

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КАРАДАГСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ

ПРОВ 2010

ПРОВ 98

Пров. 1960

ТРУДЫ

КАРАДАГСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

Выпуск 17

Севастопольская
БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
БИБЛИОТЕКА
№ 15457

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
КИЕВ—1961

О ПОГЛОЩЕНИИ КИСЛОРОДА ГРЕБНЕВИКАМИ
PLEUROBRACHIA PILEUS О. Ф. МÜLLER
РАЗНЫХ РАЗМЕРОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ
ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЕНОСТИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Л. П. Лазарева

ВВЕДЕНИЕ

Изучение газообмена кишечнополостных представляет большой интерес, так как, с одной стороны, такие данные дают возможность более полно судить об эволюционном развитии обменных процессов у беспозвоночных, а с другой — на основании данных по потреблению кислорода можно рассчитать суточную потребность этих животных в пище, а следовательно, определить их роль в общей экономике моря.

Однако по газообмену кишечнополостных литературных сведений имеется очень мало.

Ледебур (1939), Цеутен (1947) и другие ученые установили, что интенсивность обмена кишечнополостных, рассчитанная на живой вес, чрезвычайно низка по сравнению с таковой у других животных, то выражается обычными величинами при расчете на сухой вес и содержание азота.

Влияние факторов внешней среды на газообмен кишечнополостных не изучалось.

В течение 1959—1960 гг. нами был проведен ряд опытов по выяснению интенсивности поглощения кислорода гребневиками *Pleurobrachia pileus* в зависимости от температуры и солености воды, а также от размеров подопытных животных.

В наших условиях гребневики встречались как в теплое, так и в холодное время года, но периоды особенно большой их численности — «вспышек» — чередовались с периодами, когда их было мало или они совсем исчезали. Это объясняется, очевидно, сроками их размножения, а также сгонно-нагонными явлениями. Молодые стадии гребневиков встречались в планктоне круглый год, но особенно многочисленными они были

с сентября по декабрь. В это время в наших уловах среди массы молодых гребневиков лишь единично встречались взрослые особи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гребневики для экспериментов собирались в море икорной сеткой почти всегда в утренние часы (7—9 часов). После доставки в лабораторию их выдерживали около часа при температуре опыта. Респираторами служили мерные цилиндры с притертymi пробками емкостью около 600 см^3 . Эти цилиндры наполняли посредством сифона профильтрованной морской водой, затем один из них оставляли в качестве контрольного, а в остальные помещали подопытных животных. Количество их в каждом сосуде варьировало от 8 до 15 экземпляров (обычно использовалось 10 экз.). Время экспозиции определялось в зависимости от температуры воды от 4 до 7 часов. Содержание кислорода определялось по Винклеру. По окончании срока экспозиции отбирались пробы на кислород из опытных и контрольных сосудов. Перед взятием пробы на кислород цилиндры несколько раз переворачивали, чтобы кислород равномерно распределился в воде. Иногда с этой целью помещали в цилиндр металлический поплавок, приводимый в движение снаружи магнитом. По окончании опыта гребневиков обсушивали фильтровальной бумагой до исчезновения влажного пятна и взвешивали на технических весах. Для получения сухого веса гребневиков тщательно высушивали на солнце до постоянного веса, а затем на несколько дней помещали в эксикатор. Было установлено, что после пребывания в эксикаторе их вес обычно не изменялся. Поглощение кислорода гребневиками определяли по разности его содержания в опытном и контрольном сосудах, а затем рассчитывалось потребление кислорода в час на 1 г живого, а также сухого веса и на 1 экземпляр в час. Содержание кислорода в сосудах обычно составляло 80—90% насыщения. Всего было проведено 180 респирационных опытов.

Зависимость интенсивности газообмена гребневиков от их веса

Интенсивность энергетического обмена (Ивлев, 1959) во всех случаях зависит от соотношения активных элементов тела, где развертываются метаболические процессы, и суммарной массы индифферентных элементов (костная ткань, полостные жидкости и т. д.).

