Температурная зависимость биологических процессов

Температура занимает особое положение среди экологических факторов, поскольку она неустранима при любых условиях среды.

Она определяет скорость и кинетическую энергию движения молекул, которые становятся равными нулю лишь при недостижимых условиях абсолютного нуля и возрастают с ее повышением.

Жизнедеятельность организмов в конечном итоге сводится к совокупности биохимических реакций в их клетках.

Поэтому температура оказывает значительное воздействие на скорость всех жизненных процессов организма.

Основоположником изучения воздействия температуры на скорость биологических процессов является французский ученый *Рене Реомюр*.

В 1728 г. он установил, что длительность развития гусениц тутового шелкопряда в эксперименте сокращается при повышении температуры среды.

При этом произведение длительности развития на температуру среды оставалось приблизительно постоянной величиной.

Реомюр изобрел спиртовой термометр, в котором минимальной температурой была температура замерзания воды (т.е. 0°С), а максимальной – точка кипения спирта (около 80°С.).

Понятие скорости биологических процессов отличается от скорости химических реакций. В последнем случае – это абсолютная величина, выражающая изменение концентраций реагирующих веществ в единицу времени.

Скорости таких биологических процессов, как дыхание и питание, выражаются в количестве потребленных организмом кислорода и пищи в единицу времени, они имеют размерность «*масса вещества особь*$^{-1}$ *время*$^{-1}$».

В то же время, скорость развития, или прохождения отдельных стадий жизненного цикла (эмбриогенез, личиночное развитие и т.д.), является обратной величиной от их абсолютной длительности, имеющей размерность «время$^{-1}$».

Она означает, какая доля от общей продолжительности стадии развития приходится на единицу времени.

Если эмбриогенез у жаброногого рачка *Artemia salina* при 25°C длится 5 суток, то скорость эмбриогенеза составляет 1/5 суток, или 0,2 суток$^{-1}$.

Свойство организма изменять скорости своих жизненных процессов под влиянием температуры называется *термолабильностью*. По степени ее выраженности все организмы делятся на две группы:

1) *Гомойотермные* организмы, к которым относятся млекопитающие и птицы, обладают совершенными механизмами терморегуляции. Поэтому температура их тела достаточно постоянна и мало зависит от температуры окружающей среды. Температура среды в пределах толерантных ее значений оказывает сравнительно небольшое влияние на скорости биологических процессов в их организмах;

2) *Пойкилотермные* организмы, к которым относятся все остальные животные, а также растения, грибы, протисты и прокариоты, не обладают совершенными механизмами терморегуляции или они у них вообще отсутствуют. Температура их тела непостоянна и очень близка к температуре окружающей среды. Температура среды в пределах толерантных ее значений оказывает значительное воздействие на скорости всех биологических процессов у этих видов.

Пойкилотермные организмы отличаются гораздо более высокой термолабильностью и значительно более распространены в природе.

Поэтому закономерности температурной зависимости биологических процессов мы рассмотрим на их примере.

Экспоненциальные уравнения термолабильности

Как правило, в пределах зоны толерантности повышение температуры приводит к увеличению скоростей биологических процессов.

Для характеристики этой зависимости часто используют *температурный коэффициент Вант-Гоффа*, или Q_{10}.

Q_{10} показывает, во сколько раз возрастает скорость процесса при увеличении температуры на 10°С.

$$Q_{10} = \frac{V_{t+10}}{V_t}$$

Где V_t – скорость процесса при температуре t°C;

V_{t+10} – скорость процесса при температуре t+10°C.

Если $\mathbf{Q_{10} > 1}$ – скорость процесса возрастает с температурой;

$\mathbf{Q_{10} = 1}$ – скорость процесса остается постоянной;

$\mathbf{Q_{10} < 1}$ – скорость процесса с увеличением температуры снижается.

Для скоростей большинства биологических процессов значения Q_{10} в пределах зоны толерантных температур обычно находятся в пределах 1,5 – 3,5.

Это очень близко к Q_{10} для скоростей большинства биохимических реакций в организме.

Если температурный интервал $(t_2 - t_1)$ отличается от 10°С, значение Q_{10} для него рассчитывается согласно:

$$Q_{10} = \left(\frac{V_2}{V_1}\right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}$$

Где V_1 – скорость процесса при температуре t_1,
V_2 – скорость процесса при температуре t_2.

Приняв в предыдущем уравнении $t_1 = 0$, а t_2 – переменным значением температуры (t), получим уравнении зависимости скорости развития (V_t) от температуры:

$$V_t = V_o Q_{10}^{\frac{t}{10}}$$

где $\mathbf{V_o}$ – расчетное значение скорости процесса при 0^oC.

