривая способ расчета и исходные уравнения.

Использование разных уравнений вызвано несколькими причинами: выбором показателя развития (длительность или скорость), интервала температур (с охватом краевых зон либо без них), особенностями материала (внутривидовая зависимость или межвидовые серии). Все предложенные уравнения термозависимости развития являются эмпирическими, поэтому важным критерием выбора служит число параметров, т. е. простота формулы. Многие авторы в последние десятилетия ограничивают анализ зоной благоприятных температур, где связь скорости развития с температурой аппроксимируют линейной функцией [5]. В то же время признается [5, 15, 18], что во всем диапазоне толерантных температур зависимость скорости развития от температуры имеет вид сигмоидной кривой. Показано [25], что она удовлетворительно описывается заимствованным из динамики популяций логистическим уравнением. Впрочем, для развития икры рыб однотипное уравнение использовалось еще раньше, но практически забыто из-за трудности определения параметров [5].

Предложенное теоретическое обоснование [11] заставляет обратить большее внимание на описание термозависимости развития с помощью логистического уравнения. В связи с этим по доступным эмпирическим данным для животных разных групп (преимущественно гидробионтов) нами рассчитаны параметры логистического уравнения. Их значения приведены в настоящем сообщении. Основное внимание уделено обсуждению температурного коэффициента развития. Таким образом, речь пойдет об одной редко используемой разновидности температурного коэффициента развития, рассчитываемой на основе логистического урав-

© В. Е. Зайка, 1992

нения. Последнее благодаря предложенному обоснованию можно считать моделью термозависимости развития, тогда как все другие уравнения остаются эмпирическими и не охватывают весь диапазон толерантных температур.

Метод расчета параметров модели. Обоснование логистической модели термозависимости развития построено на двух постулатах [11]. При повышении температуры длительность развития снижается экспоненциально. На эту зависимость накладывается торможение, которое усиливается по мере приближения к характерной для вида минимальной длительности развития. Последняя — теоретический предел, фактически не достигаемый из-за нарушений развития и вмешательства иных факторов. Модель приводит к уравнению

$$\tau = \tau_{\min} (1 + e^{rt_0 - rt}), \quad (1)$$

где τ — длительность развития при температуре t ; $\tau_{\min}$ — минимальная длительность; r — температурный коэффициент развития; t_0 — константа, численно равная температуре, при которой $\tau = 2\tau_{\min}$.

Скорость развития — величина, обратная длительности

$$V = \frac{1}{\tau_{\min} (1 + e^{rt_0 - rt})}, \quad (2)$$

где V — скорость развития. Уравнение (2) дает сигмоидную кривую, точка перегиба имеет координаты t_0 , $2\tau_{\min}$. Это уравнение практически идентично использованному при анализе термозависимости развития насекомых [25]. В той же работе изложен и способ расчета параметров, который даем в нашей модификации. Имея таблицу значений τ при разных t , находим $\tau_{\min}$ по формуле

$$\tau_{\min} = \frac{100(V_1 V_3 - V_2^2)}{2 V_1 V_2 V_3 - V_2^2(V_1 + V_3)}, \quad (3)$$

где V_1 , V_2 , V_3 вычисляется как $100/\tau$ по трем значениям τ , равноотстоящим по температуре. Чем меньше количество эмпирических точек, тем труднее выбрать подходящие три значения, поскольку крайние температуры лучше исключать при определении параметров уравнения. Если развитие вида исследовано при трех—пяти температурах, то формула (3) может дать более или менее смещенную оценку $\tau_{\min}$. При расчете разных вариантов выбирается значение $\tau_{\min}$, меньшее всех эмпирических τ . Исключения возможны при большом разбросе значений τ в области высоких t , близких к критическим.