Ткани гребневиков содержат колоссальное количество воды (по нашим данным, сухой вес гребневиков составляет всего 2,3% от сырого веса). Естественно, что интенсивность их дыхания, рассчитанная на сырой вес, чрезвычайно низкая. Она составляет сотые и тысячные доли мг кислорода на 1 г живого веса в час.

Закономерное снижение интенсивности обмена с возрастанием массы тела отмечалось многими авторами для различных животных.

Было найдено параболическое уравнение, отражающее зависимость между обменом веществ животного и весом его тела — $Q = aW^k$, где Q — общий обмен веществ животного, a — обмен веществ животного, вес которого равен единице, W — вес животного и k — отвлеченное число. Для многих животных (рыбы, насекомые, ракообразные) общий обмен пропорционален весу, возведенному в степень, близкую к 0,8, а интенсивность обмена — весу в степени — 0,2 (Винберг, 1950, 1956; Ивлев, 1959; Винберг и Беляцкая, 1959; Винберг и Хартова, 1953) и т. д.

При изучении интенсивности дыхания (поглощение кислорода на 1 г веса в час) гребневиков различных размеров выделяли четыре размерных группы гребневиков (измерялась величина наименьшего диаметра).

Группа	Размеры (в мм)	Средний вес 1 экз. (в г)
I	3—6	0,06—0,12
II	6—8	0,13—0,2
III	8—10	0,21—0,3
IV	10—12	0,31—0,45

Для гребневиков параболическое уравнение также оказалось приемлемым, причем в данном случае a — это обмен гребневика, вес которого равен 0,1 г.

На рис. 1 представлена в логарифмической системе координат зависимость между скоростью потребления кислорода гребневиками и их весом при температуре от 17 до 20°. Верхняя прямая построена на основании весенне-летних данных 1959 г., нижняя — на основании летне-осенних данных. Следует отметить, что в весенне-летний период (с марта по июнь) наблюдалось увеличение интенсивности дыхания гребневиков по сравнению с интенсивностью дыхания в другие месяцы при одинаковых размерах подопытных животных, температуре и солнечности (рис. 1). Выяснение причин сезонных изменений интенсивности обмена гребневиков требует особых наблюдений. Таким образом, для гребневиков параболическое уравнение принимает следующий вид (параметры уравнения найдены графически): для весенне-летнего периода $Q = 0,0032 \cdot W^{0,625}$, для летне-осеннего периода $Q = 0,0017 \cdot W^{0,625}$.

Влияние температуры на интенсивность дыхания гребневиков

Большинство исследователей, изучавших влияние температуры на процессы дыхания водных животных, отмечает закономерное увеличение скорости респирации с повышением температуры. Крограм (1914, 1916) (цитировано по Зернову, 1935) была установлена эмпирическая зависимость между этими величинами (так называемая «нормальная кривая Крограм»), которой широко пользуются для расчетов применительно к пойкилотермным животным.

Нами вычислены значения температурного коэффициента Q_5 для интервалов температур в 5° (табл. 1) для всех четырех размерных групп гребневиков.

Таблица 1

Изменения Q_5 в зависимости от температуры при интервалах ее в 5°

Интервалы температур	I	II	III	IV
0,5—5	2	2	2,5	—
5—10	2,1	1,8	1,8	—
10—15	1,6	1,4	1,5	—
15—20	1,3	1,3	1,3	1,9
20—25	0,85	0,81	0,87	0,84

К сожалению, с гребневиками IV группы не удалось работать при низких температурах ввиду их отсутствия в холодное время года.

