

## **Лекция 10.** Lect\_10\_Temper\_metabolizm

Факторы и условия. Трудности выявления лимитирующих факторов. Температура как экологический фактор.

Эктотермы и эндотермы. «Теплокровность» динозавров.

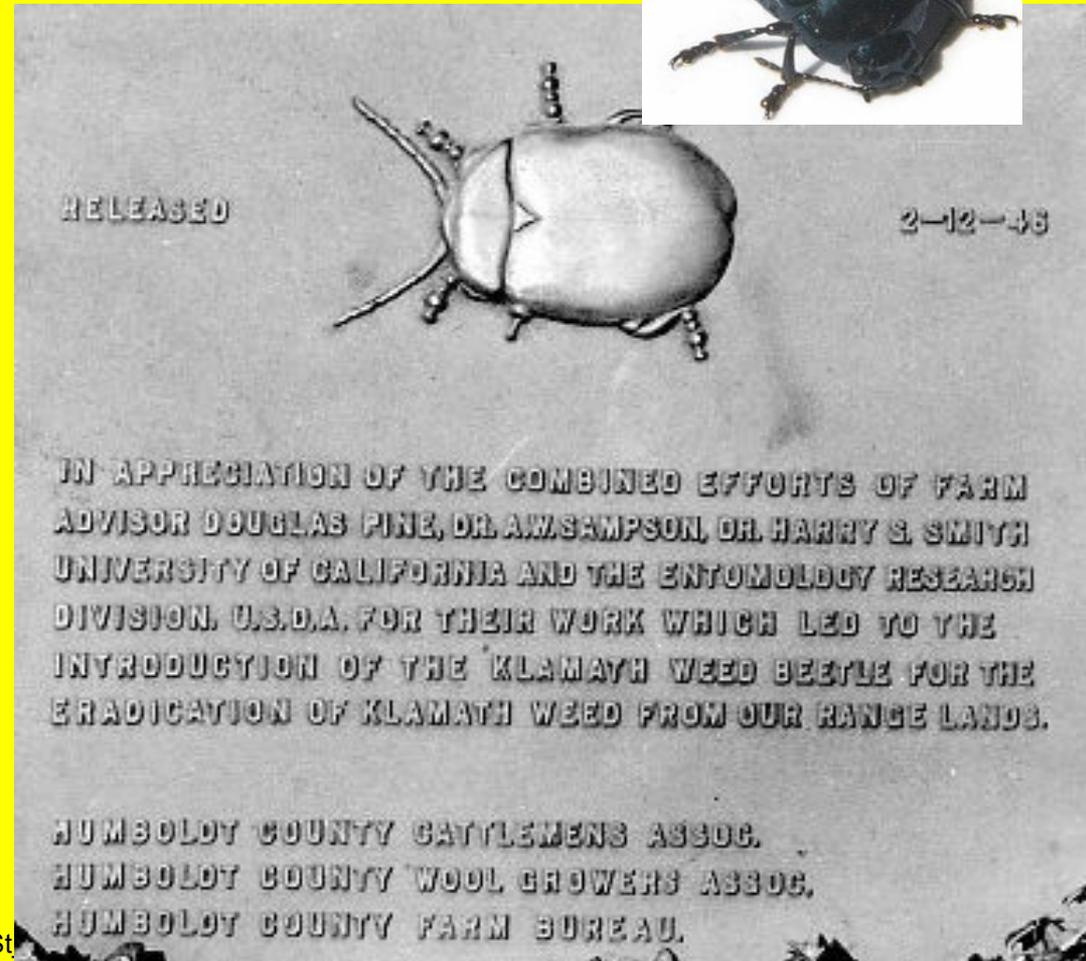
Расчет температуры животного по скорости его роста и массе тела. Состав зубной эмали как «палеотермометр».

Зависимость интенсивности обмена и скорости роста от температуры. Правило суммы температур. Зависимость скорости метаболизма от массы тела.

**ФАКТОРЫ**  
**(условия и ресурсы),**

**МЕТАБОЛИЗМ**

# Трудности выявления лимитирующих факторов *Hypericum perforatum* и *Chrysolina quadrigemina*



## Эктотермы и эндотермы

**«Пойкилотермные организмы»** (от греч. «poikilos» – пестрый, разнообразный), имеющие разную температуру

**«Гомойотермные организмы»** (от греч. «homoios» – одинаковый), имеющие одну и ту же температуру

**Использование  
эндотермами** тепла,  
**выделяемого в  
экзотермических** реакциях,  
**проводимых экзотермами**

**???**

**Пример – сорные  
куры**

***(Megapodius reinwardt),  
Australia***



***Leipoa ocellate***

**Megapodius reinwardt** красноногая кустарниковая курица (Australia)



<http://flickr.com/photos/87949960@N00/390616172>

# «Теплокровные»

## ДИНОЗАВРЫ

Gillooly J.F., Allen A.P., Charnov E.L.

[Dinosaur fossils predict body temperatures](#) // *PLoS Biol.* 2006. V. 4.

No. 8. p. e248 (вся статья в свободном доступе)



***Tyrannosaurus rex* во взрослом состоянии весил около 5 тонн. По-видимому средняя температура его тела превышала 30°C. Рис. с сайта:  
<http://www.futura-sciences.com/communiquer/g/showphoto.php/photo/1751/si/avant>**

Скелет *Tyrannosaurus rex* по кличке [Sue](#) по кличке Sue в честь палеонтолога [Susan Hendrickson](#), нашедшей этот скелет при раскопках в Южной Дакоте в 1990 г.