Критерием правильности оценки $\tau_{\min}$ служит также вид графика, на котором значения $\ln(\tau/\tau_{\min} - 1)$ откладываются против соответствующих t . При верно рассчитанном $\tau_{\min}$ точки в области средних температур ложатся приблизительно на прямую. Это следует и из модели, что видно после преобразования уравнения (1)

$$\ln(\tau/\tau_{\min} - 1) = rt_0 - rt. \quad (4)$$

Следовательно, находя для построенного графика параметры прямой, проведенной через точки, получаем значения r и t_0 . Рекомендовано параметры линейной функции (4) искать методом наименьших квадратов [25]. Но при небольшом количестве эмпирических точек это дает лишь видимость точности, поскольку краевые точки заведомо подлежат отбраковке, достаточно произвольной. Поэтому прямую проводили через две точки, выбранные так, чтобы линия отражала общее расположение точек при средних температурах.

Таким образом, описанный способ определения параметров логического уравнения дает надежные результаты лишь при большом числе

**Температурный коэффициент развития пойкилотермов и другие параметры
логистической модели**

Вид	Этап разви- тия *	r	t ₀	τ _{мин}	Размер- ность	Источник исходных данных
Nemathelminthes						
<i>Oncholaimus oxyuris</i>	II	0,183	21,5	3,9	сут	[27]
<i>Rhabditis marina</i>	II	0,138	27,1	0,9	"	[28]
<i>Diplolaimelloides</i> sp.	II	0,162	25,4	3,1	"	"
<i>Diplolaimella ocellata</i>	II	0,154	26,0	4,8	"	"
<i>Oncholaimus</i> sp.	II	0,220	21,5	18,3	"	"
<i>Haliplectus dorsalis</i>	II	0,333	20,5	25,9	"	"
Crustacea						
<i>Daphnia magna</i>	III	0,194	14,3	3,9	"	[21]
	II	0,256	17,6	1,9	—	[23]
<i>D. longispina</i>	II	0,177	18,4	1,4	—	"
<i>D. obtusa</i>	II	0,191	19,4	1,1	—	"
<i>Ilyocryptus sordicus</i>	II	0,258	18,9	2,7	—	"
<i>Eurycerus lamellatus</i>	II	0,170	16,5	2,6	—	"
<i>Chidorus sphaericus</i>	II	0,191	12,5	2,7	—	"
<i>Bosmina longirostris</i>	II	0,311	19,3	1,3	—	"
<i>Acroperus harpae</i>	II	0,212	10,4	3,8	—	"
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	II	0,153	19,7	1,6	—	"
<i>Pleuroxus uncinatus</i>	II	0,126	39,0	0,2	—	"
<i>Alona affinis</i>	II	0,145	24,5	1,0	—	"
<i>Simocephalus vetulus</i>	II	0,114	28,7	1,0	—	"
<i>Euterpina acutifrons</i>	II	0,224	13,0	1,9	—	[23]
<i>Calamoceia lucasi</i>	II	0,139	23,9	0,7	—	"
<i>Pseudocalanus</i> sp.	II	0,126	18,4	0,8	—	"
<i>Nitocra typica</i>	II	0,348	11,2	3,1	—	"
<i>Tachidius discipes</i>	II	0,207	12,0	1,6	—	"
<i>Paronychocamptus nanus</i>	II	0,162	14,8	1,7	—	"
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	II	0,164	17,3	1,3	—	"
<i>Tropodiaptomus incognitus</i>	II	0,157	29,4	0,7	—	"
<i>Hyalella azteca</i>	II	0,280	17,9	8,2	—	"
	II	0,236	19,9	5,3	—	"
<i>Corophium triaenonyx</i>	II	0,187	27,5	5,2	—	"
Insecta						
<i>Drosophila melanogaster</i>	II	0,207	21,5	14,9	ч	[25]
	IV	0,200	22,1	2,7	"	"
<i>Musca domestica</i>	II	0,172	26,0	6,6	"	"
<i>Cochliomyia macellaria</i>	II	0,176	26,5	5,8	"	"
<i>Lucilia sericata</i>	II	0,160	25,7	6,4	"	"
<i>Phormia regina</i>	II	0,157	27,4	6,4	"	"
<i>Ephestia kuhniella</i>	II	0,207	22,2	2,7	сут	"
<i>Chironomus dorsalis</i>	III	0,175	18,5	14,1	"	[16]
<i>Ch. plumosus</i>	III	0,197	16,0	28,2	"	"
Mollusca						
<i>Lymnaea stagnalis</i>	II	0,152	19,5	306	ч	[20]
Echinodermata						
<i>Asterina pectinifera</i>	I	0,201	15,9	25,2	мин	[7]
<i>Strongylocentrotus drobachiensis</i> + <i>intermedius</i>	II + + III	0,176	10,3	2	"	[4]
Pisces						
<i>Lampetra fluviatilis</i>	I	0,217	15,3	93,8	мин	[22]
<i>Acipenser guldenstadti</i>	I	0,265	13,0	38,9	"	[9]
<i>A. stellatus</i>	I	0,212	16,7	24,9	"	"
<i>A. ruthenus</i>	I	0,345	11,2	40,2	"	[14]
<i>Huso huso</i>	I	0,224	13,9	39,4	"	[9]
<i>Cyprinus carpio</i>	II	0,239	19,0	36	ч	[10]
	II	0,230	—	—	"	[5]
<i>Leuciscus hakuensis</i>	II	0,157	—	—	—	"
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	II	0,224	22,7	16,6	ч	[9]