Обычно с понижением температуры температурный коэффициент Q_5 имеет тенденцию увеличиваться, а с повышением, наоборот, уменьшается. Когда температура достигает определенного предела, Q_5 становится равным 1, а затем и отрицательной величиной, то

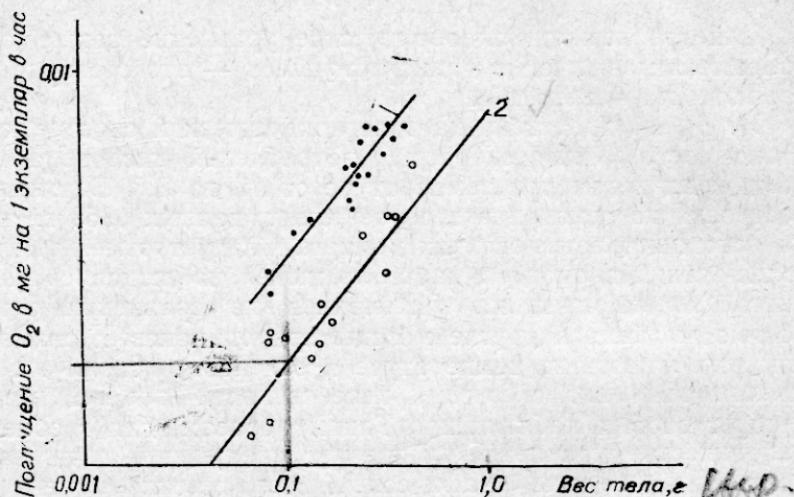


Рис. 1. Зависимость поглощения O_2 от веса тела гребневиков:

1 — данные весенне-летнего периода; 2 — данные летне-осеннего периода.

есть интенсивность дыхания не только не растет, но, наоборот, падает, вплоть до гибели животного. Это установил еще Крог (1916, 1941), а также Еге и Крог (1914). Как видно из табл. 1, Q_5 увеличивается в интервалах более низких температур. В интервалах 20—25° Q_5 меньше единицы, что объясняется угнетением дыхания гребневиков при этих температурах. Как видно из рис. 2 и 3, кривая зависимости дыхания от температуры после 21—22° резко падает.

Будучи холодолюбивыми животными, гребневики чувствовали себя подавленно при температуре выше 18—20°, они жили в лабораторных условиях всего несколько часов. Температура 26° для них оказалась летальной, при ней они быстро погибали. При температуре, не превышающей 14°, они чувствовали себя вполне нормально и оставались живыми в лаборатории в течение двух-трех дней.

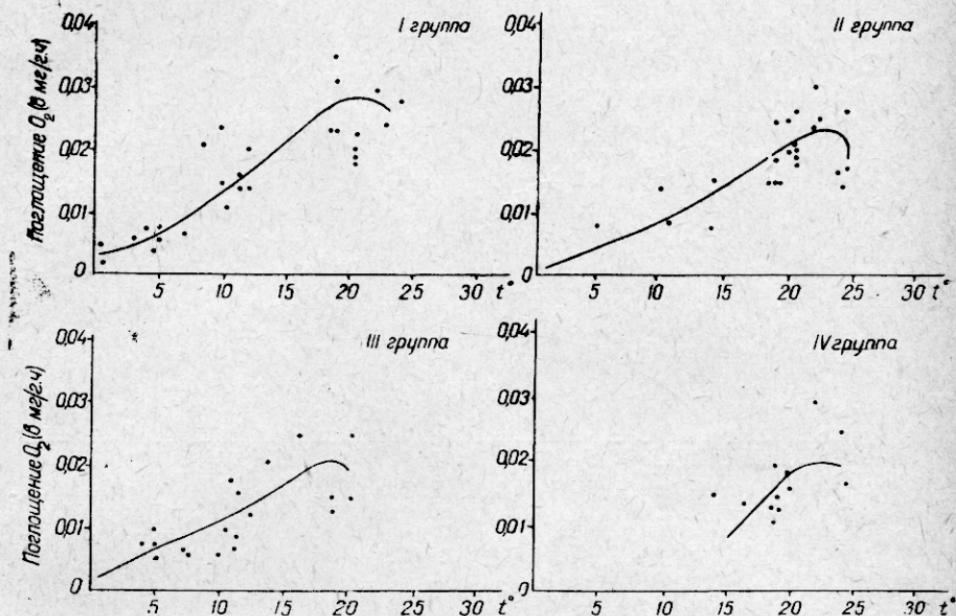


Рис. 2. Влияние температуры на интенсивность дыхания гребневиков *Pleurobranchia pileus* всех четырех размерных групп при расчёте на сырой вес.