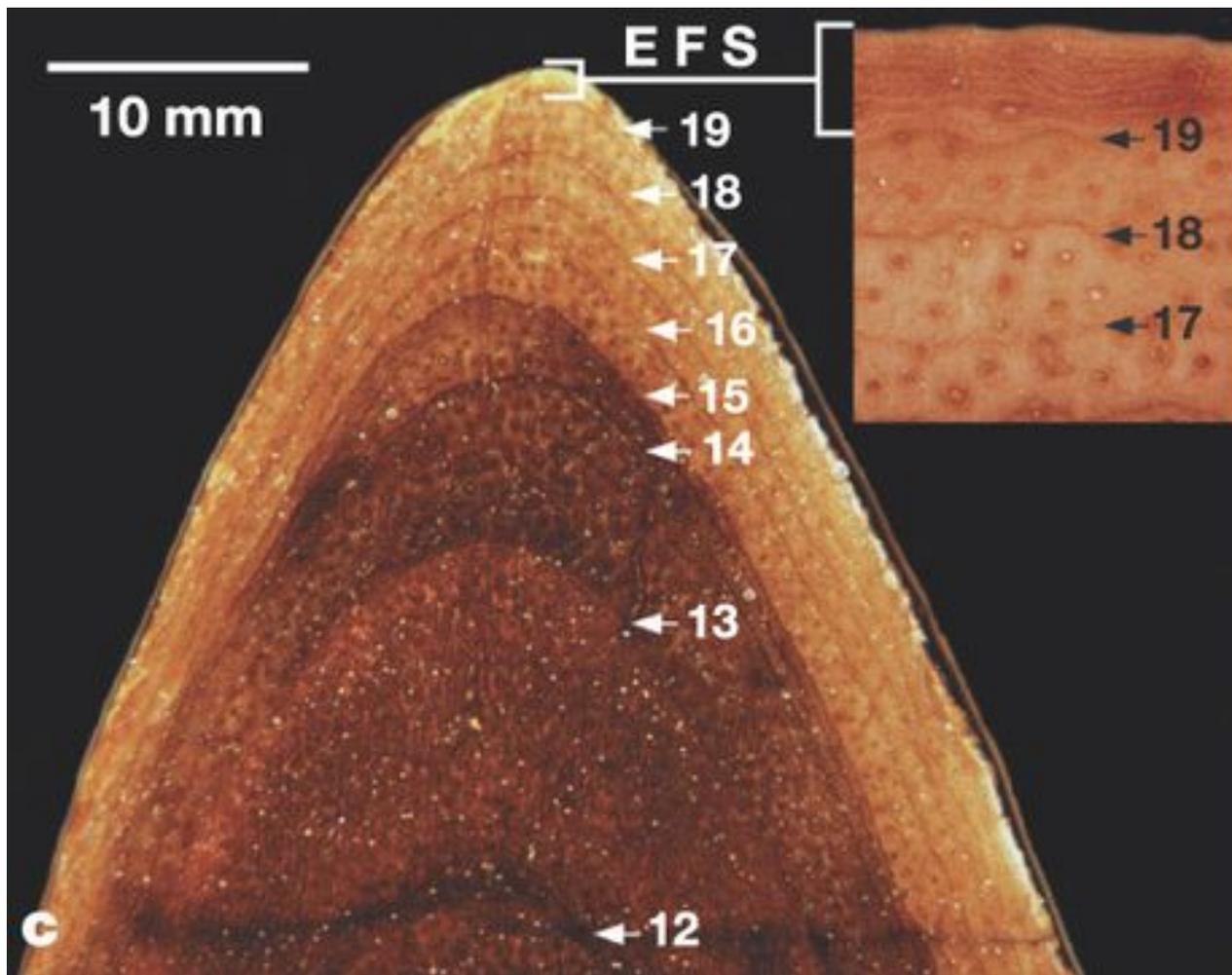


<http://www.richard-seaman.com/USA/Cities/Chicago/Landmarks/index.html>

***«Теплокровность» динозавров.***



[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/a/ab/Palais\\_de\\_la\\_Decouverte\\_Tyrannosaurus\\_rex\\_p1050042.jpg/800px-Palais\\_de\\_la\\_Decouverte\\_Tyrannosaurus\\_rex\\_p1050042.jpg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/a/ab/Palais_de_la_Decouverte_Tyrannosaurus_rex_p1050042.jpg/800px-Palais_de_la_Decouverte_Tyrannosaurus_rex_p1050042.jpg)



Срез ребра тираннозавра со слоями годового прироста. Цифры указывают год жизни. Наиболее активный рост был в 14-19 лет. Затем он резко замедлился. Это видно на вставке справа вверху, где линии после 19 лет идут очень тесно друг к другу (соответствующий участок помечен как EFS). Рисунок из: Erickson et al. 2004. [Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs](#) // *Nature*. V. 430. P. 772-775