Вид	Этап развития *	r	t_0	τ_{min}	Размерность	Источник исходных данных
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	II	0,179	26,4	11,7	"	"
<i>Aristichthys nobilis</i>	II	0,291	22,0	16,2	"	"
<i>Sardinops caerulea</i>	II	0,125	40,8	2,6	"	[29]
	II	0,130	64,0	0,1	"	"
<i>Clupea harengus</i>	II	0,167	13,0	5,3	сут	[24]
<i>Eoregonus peled</i>	I	0,386	1,5	291	мин	[13]
<i>C. wartmanni</i>	II	0,230	—	—	—	[5]
<i>Salmo gairdneri</i>	I	0,184	15,0	50	мин	[12]
<i>Esox lucius</i>	I	0,247	9,9	45,2	"	[13]
	II	0,230	—	—	—	[5]
<i>Misgurnus fossilis</i>	I	0,202	17,6	21,4	мин	[13]
<i>Gadus macrocephalus</i>	II	0,201	10,6	4,4	сут	[26]
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	II	0,230	—	—	—	[5]
<i>Belone Belone</i>	II	0,346	14,7	14,8	сут	[31]
<i>Mullus barbatus</i>	I	0,202	17,4	6,5	ч	[6]
<i>Pleuronectes platessa</i>	II	0,168	19,0	2,2	сут	[30]
<i>Psetta maeotica</i>	I	0,255	14,8	8,3	ч	[2]
	III	0,165	19,7	8,7	"	"

Amphibia

<i>Hynobius keyserlingii</i>	I	0,091	32,3	1,7	"	[1]
<i>Ambystoma mexicanum</i>	I	0,201	16,5	60	мин	[3]
<i>Xenopus laevis</i>	I	0,123	33,4	5,9	"	[8]
<i>Rana arvalis</i>	I	0,147	17,3	28,8	"	[17]
<i>R. temporaria</i>	I	0,109	27,4	12,9	"	"
<i>R. lessonae</i>	I	0,119	26,9	15,0	"	"
<i>R. ridibunda</i>	I	0,157	24,8	18,1	"	"

* I — эмбриологическая единица времени τ_e (Детлаф и др., 1981); II — эмбриональное развитие; III — личинка; IV — куколка.

эмпирических точек, равномерно распределяющихся в исследованном диапазоне температур.

Использованные нами данные весьма разнородны в этом отношении. В одних случаях исследовано развитие вида лишь при 3—5 значениях температуры. В других случаях использованы результаты, полученные для одного вида в разные годы, в разных водоемах, различными исследованиями. Обычно это вызывает повышенный разброс точек даже в средней части графика. При выборе одного из вариантов проведения прямой линии через точки контролем служило построение графика по уравнению (1) с полученными параметрами и его сравнение с расположением эмпирических точек из исходной таблицы. Подчеркивая приблизительность оценки параметров логистического уравнения для многих видов животных, считаем полезным широкое сопоставление полученных значений температурного коэффициента. Они оказались далеко не хаотичными, что впервые позволяет поставить на серьезную основу вопрос о количественной зависимости между температурными коэффициентами развития и обмена. Модельный анализ этой зависимости [11] теперь можно сопоставить с эмпирическими данными.