Оно часто бывает условным, поскольку нижняя граница зоны протекания многих биологических процессов находится выше 0^oC.

Формула Таути

$$V_t = V_o e^{kt}$$

Где:

V_t - скорость процесса при температуре t,°C;

V_o – скорость процесса при 0°C;

e – основание натуральных логарифмов;

k – константа, называемая “*коэффициентом термолабильности*”.

Чем выше k, тем сильнее скорость процесса изменяется с температурой.

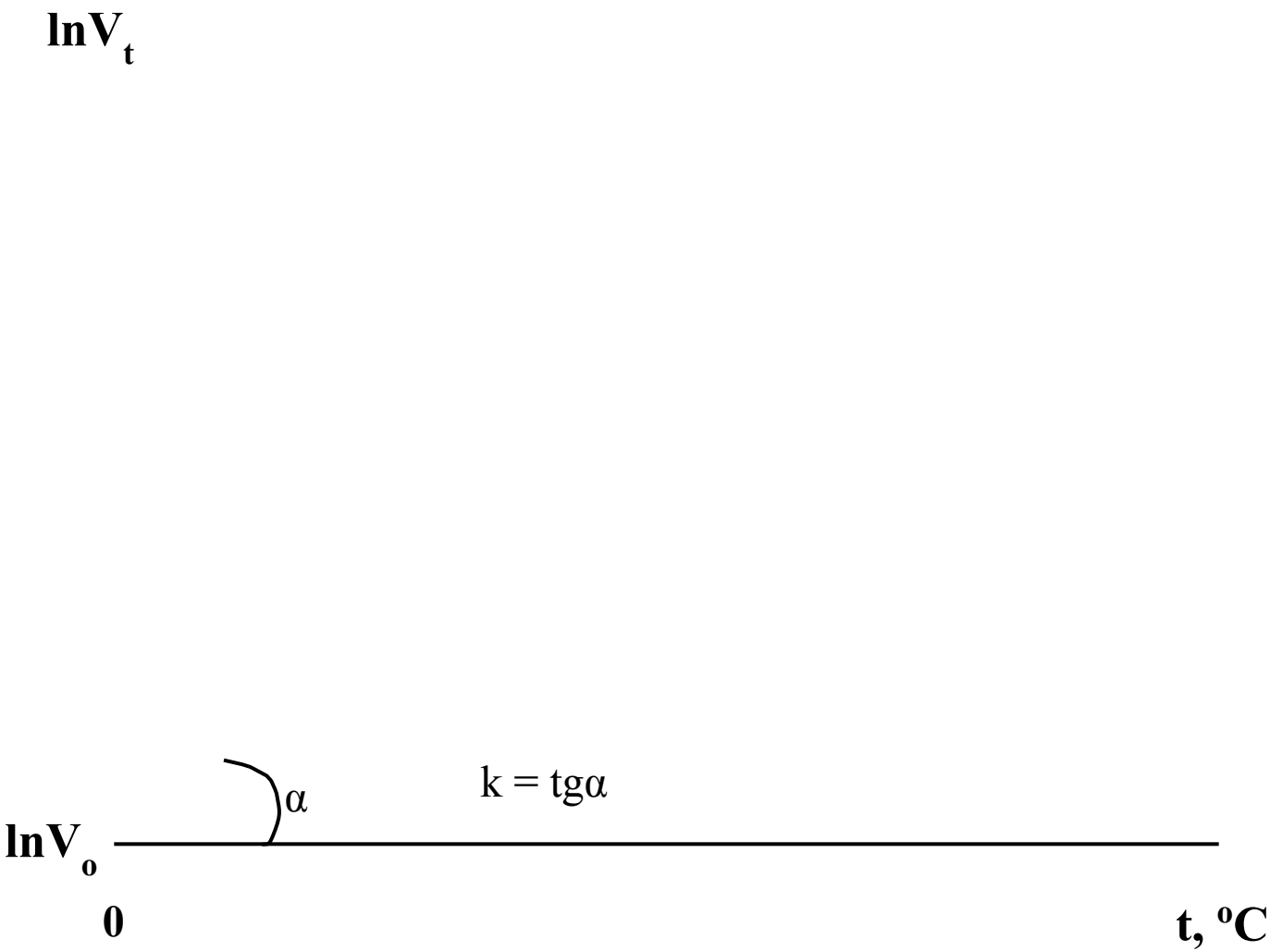
Значение k для температурного интервала ($t_2 - t_1$) рассчитывается согласно:

$$k = \frac{\ln V_2 - \ln V_1}{t_2 - t_1}$$

Коэффициенты Q_{10} и k связаны простым соотношением:

$$\ln Q_{10} = 10k$$

В полулографмических координатах формула Таути трансформируется в уравнение прямолинейной регрессии



$$\ln V_t = \ln V_o + kt.$$

Зависимость скорости сердцебиения (V) у кольчатого червя *Nereis diversicolor* от температуры