$$G = g_o M^{3/4} e^{0.1 T_b}$$

***G*** - максим. скорость роста (кг сутки<sup>-1</sup>)

***M*** – масса тела (кг), при которой достигается максим. скорость роста

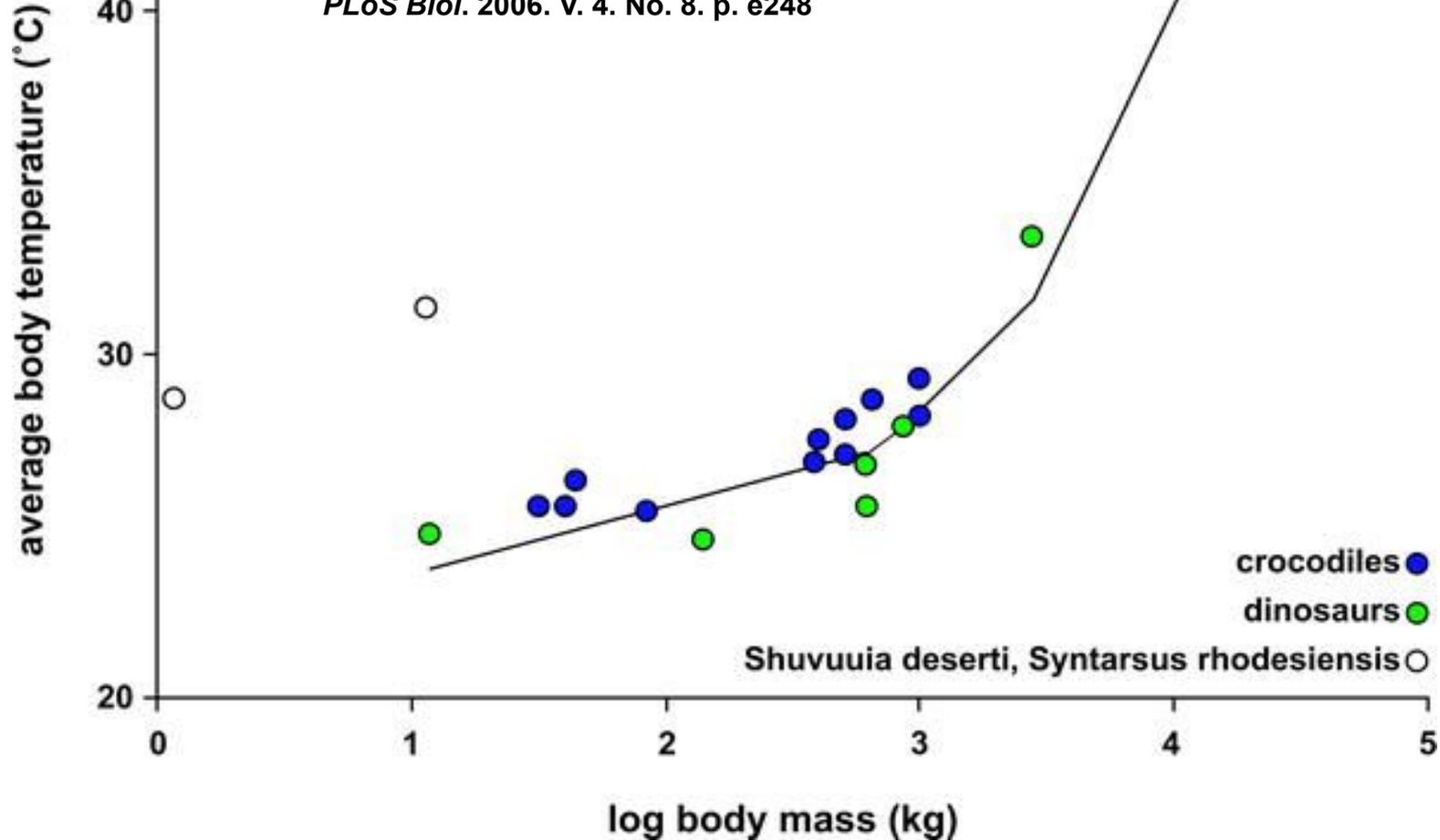
***g<sub>o</sub>*** – константа нормализации

***T<sub>b</sub>*** – температура тела (°C)

$$T_b = 10 \ln GM^{-3/4} / g_o$$

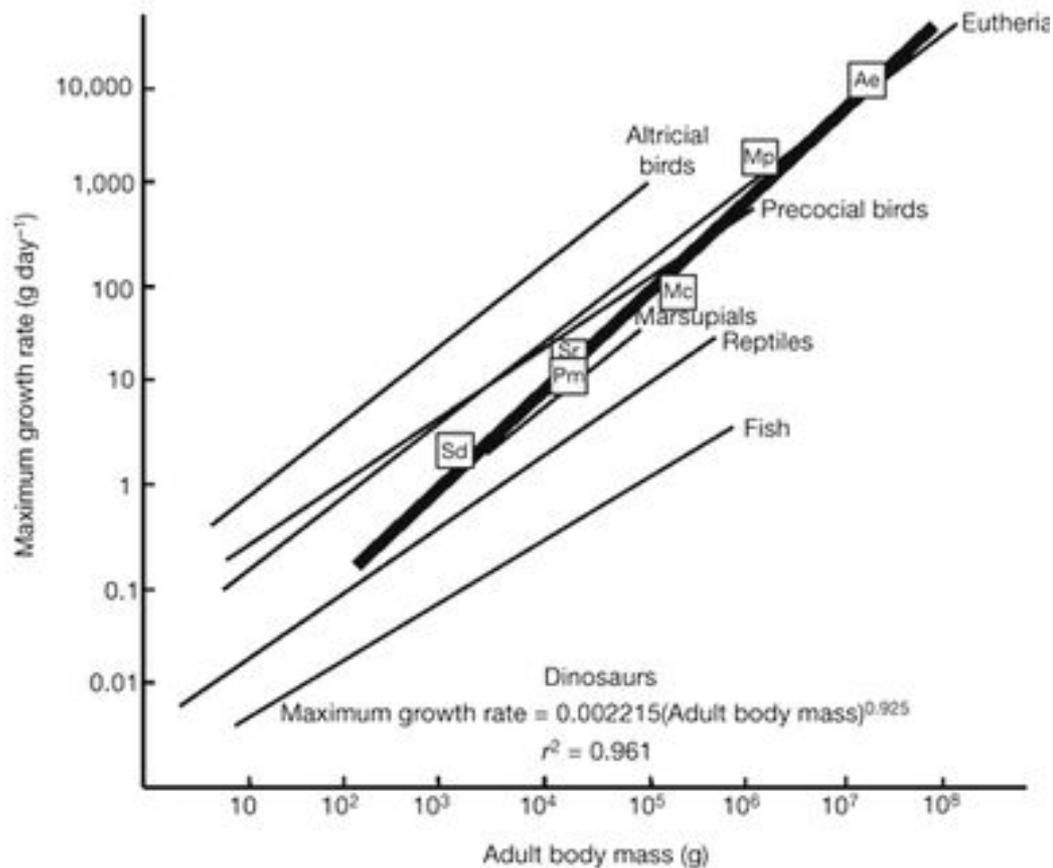
Температура тела ( $T_b$ ) как функция скорости весового прироста  $G$  и массы тела  $M$

Gillooly J.F., Allen A.P., Charnov E.L.  
[Dinosaur fossils predict body temperatures](#) //  
*PLoS Biol.* 2006. V. 4. No. 8. p. e248



Зависимость средней температуры тела динозавров и ныне живущих крокодилов (синие кружки) от средней массы тела в период максимального роста. Пустые кружки - два динозавра, которые не приняты в расчет. Один из них (*Shuvuuia deserti*) покрыт перьями, а другой (*Syntarsus rhodensis*) просто выпадает из общей зависимости. По оси X логарифмическая шкала.