Значения температурного коэффициента у животных. Параметры логистического уравнения для разных видов животных приведены в таблице. Расчеты по литературным исходным данным выполнены на ПЭВМ. Из-за большого объема использованного разнородного материала нет возможности пояснить особенности выбора данных в отдельных случаях. Например, если развитие исследовано при разных температурах и значениях солености воды, то выбирали соленость, оптимальную для развития вида. Подробные детали, как и особенности расчетов по каждому виду, могут быть сообщены по запросу. Во многих случаях данные взяты не из оригинальных работ, а из обзоров, на которые и даются ссылки. К сожалению, не во всех случаях авторы указывают

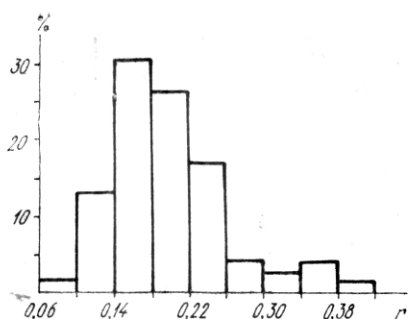


Рис. 1. Распределение исследованных животных по величинам температурного коэффициента развития ($n=76$)

размерность t . Несмотря на указанную приближенность оценок по отдельным видам, значения температурного коэффициента для единообразия даны до третьей значащей цифры.

Обсуждение. Сравнение полученных значений температурного коэффициента развития показывает, что они в большинстве своем относительно близки у животных самой разной таксономической принадлежности. Поскольку из-за ограниченности данных по многим видам расчеты заведомо приближительны, можно предположить, что по крайней мере часть значений определяется случайным разбросом

вокруг среднего значения, связанным с ошибками расчетов. Поэтому построен график распределения полученных величин (рис. 1). Можно видеть, что в относительно узкий интервал значений температурного коэффициента развития (от 0,10 до 0,26) попадает 87% всех точек, а 74% их находится в еще более узких пределах (от 0,14 до 0,26). Это свидетельствует, что даже приближенные расчеты позволяют выявить генеральную тенденцию относительно постоянства температурного коэффициента развития, среднее значение которого составляет около 0,16—0,18.

Полученные результаты важны как признак существования общеприродной закономерности, отражающей единую для всех пойкилотермов количественную реакцию процессов развития на изменение температурных условий. Это эмпирическое обобщение согласуется с предсказаниями модельного анализа [11]. Действительно, объединение в единой модели термозависимости развития и обмена показало, что если справедливо заключение об относительном постоянстве температурного коэффициента Q_{10} при генеральном среднем его значении около 2,25