На рис. 2 и 3 изображено изменение интенсивности поглощения кислорода гребневиками в зависимости от температуры для всех четырех размерных групп в диапазоне от 0,5 до 25°. Для построения этого графика использованы данные, полученные за период с августа 1959 г. по февраль 1960 г.

Как уже указывалось выше, гребневики содержат в своих тканях колоссальное количество воды, поэтому интенсивность их дыхания, рассчитанная на сырой вес, весьма незначительна. Так, например, гребневики I размерной группы поглощают в среднем на 1 г сырого веса 0,004 мг O_2 в час при 0,5° и 0,028 мг O_2 в час при 21°, гребневики II и III групп поглощают соответственно 0,003 и 0,002 мг O_2 в час при температуре 0,5°, 0,023 и 0,021 мг O_2 при 20—22°. При расчете на сухой вес получаем максимальные величины поглощения O_2 для животных I и II групп — 1,55 — 1,65 мг/час, а минимальные — 0,1—0,15 мг/час на 1 г сухого веса. Животные III группы потребляют от 0,15 до 1,33 мг O_2 на 1 г сухого веса в час и т. д.

В работе Ледебура (1939) приводятся данные по интенсивности

дыхания некоторых кишечнополосстных, полученные Тилем, МакКлендоном, Крумбахом и др. Для медуз и гребневиков получены следующие цифры: *Aurelia aurita* поглощает 1851—1259 см³ О₂ на