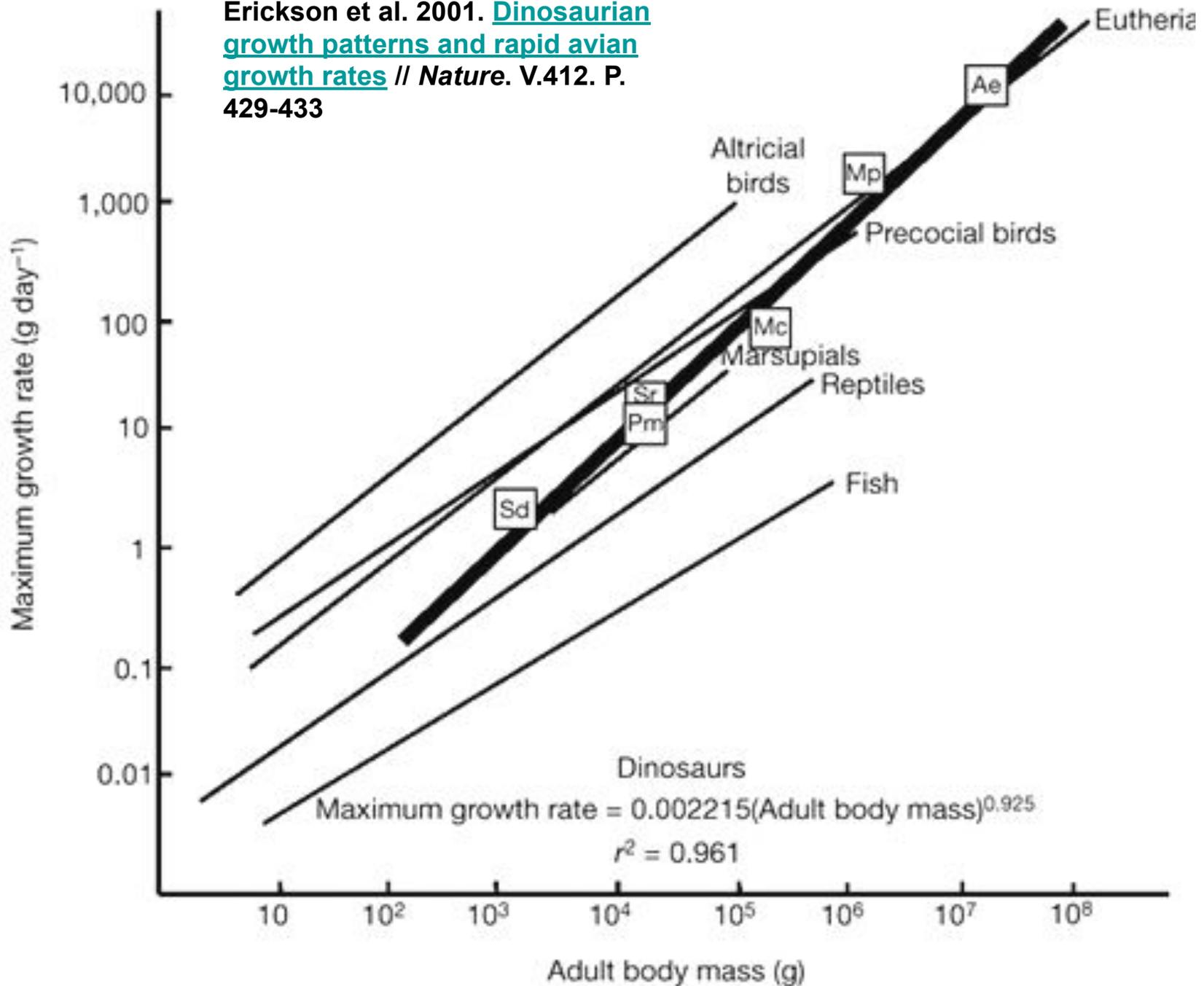
Мелкие динозавры (весащие десятки килограммов) имели температуру тела около  $25^{\circ}$ , (по-видимому только слегка выше средней температуры окружающей среды). У динозавров, весащих 200-600 кг, температура была всего на  $2^{\circ}$  выше, но при дальнейшем увеличении массы температура росла гораздо быстрее и достигала  $35^{\circ}$  при весе животного в несколько тонн.



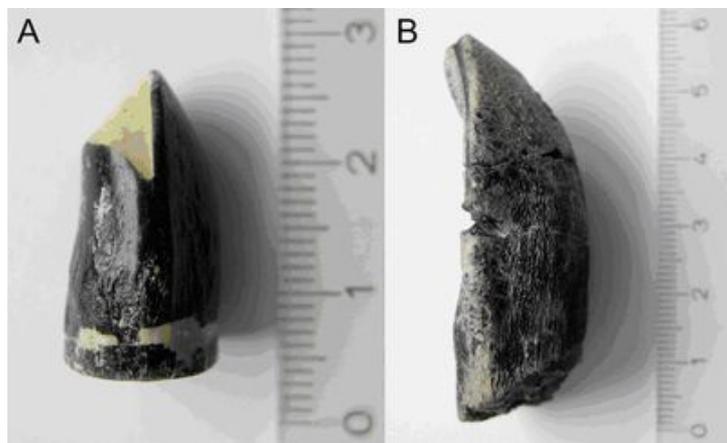
См. увелич. рис на следующем слайде!

**Зависимость максимальной скорости прироста (в г/сутки) от массы тела взрослого животного (в г) для разных групп позвоночных: рыб, современных рептилий, сумчатых млекопитающих (Marsupials), плацентарных млекопитающих (Eutheria), выводковых птиц (Precocial birds), птенцовых птиц (Altricial birds) и динозавров (для них линия регрессии выделена жирным). Буквы в квадратиках соответствуют разным видам динозавров. Рисунок из статьи: Erickson et al. 2001. [Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates](#) // *Nature*. V.412. P. 429-433.**

Erickson et al. 2001. [Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates](#) // *Nature*. V.412. P. 429-433



Температуру  
динозавров  
МОЖНО  
определить по  
зубам!