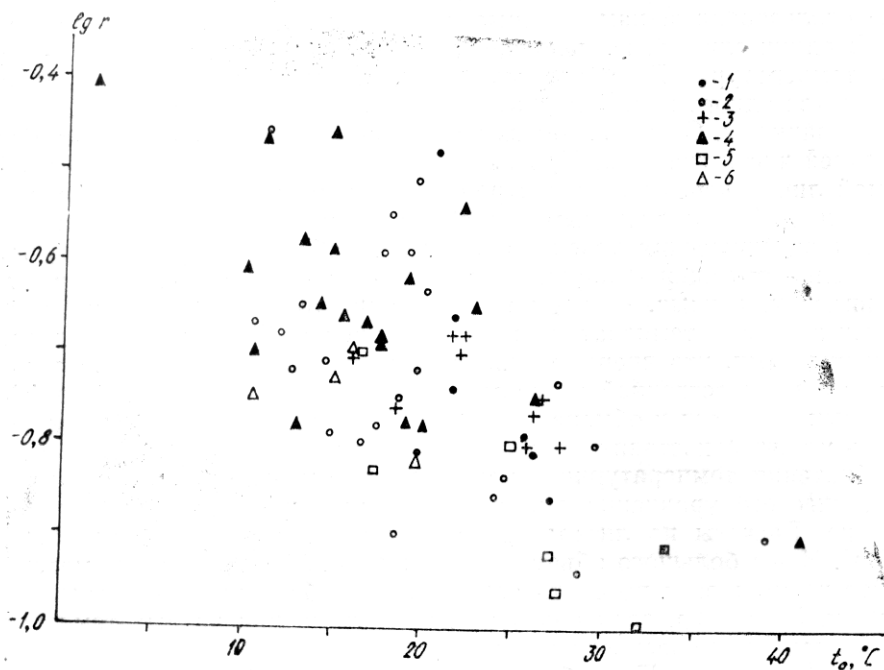


Рис. 2. Связь между температурным коэффициентом развития и параметром t_0 , отражающим теплолюбивость вида:

1 — нематоды; 2 — ракообразные; 3 — насекомые; 4 — рыбы; 5 — амфибии; 6 — прочие

[5], то отсюда следует, что развитие всех пойкилотермов является энергетически оптимальным при $r=0,16$.

В настоящем сообщении внимание сконцентрировано на эмпирической проверке модельных построений с привлечением расчетных значений температурных коэффициентов. В связи с этим отметим, что различия r у разных видов объясняются не только случайным разбросом вокруг средней. На величину температурного коэффициента несомненное влияние оказывает такой фактор, как теплолюбивость вида. В рамках логстической модели термозависимости развития показателем теплолюбивости может служить параметр t_0 . Отложив значения температурного коэффициента против t_0 (рис. 2), убеждаемся в тенденции снижения r у теплолюбивых видов. Ограничимся этим предварительным заключением, поскольку для более детального анализа желательны отбраковка точек, где сравниваемые параметры рассчитаны по ограниченными материалам, и дополнение массива данных надежными сведениями по другим видам животных. Многие работы с подходящими материалами пока не удалось использовать. Поэтому изложенные результаты и выводы заслуживают дальнейшей проверки и детализации*.

1. Берман Д. Т., Горголюк С. И., Нейфах А. А. Зависимость скорости эмбрионального развития от температуры у сибирского углозуба и тритона обыкновенного // Онтогенез. — 1987. — 18, № 3. — С. 247—255.
2. Битюксва Ю. Е., Ткаченко Н. К., Чепурнов А. В. Термочувствительности калкана *Psetta maotica* (Pallas) (Scophthalmidae) в период эмбрионального развития при искусственном выращивании // Вопр. ихтиологии. — 1984. — Вып. 3. — С. 459—463.
3. Бордзиловская Н. П., Детлаф Т. А. Аксолотль *Ambystoma mexicanum* Cope // Объекты биологии развития. — М.: Наука, 1975. — С. 370—391.
4. Бузников Г. А., Подмарев В. К. Морские ежи *Strongylocentrotus dröbachiensis*, *S. nudus*, *S. intermedius* // Там же. — С. 188—216.
5. Винберг Г. Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. — Л.: Наука, 1987. — С. 5—34.
6. Владимирцев В. Б. Термочувствительность эмбрионов черноморской султанки *Mullus barbatus ponticus* Essipov на разных этапах развития // Экология моря. — 1987. — Вып. 26. — С. 82—88.
7. Давыдов П. В., Шубравый О. И., Весецкий С. Г. Продолжительность митотического цикла в период синхронных делений дробления у морской звезды *Asterina pectinifera* (Müller et Troschel) // Онтогенез. — 1989. — 20, № 11. — С. 58—62.
8. Детлаф Т. А., Руднева Т. В. Шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* Daudin // Объекты биологии развития. — М.: Наука, 1975. — С. 392—441.
9. Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И. Развитие осетровых рыб. — М.: Наука, 1981. — 224 с.
10. Дуварова А. С. Влияние температурного режима инкубации на продолжительность эмбрионального развития карпа и растительноядных рыб // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1980. — Вып. 154. — С. 87—98.
11. Заика В. Е., Макарова Н. П. Взаимность температурных зависимостей онтогенетического развития и обмена // Севастополь, 1991. — 90 с. — Деп. в ВИНТИ 29.04.91 № 1785-В 91.
12. Игнатьева Г. М. Радужная форель *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 // Объекты биологии развития. — М.: Наука, 1975. — С. 278—307.
13. Игнатьева Г. М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. — М.: Наука, 1979. — 176 с.
14. Игумнова Л. В. Временные закономерности зародышевого развития стерляди // Онтогенез. — 1985. — 16, № 1. — С. 67—72.
15. Кожанчиков И. В. К вопросу о жизненном термическом оптимуме. VIII // Зоол. журн. — 1943. — 25, вып. 1. — С. 27—35.
16. Константинов А. С. Влияние температуры на скорость роста и развития личинок хирономид // Докл. АН СССР. — 1958. — 120, № 6. — С. 1362—1365.
17. Мазин А. Л., Детлаф Т. А. Зависимость продолжительности одного митотического цикла в период синхронных делений дробления (t_0) от температуры у четырех видов Рапа // Онтогенез. — 1985. — 16, № 4. — С. 382—388.
18. Медников Б. М. Эволюционные аспекты термоллабильности развития насекомых // Усп. совр. биологии. — 1966. — 61, вып. 2. — С. 247—259.
19. Медников Б. М. Температура как фактор развития // Внешняя среда и развивающийся организм. — М.: Наука, 1977. — С. 7—52.
20. Мещеряков В. Н. Прудовик *Lymnaea stagnalis* L. // Объекты биологии развития. — М.: Наука, 1975. — С. 53—94.