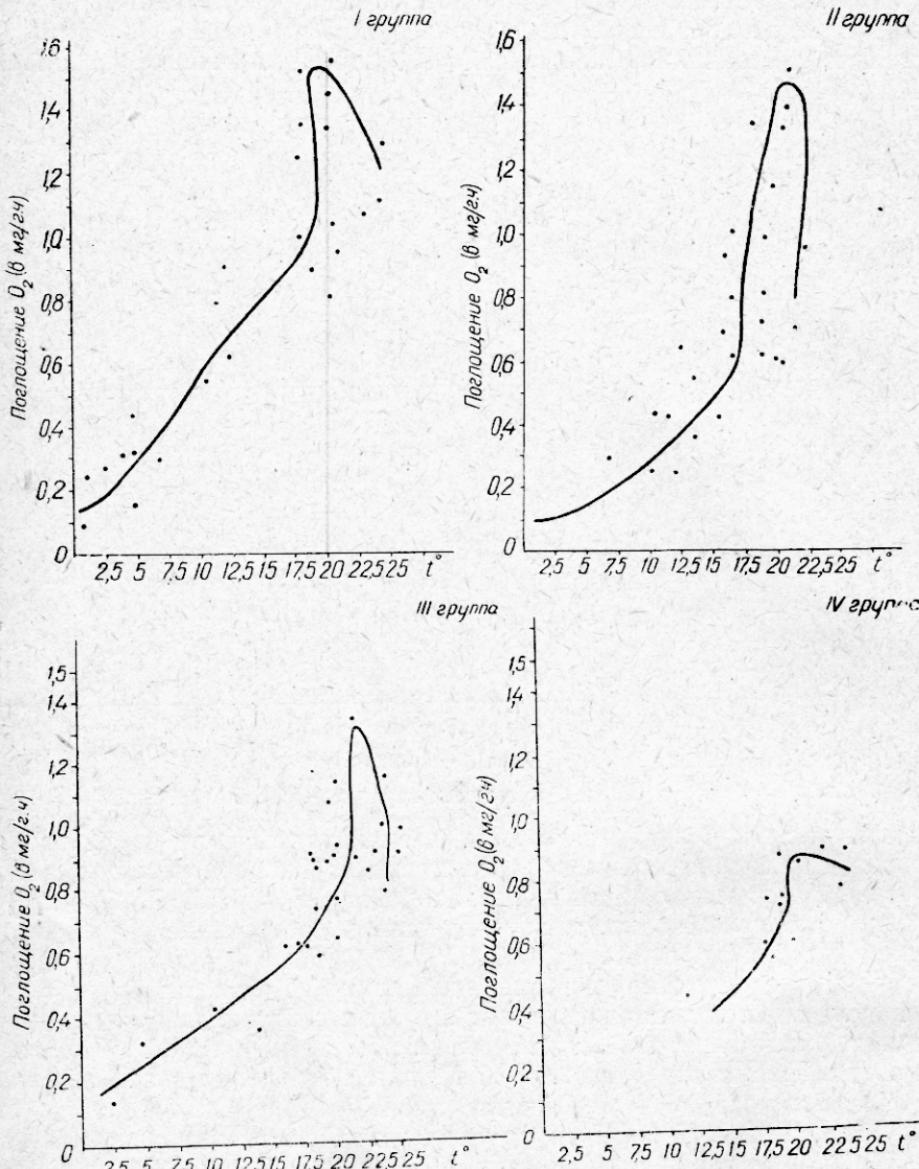


Рис. 3. Интенсивность дыхания гребневика *Pleurobrachia pileus* в зависимости от температуры при расчете на сухой вес для всех четырех размерных групп.

1 кг сухого веса в час, *Rhizostoma pulmo* — 1356—1560 см³, *Beroë oreneris* — 930 см³, *Cestus veneris* — 1562—2420 см³. Эти данные несколько выше полученных нами для гребневика *Pleurobrachia pileus*.

Влияние температуры на кислородный порог гребневиков

Мы определяли кислородный порог гребневиков при различных температурах. Для получения воды с малым содержанием кислорода в бутыль с профильтрованной морской водой помещались зеленые водоросли, главным образом кладофора и энтероморфа. Затем бутыль обматывали черной матерью и оставляли горлышко открытым на полтора-две суток. Если животные при помещении в такую воду сразу погибали, в нее добавляли немного свежей морской воды с тем, чтобы организмы некоторое время могли жить в этой воде и погибали бы только по использовании доступных им запасов кислорода. Проба на кислород бралась из опытного сосуда в момент гибели животных.

Ряд исследователей (Ивлев, 1938; Никифоров, 1953; Лозинов, 1952) показали, что кислородный порог животных и критические концентрации кислорода зависят от температуры, увеличиваясь при ее повышении, и наоборот. Как показали наши наблюдения, кислородный порог гребневиков повышается при повышении температуры, но очень незначительно. Вообще кислородный порог гребневиков очень низок. Даже при 21° они погибают лишь тогда, когда содержание кислорода достигает $0,38 \text{ мг/л}$, что составляет $4,6\%$ насыщения при данной температуре. При 12° они погибают при концентрации кислорода $0,22 \text{ мг/л}$, то есть при $2,2\%$ насыщения, причем способны несколько дней жить при пониженном содержании кислорода. Следует отметить, что более мелкие животные имеют немного более высокий кислородный порог. Например, при 12° кислородный порог гребневиков I группы составляет $0,28 \text{ мг/л}$ (или $2,8\%$ насыщения), в то время как гребневики III группы гибнут, как уже говорилось выше, при содержании кислорода $2,2 \text{ мг/л}$.

Поглощение кислорода гребневиками в зависимости от солености среды

По Беляеву (1951), существует два основных направления приспособления к солевым условиям:

1. Приспособление тканей организма к нормальному функционированию в условиях измененной (в прямой зависимости от окружающей среды) концентрации полостной жидкости.

2. Развитие способности поддерживать постоянное осмотическое давление внутренней среды независимо от изменения внешней солености.

Кишечнополостные, как и другие низшие беспозвоночные, пошли по первому пути. В отличие от многих других морских беспозвоночных, кишечнополостные находятся в состоянии изотонии с окружающей средой. Нами изучалось поглощение кислорода гребневиками как при резкой, так и при постепенной смене солености.