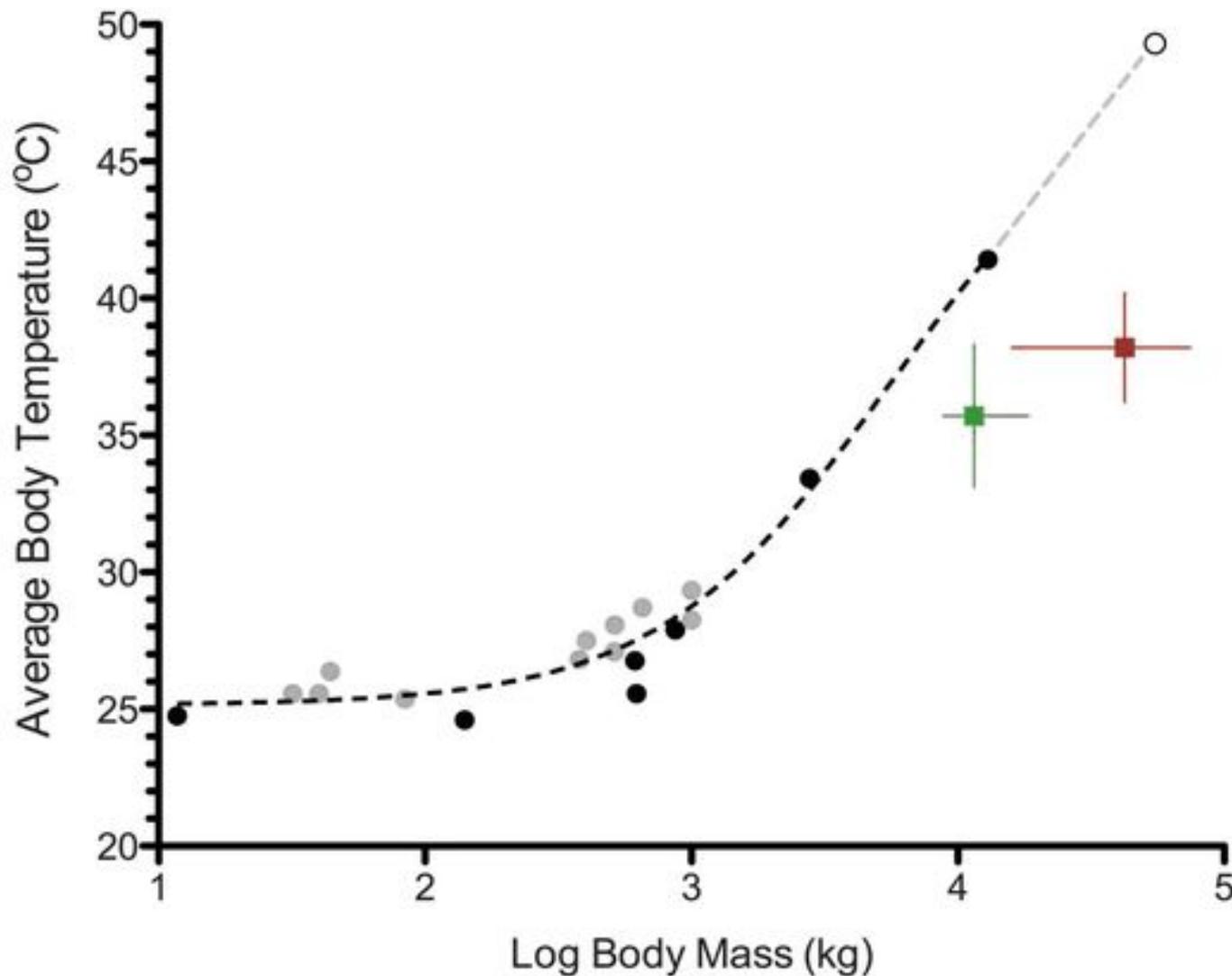


*Brachiosaurus (Giraffatitan)  
brancai* в Берлинском музее  
естественной истории



**Недавно появился новый «палеотермометр» (Ghosh et al., 2006). Основан на том, что при образовании карбоната  $\text{CaCO}_3$  (в том числе и входящего в состав биоапатита) тяжелый изотоп углерода ( $^{13}\text{C}$ ) и тяжелый изотоп кислорода ( $^{18}\text{O}$ ) демонстрируют четко выраженную тенденцию образовывать между собой связь, причем эффект этот оказывается строго зависящим от температуры**

Robert A. Eagle, Thomas Tütken, Taylor S. Martin, et al. [Dinosaur body temperatures determined from isotopic \( \$^{13}\text{C}\$ - \$^{18}\text{O}\$ \) ordering in fossil biominerals](#) // *Science*. 2011. V. 333. P. 443-445



Зависимость средней температуры тела (°C по вертикали) от массы тела (кг, лог) для выборки современных крокодилов (светлосерые кружочки) и динозавров. По: Gillooly et al. (2006) с добавлением. Зеленый квадратик - *Camarasaurus*, красный - *Brachiosaurus* (оба последних значения по результатам изотопного анализа эмали зубов). Из: Eagle R.A. et al., // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2010. V. 107. P.10377-10382

**Зависимость  
интенсивности обмена  
(и скорости развития)  
организма от  
температуры**

## УРАВНЕНИЕ АРРЕНИУСА (Arrhenius equation)

Svante Arrhenius 1894

$$k = A e^{-E_a/RT}$$

**k** – константа скорости реакции;

**E<sub>a</sub>** – энергия активации;

**R** – газовая постоянная

$$(R = 8.314472 \text{ J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1})$$

**A** – коэфф. пропорциональности

**T** – абсолютная температура

*правило Вант-Гоффа*

**При увеличении температуры на 10°C  
скорость реакции  
возрастает в 2-4 раза**

$$\frac{w(T_2)}{w(T_1)} = \gamma^{(T_2 - T_1) / 10}$$

**$\gamma$  - коэффициент, находящийся между 2 и 4**

**Q<sub>10</sub>**

**Для водных эктотермных животных  
зависимость интенсивности  
дыхания от температуры довольно  
хорошо описывается правилом  
Вант-Гоффа**