* В расчетах параметров большую помощь оказала Н. И. Иванова, которой автор выражает глубокую признательность.

21. Митянина И. Ф. Рост ювенильных особей *Daphnia magna* в зависимости от температуры // Вести АН БССР. Сер. биология. — 1980 — № 5. — С. 91—92.
22. Саат Т. В., Тамбетс А. И. Зависимость темпа дробления яиц речной миноги *Lamprolra fluviatilis* от температуры // Онтогенез. — 1990. — 21. — С. 605—611.
23. Хмелева Н. Н. Закономерности размножения ракообразных // Минск: Наука и техника, 1988. — 208 с.
24. Blaxter J. H. S. Herring rearing. H. // Marine Research. (London). — 1956. — N 5. — 19 p.
25. Davidson J. On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures // J. Animal Ecology. — 1944. — 13, N 1. — P. 26—38.
26. Forrester C. R., Alderdice D. F. Effects of salinity and temperature on embryonic development of the pacific cod (*Gadus macrocephalus*) // J. Fish. Res. Board (Canada). — 1966. — 23, N 3. — P. 319—340.
27. Heip C., Smol N., Absillis V. Influence of temperature on the reproductive potential of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda: Oncholaimidae) // Mar. Biology. — 1978. — 45, N 2. — P. 255—260.
28. Hopper B. E., Fell J. W., Cefalu R. C. Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system // Ibid. — 1973. — 23, N 2. — P. 293—296.
29. Lasker R. An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development, and growth of pacific sardine embryos and larvae // Copeia. — 1964. — N 2. — P. 399—405.
30. Ryland J. S. Effect of temperature on the embryonic development of the plaice. *Pleuronectes platessa* L. (Teleostei) // J. exp. mar. Biol. Ecol. — 1975. — 18, N 2. — P. 121—137.
31. Westerhagen H. von. Incubation of garpike eggs (*Belone belone* Linné) under controlled temperature and salinity conditions // J. mar. biol. Ass. UK. — 1974. — 54, N 3. — P. 625—634.

Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского
АН Украины, Севастополь

Получено
30.05.91

V. E. ZAIKA

TEMPERATURE COEFFICIENT OF DEVELOPMENT OF POIKILOTHERMIC ANIMALS

Summary

Parameters of the logistic equation (Davidson, 1944) for many species of poikilothermic animals (from nematodes to amphibians) have been calculated proceeding from the data of literature concerning duration of development at different temperatures. An analysis has shown that the modal value of the temperature coefficient of development (TCD) is from 0.16 to 0.18, 74% of the data correspond to the TCD values from 0.14 to 0.26. It is found that TCD decreases with an increase of the species thermophily. The results obtained agree with the conclusions of the model analysis of the connection between thermal dependence of development and metabolism.