Воды малой солености получали разведением морской воды пресной, а воды больших соленостей — путем добавления к морской воде концентрата, полученного выпариванием морской воды на солнце в больших эмалированных кюветах. Мы провели семь серий опытов по влиянию резкой смены солености на дыхание гребневиков при температурах от 3 до 25°. Животные из воды нормальной для Черного моря солености (17—18%) непосредственно помещались в воды других соленостей. Диапазон используемых соленостей был от 5 до 30% с интервалами 2,5%.

Некоторые авторы (Зенкевич, 1938; Беляев, 1951—1954) отмечают, что в разбавленной морской воде морские беспозвоночные набирают воду и за счет этого значительно увеличивают вес. В водах же сильно повышенной солености они теряют воду, а значит и свой вес. Поэтому по окончании срока экспозиции животные, находившиеся в разбавленной воде, последовательно проводились через ряд вод возрастающей солености вплоть до нормальной черноморской воды. Гребневиков, опыты с которыми ставились при повышенной солености, проводили через ряд вод убывающей солености. Таким образом, в наших расчетах всегда учитывался вес гребневиков при нормальной солености воды Черного моря.

По данным А. Ф. Карпевич (1958), наиболее высокое потребление кислорода имеет место в оптимальных солевых условиях. Иногда в резко неблагоприятных солевых условиях потребление кислорода сначала резко повышается, а затем падает, приводя животных к гибели. Как и следовало ожидать, при низких температурах диапазон оптимальных соленостей у гребневиков шире, чем при высоких. При низких температурах (3—11°) в случае резкой смены солености среды мы наблюдали низкую и почти неизменную интенсивность газообмена в диапазоне от 18 до 10%, и лишь при 7,5% и ниже наблюдалось некоторое снижение потребления кислорода. Наоборот, при 11° в водах повышенной солености интенсивность дыхания значительно возрасла. При температуре 20° уровень газообмена гребневиков был гораздо выше, чем при низких температурах во всех солевых точках. Он почти не изменялся в диапазоне 12,5—20%, а затем как с повышением, так и с понижением солености снижался, давая некоторое повышение в сублетальной солености (30%). На рис. 4 представлено поглощение кислорода гребневиками в различных соленостях при температуре 3 и 20°. При температуре 24° также была проведена серия опытов при разных соленостях, но полученная кривая носит очень хаотический, неправильный характер. При температуре 24° наиболее неблагоприятным фактором для гребневиков являлась высокая температура, чем объясняются резкие колебания и резкое падение потребления кислорода уже при 15—20%.

Поведение гребневиков при различных температурах в водах разных соленостей также отличалось. При низких температурах

они лишь при очень низких (ниже 10‰) или, наоборот, очень высоких (27,5—30‰) соленостях впадали в состояние солевого анабиоза и, когда их помещали в воду нормальной солености, быстро приходили в нормальное состояние. При 20° они впадали в состояние анабиоза уже в водах 10 и 25‰, хотя по истечении примерно часа вновь начинали работать ресничками. В водах более или менее соленых они оставались в состоянии анабиоза до конца опыта. При 24° гребневики уже при 15—20‰ впадали в состояние солевого анабиоза.

Опытами Карпевич (1947, 1955, 1958), Жирмунского и Киселевой (1957) и др. было показано, что у некоторых видов солевая адаптация значительно увеличивает солевой диапазон (его называли потенциально благоприятной зоной для данного вида) или срок выживания в сублетальных солевых условиях.

Нами проведено 10 опытов с целью выяснения влияния постепенной смены солености на потребление кислорода *Pl. pileus*. Опыты ставились при температурах 17—22°, потому что при более низких температурах нет резких колебаний в потреблении O_2 гребневиками при изменении солености среды. Часть гребневиков перед началом экспозиции проводилась через ряд вод убывающих (или возрастающих) соленостей вплоть до солености опыта, причем в каждой воде они выдерживались до получаса, а при солености опыта — час. Другая часть животных непосредственно помещалась в воду необходимой солевой концентрации.

Как видно из табл. 2, поглощение кислорода у тех и других было почти одинаковым.