**значения коэффициента  $Q_{10}$   
находятся в пределах 2.0-2.5**

Для практических же расчетов  
принимают, что

$$Q_{10} = 2.25$$

# Скорость развития

$$V_t = 1/D$$

**D** – продолжительность  
развития

Зависимость скорости  
развития от температуры  
лучше изучать на  
**непитающихся** стадиях

# Зависимость скорости деления развивающегося яйца севрюги от температуры

$$V_t = 1/D$$

А. Продолжительность одного деления яйца от температуры

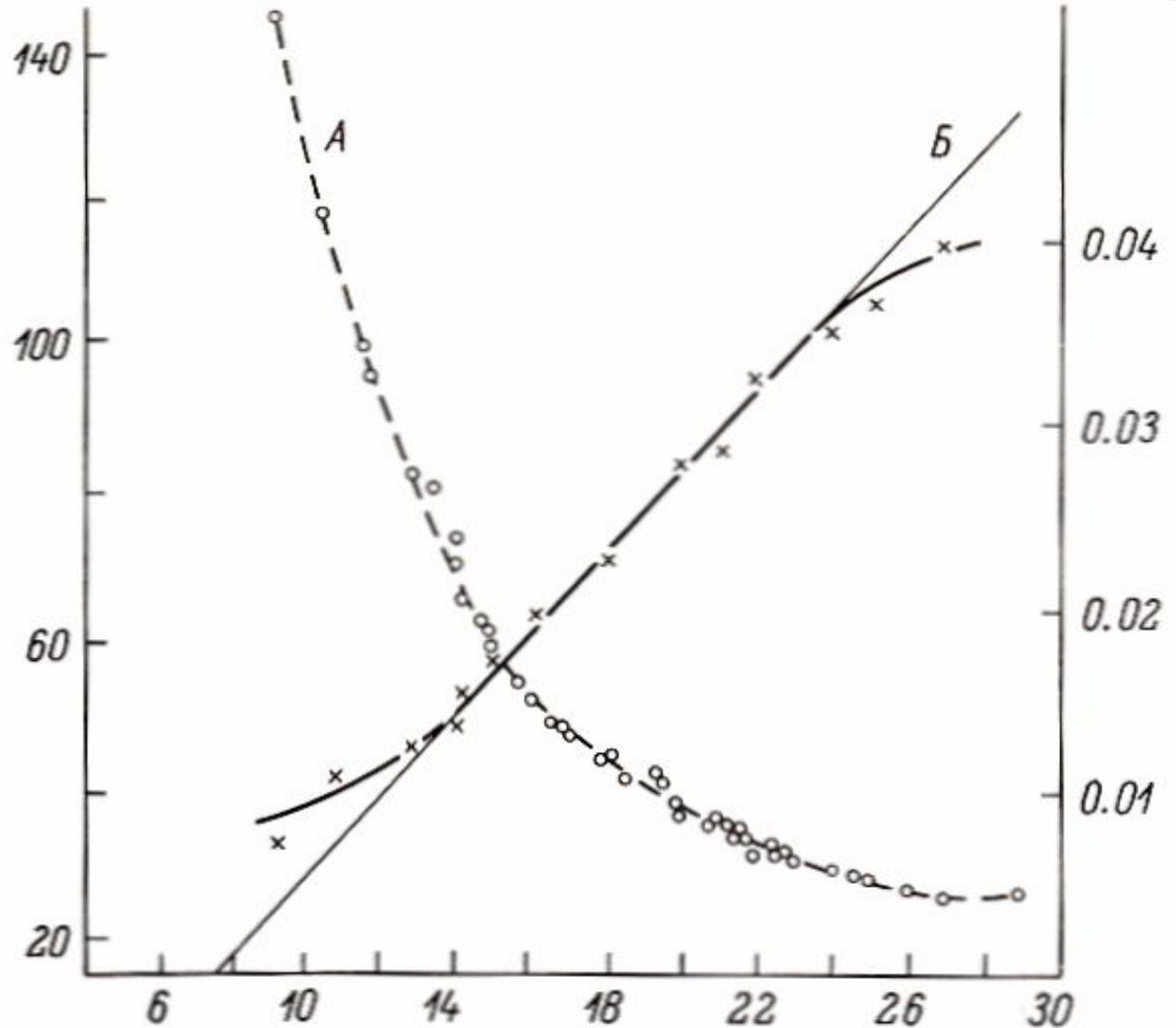
Б. Те же данные, представленные как скорость развития

Ось абсцисс – тем-ра °С

Левая ось ординат – продолжительность деления (мин)

Правая ось – скорость деления мин<sup>-1</sup>

Гинзбург, Детлаф, 1969



# Эктотермы и эндотермы

## Внешняя температура и внутренняя температура

“Об эктотермах в отличие, например, от нас с вами, в частности, и от эндотермов вообще нельзя сказать, что для развития им требуется определенный промежуток времени. То, что им требуется, - **это некая комбинация времени и температуры**, часто называемая физиологическим временем. Иначе говоря, **время для эктотермов зависит от температуры, и если температура упадет ниже порога развития, то оно может воистину «остановиться».**” (М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. Экология, 1989, том 1, с. 71)