V, %%

lnV, %%

$V_t = 39.4e^{0.069t}$

$\ln Vt = 3.6744 + 0.0619t$

t, °C

t,°C

Применение формулы Таути правомерно лишь когда значения Q_{10} для анализируемого процесса остаются достаточно постоянным во всем интервале исследованных температур.

Однако в большинстве случаев Q_{10} для биологических процессов снижаются с ростом температуры.

В физике и химии для описания температурных зависимостей скоростей процессов с монотонно снижающимися Q_{10} часто используется *уравнение Вант-Гоффа – Аррениуса*:

$$V_T = V_{max} e^{-\frac{\Delta F}{RT}}$$

где V_t – скорость процесса при абсолютной температуре T, °К;
V_{max} – ее условное максимальное значение при $T \to \infty$;
ΔF – энергия активации исследуемой реакции (кал·моль$^{-1}$); считающаяся постоянной величиной;
R – универсальная газовая постоянная, равная 1,986 кал·моль$^{-1}$·градус$^{-1}$.

Если T_2 и T_1 отличаются на 10°К (=10°С), то отношение V_2/V_1 уравнении Вант-Гоффа – Аррениуса соответствует коэффициенту Q_{10}.

Отсюда

$$\ln Q_{10} = \frac{5{,}035 \cdot \Delta F}{T_1 T_2}$$

В этом уравнении $5{,}035 = 10/R$.

Процесс подчиняется уравнению Вант-Гоффа – Аррениуса, если во всех исследованных температурных интервалах ($T_2 - T_1$) сохраняется постоянство значений ΔF, т.е. когда:

$$\Delta F = \frac{\ln Q10 \cdot T_1 \cdot T_2}{5{,}035} = \text{const}.$$

где Q_{10} – коэффициент Вант-Гоффа в интервале $T_2 - T_1$.

Если $\Delta F = const$., тогда выражение $R = \Delta F/R = \mu$ также является постоянной величиной.

Тогда уравнение Вант-Гоффа – Аррениуса можно упростить:

$$V_t = V_{max} e^{-\mu \cdot \frac{1}{T}}$$

График уравнения в полулогарифмических координатах соответствует прямой линии:

$$\ln V_t = \ln V_{max} - \mu \cdot \frac{1}{T}$$

Зависимость скорости дыхания у моллюска *Modiola adriatica* (R, мкл O_2·особь$^{-1}$·час$^{-1}$) от температуры

R lnR

t, ^oC $\frac{1}{T}$, $^oK^{-1}$

Данная зависимость может быть описана уравнением Вант-Гоффа – Аррениуса:

$$\ln R = 30{,}3 - 7994 \cdot \frac{1}{T}$$

Отсюда значение **ΔF** для скорости дыхания у *M. adriatica* равно:

7994·R = 7994 · 1,986 = 15 876 кал·моль$^{-1}$·градус$^{-1}$.

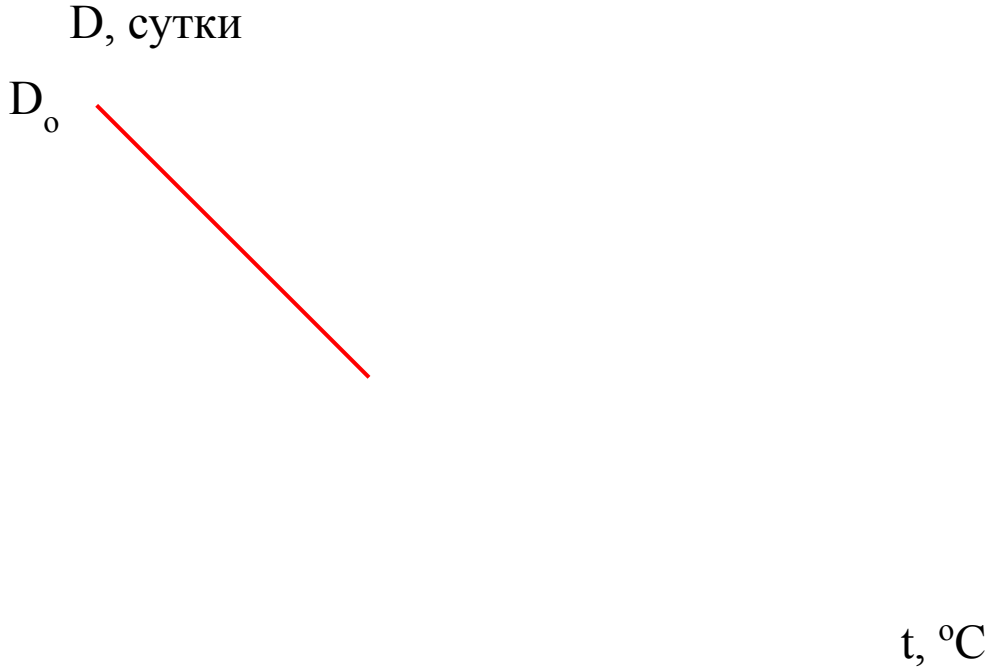
Температурная зависимость длительности эмбрионального развития