Исходя из наших данных мы склонны считать гребневика *Pl. pileus* в достаточной степени эвригалинным организмом, особенно при низких температурах, что подтверждает и широкий ареал его распространения. По данным Линдквист (1958), этот вид обитает у северных берегов Балтийского моря в слоях воды ниже 50 м. Его распространение ограничивается изогалиной

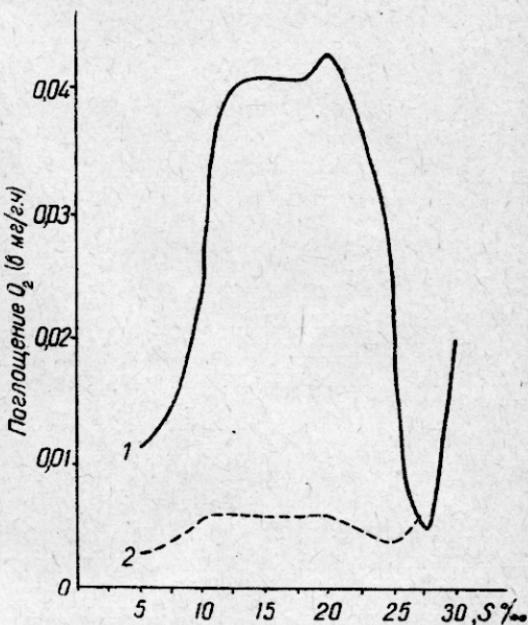


Рис. 4. Влияние солености на поглощение кислорода гребневиком *Pleurobranchia pileus*: 1 — при температуре 20°; 2 — при температуре 3°.

Таблица 2

Поглощение кислорода гребневиками при резкой и постепенной смене солености среды (данные 1960 г.)

Дата	Температура воды, °C	S, %	Средний вес подопытных животных, г	Поглощение O ₂ на 1 г живого веса в час, мл	
				Адаптированные гребневики	Неадаптированные гребневики
9.VI	17,5	7,5	0,23	0,01	0,012
9.VI	17,5	10	0,25	0,012	0,08
15.VI	20	27,5	0,15	0,012	0,014
17.VI	21	7,5	0,16	0,016	0,018
17.VI	21	5	0,15	0,05	0,04
23.VI	20,2	20	0,27	0,011	0,013
23.VI	20,2	25	0,2	0,013	0,014
27.VIII	22	10	0,14—0,18	0,017	0,015
28.VII	22	15	0,16	0,010	0,010
28.VII	22	25	0,09—0,13	0,016	0,018

6,3—7%₀₀. Обитает он и в морях с полной (около 35%₀₀) соленостью — Средиземном, Баренцевом и др. Можно предположить, что его проникновению в Азовское море препятствует не низкая соленость, а высокая температура.

ВЫВОДЫ

1. В течение 1959—1960 гг. был проведен ряд опытов по выяснению зависимости поглощения кислорода гребневиками *Pleurobranchia pileus* O. F. Müller от температуры и солености воды, а также от размеров и состояния подопытных животных. Все респираторные опыты проведены при помощи метода замкнутых сосудов. Содержание кислорода определялось по методу Винклера. Поглощение кислорода гребневиками определяли по разности его содержания в опытном и контрольном сосудах, а затем рассчитывали потребление кислорода в час на 1 г живого, а также и сухого веса и на 1 экземпляр в час.

2. Зависимость общего энергетического обмена гребневиков от веса выражается параболической формулой $Q = 0,0032 \cdot W^{0,625}$ для весенне-летнего периода и формулой $Q = 0,0017 \cdot W^{0,625}$ для летне-осеннего при температуре, близкой к 18,5°.

3. Интенсивность дыхания гребневиков увеличивается с возрастанием температуры, но в интервалах 20—25° Q_5 становится меньше единицы, что объясняется угнетением дыхания гребневиков при этих температурах. Температура 26—27° оказалась для них летальной.

4. Определялся кислородный порог гребневиков при различных температурах.

По нашим данным, их кислородный порог очень низок, даже при 21° он составляет 0,38 мг/л, или 4,6% насыщения при данной температуре.