**Четкая зависимость скорости** биологических процессов от (внешней) температуры имеет место именно у эктотермов

*\* Слайд из лекций Л.В.Полищука*

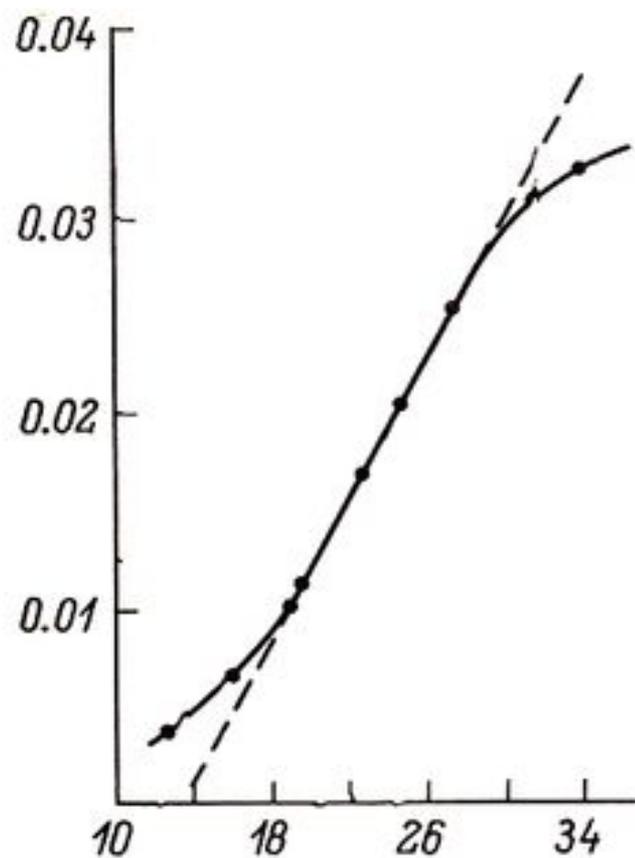


Рис. 3. Скорость развития куколки комара *Aedes taeniorhynchus* при разных температурах.

При 13 °С смертность 91 %, при 16—20 °С — 10—20, при 24—36 °С меньше 4 % (Nielson, Evans, 1960). На оси абсцисс — температура, °С; на оси ординат — скорость развития, ч<sup>-1</sup>. Объяснение в тексте.

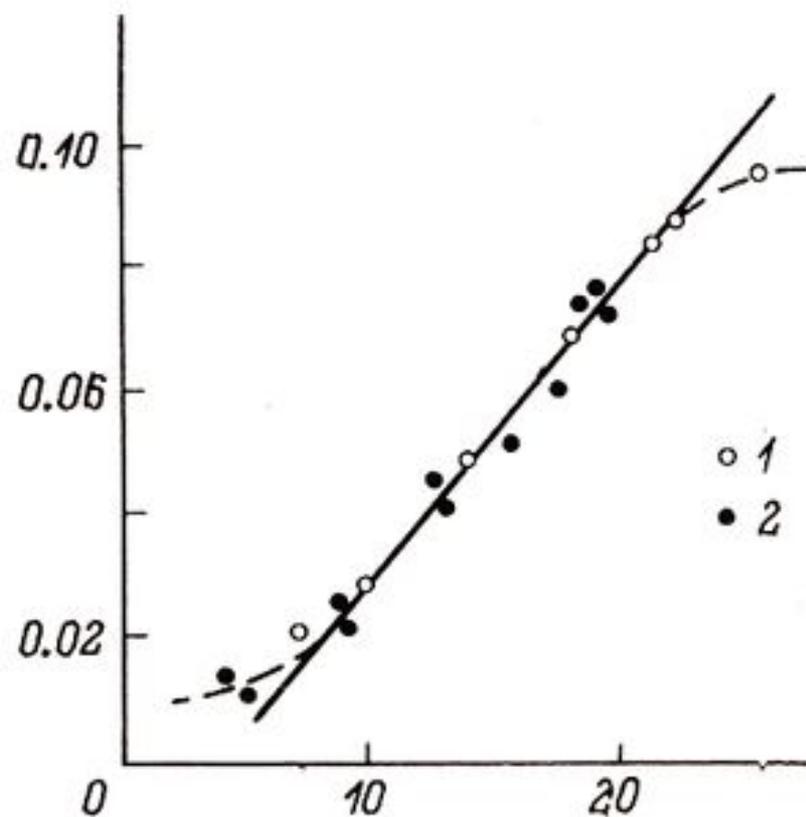


Рис. 4. Скорость развития яиц *Asellus aquaticus* при разных температурах.

1 — результаты В. Е. Рощина (1980), 2 — данные других авторов. Прямая рассчитана по уравнению  $V = (t - 4.7) / 220$ . На оси абсцисс — температура, °С. На оси ординат — скорость развития, сут<sup>-1</sup>.

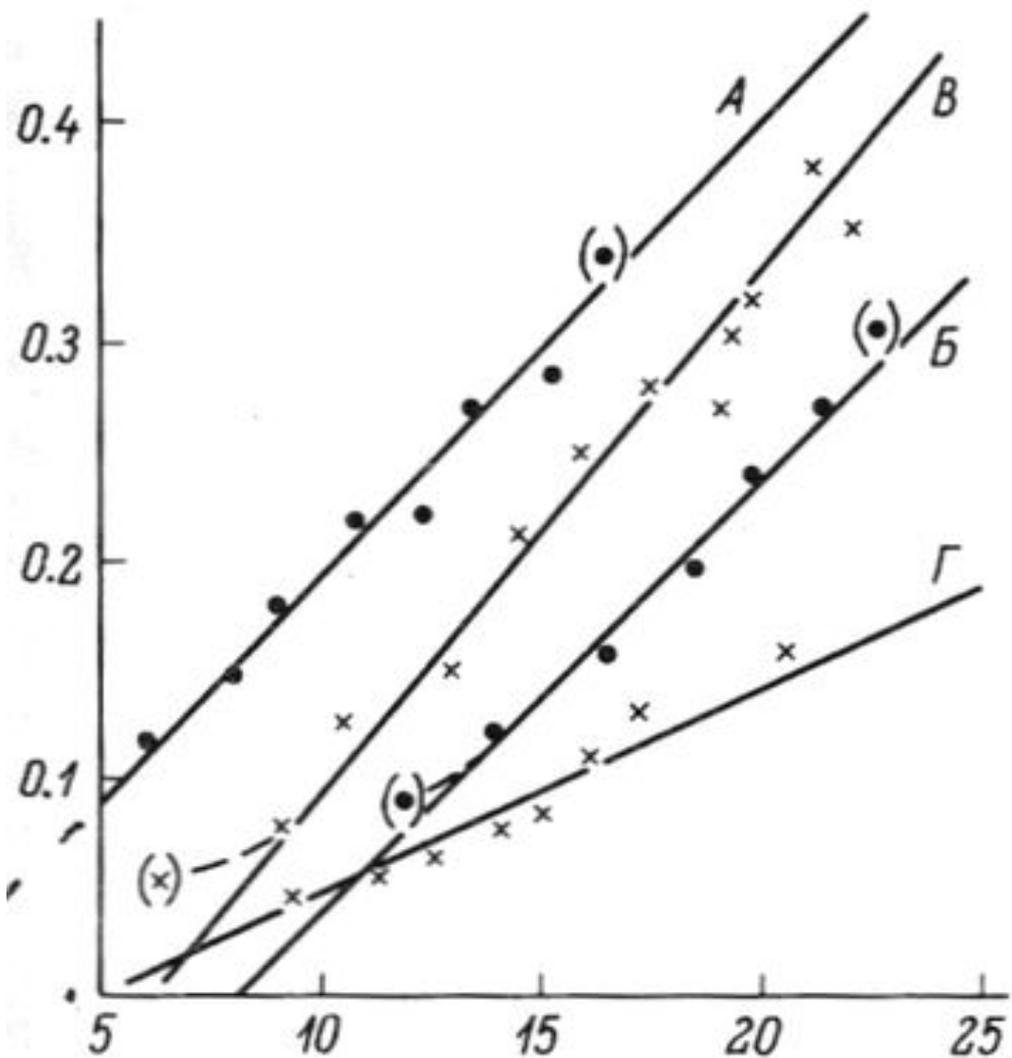


Рис. 10. Зависимость от температуры скорости развития икры рыб.

A — *Oncorhynchus mason* (сут<sup>-1</sup>); Б — *Pagrosomus major* (ч<sup>-1</sup>); В — *Leuciscus hakuensis* (сут<sup>-1</sup>); Г — *Carrasius auratus* (сут<sup>-1</sup>). Точки, взятые в скобки, означают скорость развития при резко сниженном проценте вылупления. По данным: А — Kawajiri, 1927a, 1927b; Б — Kajiyama, 1929; В и Г — Kawajiri, 1927a. На оси абсцисс — температура, °С, на оси ординат — скорость развития.

# **Возможность правила суммы температур**

«Эффективная температура» -  
разность между реально  
наблюдаемой  
температурой -  $t$   
и условным нулем  $t_0$

Сумма температур – это как  
правило «сумма эффективных  
температур», т.е. величин

$$(t - t_0)$$

Copyright: Paul Zborowski



**Примеры:**

Развитие покоящихся яиц кузнечика *Austroicetes cruciata* начинается при температуре  $16^{\circ}$

**При температуре  $20^{\circ}$  (эффективная температура  $4^{\circ}$ ) развитие яйца (до вылупления первой личиночной стадии) занимает 17.5 суток,  
при  $30^{\circ}$  (эффективная температура –  $14^{\circ}$ ) – 5 суток. Сумма температур в обоих случаях составляет 70 градусо-дней**

## Примеры:

**Для икры форели (вид обитает в высоких широтах) «биологический нуль» приходится примерно на 0°. Для полного развития икры соответственно требуется:**

**при температуре 2°C - 205 суток,**

**при 5°C - 82 суток,**

**при 10°C - 41 сутки.**

**Сумма температур во всех случаях оказывается равной 410 градусо-дней.**

**Почему в тундре  
не растут деревья?**

**Распространение леса на  
севере Евразии ограничено  
суммой эффективных  
температур**

**(превышающих  $t_0 = + 10^\circ$ )**

**700-800 градусо-дней,**

**но на Таймыре –**

**500-600 градусо-дней**

**«Свет как ресурс и условие»**

—

**прошу пройти  
самостоятельно, используя  
учебник Бигона и др., и  
учебники по физиологии  
растений!**

# **Зависимость скорости метаболизма организма от массы тела**

**На что полагаться при  
оценке роли определенной  
группы организмов в  
экосистеме?**

Численность?

Биомасса?

Продукция?

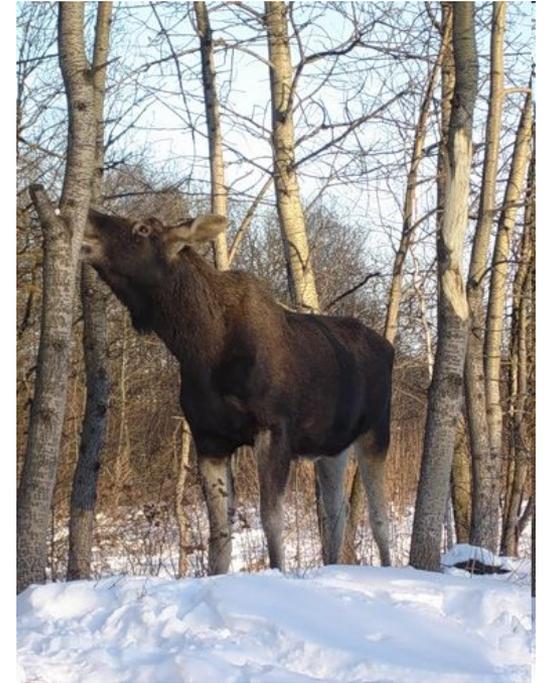
Поток энергии через данную  
популяцию?

**1 лось весом 500 кг  
=  
25 000 полёвок  
весом 20 г каждая ?**



# НЕТ !!!!!

**Для 25 тыс. полёвок  
потребуется примерно в  
11 раз больше энергии,  
чем для одного лося**



Чем крупнее организм, тем больше ему надо энергии.  
Связь можно описать степенной функцией:

$$Y = a W^b$$

где: **Y** – скорость дыхания, выраженная или в потреблении кислорода за единицу времени, или непосредственно в единицах потока энергии,

**W** – масса тела,

**a** и **b** – коэффициенты, более или менее постоянные для определенной группы организмов.

В логарифмической форме:

$$\lg Y = \lg (a W^b) = \lg a + b \lg W$$

Для гомойтермных (эндотермных) животных при средней температуре тела 39°C:

$$R_h = 4.1 W^{0.751}$$

Для пойкилотермных (эктотермных) животных при температуре 20°C:

$$R_p = 0.14 W^{0.751}$$

Для одноклеточных при температуре 20°C:

$$R_p = 0.018 W^{0.751}$$