5. Был проведен ряд опытов по выяснению влияния как резкой, так и постепенной смены солености на дыхание гребневиков при разных температурах. При низких температурах диапазон оптимальных соленостей расширяется.

6. По нашим данным, предварительная адаптация к солевым условиям не влияет на дыхание гребневиков.

7. Мы склонны считать гребневика *Pl. pileus* в достаточной степени эвригалинным организмом, особенно при низких температурах, что подтверждается также широким ареалом его распространения.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев Г. М., Оsmотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености, «Tr. Всес. гидробиол. об-ва», т. III, 1951.

Бунгова В. Г., Гордеев О. Н., Интенсивность потребления кислорода раками *Asellus aquaticus* L., Уч. зап. Карельского пединститута, т. V, 1957.

Винберг Г. Г., Интенсивность обмена и размеры ракообразных, Журн. общ. биол., т. XI, № 5, 1950.

Винберг Г. Г., Хартова Л. Е., Интенсивность обмена у мальков карпа, ДАН СССР, т. 39, № 6, 1953.

Винберг Г. Г., Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Белорусск. гос. ун-та им. Ленина, 1956.

Винберг Г. Г., О зависимости интенсивности обмена у членистоногих от величины тела, Уч. зап. БГУ, вып. 26, серия биол., 1956.

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

Жирмунский А. В. и Киселева М. И., Приспособление черноморских актиний к повышенной солености, ДАН СССР, т. 116, № 3, 1957.

Зенкевич Л. А., Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных, ч. I — «Зоол. журн.», т. XVII, вып. 5, 1938; ч. II — «Зоод. журн.», т. XVII, вып. 6, 1938.

Ивлев В. С., Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена, «Журн. общ. биол.», т. XX, № 2, 1959.

Ивлев В. С., Влияние температуры на дыхание рыб, «Зоол. журн.», т. XVII, вып. 4, 1938.

Карпевич А. Ф., Отношение беспозвоночных Азовского моря к изменению солености, «Tr. ВНИРО», т. XXXI, вып. 1, 1955.

Карпевич А. Ф., Выносливость рыб и беспозвоночных животных при изменении солености среды и методы ее определения, «Tr. ВНИРО», 1958.

Лозинов А. Б., Отношение молоди осетровых к дефициту кислорода в зависимости от температуры, «Зоол. журн.», т. XXXI, вып. 5, 1952.

Мовчан В. А., Степень влияния температуры воды и индивидуального веса сеголетков карпа на интенсивность их дыхания, XII научн. сессия Киевск. ун-та, секция биол., 1955.

Никиторов Н. Д., Влияние солености на газовый обмен и выживаемость молоди семги, Изв. ВНИРО, т. XVIII, 1959.

Никиторов Н. Д., Предельные концентрации кислорода и предельная соленость для молоди промысловых рыб, Изв. ВНИОРХ, т. XXXIII, 1953.

Никитин В. Н. и Мальм Е. Н., Влияние кислорода, концентрации

водородных ионов и углекислоты на вертикальное распределение зоопланктона в Черном море, Тр. СБС, т. III, 1932.

Grainger J. N. R., Effects of changes of temperature on the respiration of certain Crustacea, «Nature», vol. 178, October 27, 1956.

Lindquist A., Über das Vorkommen von *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller) (Ctenophora) in den nördlichen Teilen der Ostsee. (Comment. Biol. Soc. Scient. fennica, т. 17, № 2, 1958).

Remane A., Zur Biologie des Jugendstadiums der Ctenophore *Pleurobrachia pileus* (O. Müller), Kieler Meeresforschungen, 1956, Band XII, № 1.

Leidebur J. F., Über die Atmung der Schwämme und Coelenteraten, Ergebnisse der Biologie, т. 16, 1939.

Zeuthen E., Body size and metabolic rate in the animal kingdom. (Comptes rendus des travaux du laboratoire Carlsberg, série chimique, vol. 26, № 3, 1947).