Скорости многих биологических процессов определяются не только температурой, но и другими факторами, например, плотностью популяции, размерами тела особей и обеспеченностью их пищей.

В то же время, рост и развитие эмбрионов происходит только за счет питательных веществ желтка, запасы которых в яйцах у особей одного вида очень близки. На этом фоне легче выделить влияние температуры.

Поэтому длительность эмбрионального развития пойкилотермных животных является удобной моделью для изучения термолабильности.

У большинства беспозвоночных связь между температурой (t,^{o}C) и длительностью эмбриогенеза (D) на графике может быть передана «провисающей», или «цепной кривой», поскольку она напоминает форму тяжелой цепи, подвешенной к потолку на двух веревках разной длины.



Зависимость длительности развития от температуры у одного из видов насекомых

Такие кривые возможно удовлетворительно описать квадратным уравнением (полином второй степени):

$$D = at^2 + bt + D_o,$$

где D_o – условное значение D при $t = 0^oC$,

a и b – эмпирические константы.

По этому уравнению легко рассчитать значение температуры (t'), при которой длительность эмбрионального развития минимальна (tD_{min}).

Для этого необходимо приравнять первую производную этого уравнения к нулю и решить полученное уравнение относительно t:

$$\frac{dD}{dt} = 2at + b = 0.$$

Отсюда t‘ = -b/2a. Подставив полученное значение t‘ в уравнение легко рассчитать значение tD_{min}.

Уравнение для приведенного выше вида насекомых в численной форме имеет вид:

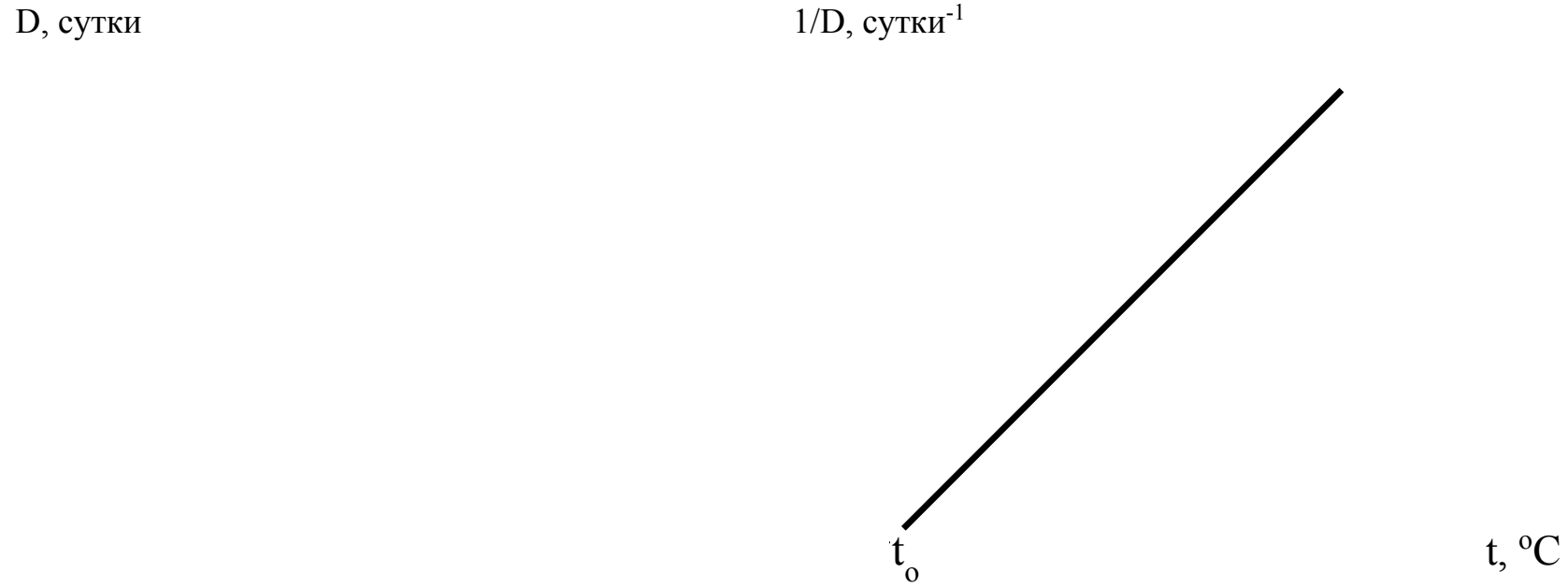
$$D = 0{,}46t^2 - 26{,}8t + 41{,}3.$$

Из него следует, что D_{min}, равное 2,2 суток, достигается при $t' = 29^oC$.

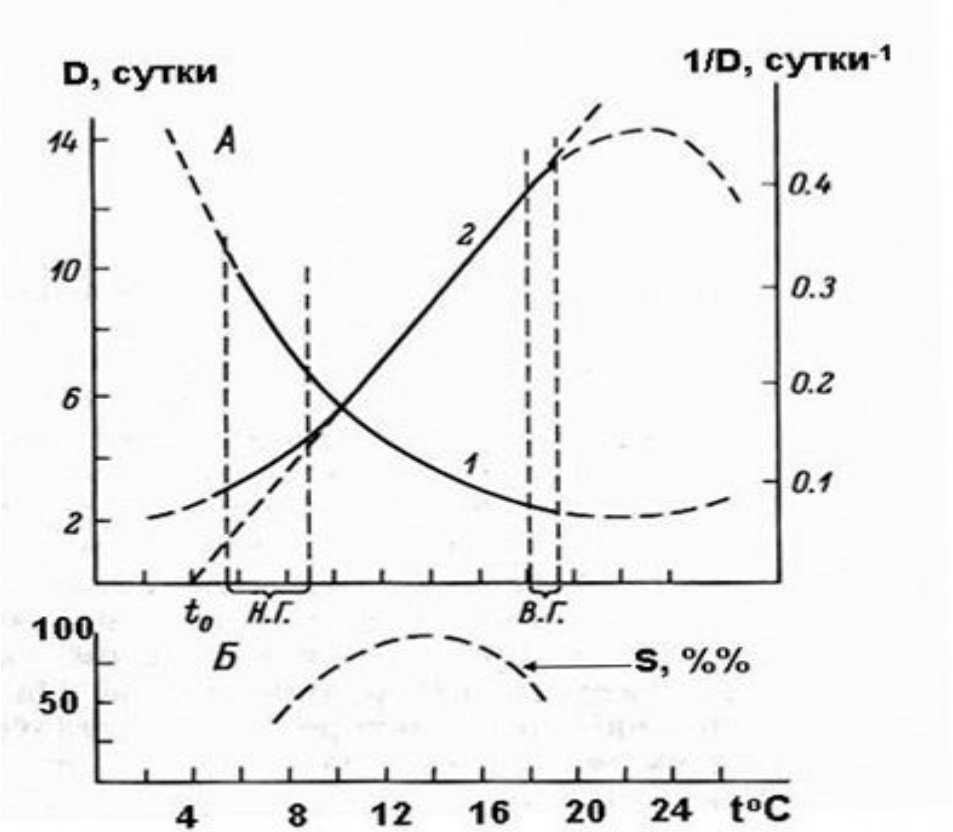
Правило суммы эффективных температур

Характер температурной зависимости длительности эмбриогенеза значительно упростится, если использовать не его абсолютную длительность (D), выраженную в сутках или часах, а его скорость (1/D).

График зависимости 1/D - t представляет S-образную кривую, образованную левой вогнутой и правой выпуклой ветвями



Длительность (слева) и скорость (справа) эмбрионального развития
У одного из видов насекомых



Общая схема зависимости длительности (D) и скорости эмбриогенеза (1/D) пойкилотермных организмов от температуры.

А. *Сплошные линии:* 1. Продолжительность эмбрионального развития (**D**); 2. Скорость эмбрионального развития (**1/D**). *Вертикальные прерывистые линии* – положение нижней (*НГ*) и верхней (*ВГ*) границ зоны благоприятных для развития температура, $\mathbf{t_o}$ – температура биологического нуля.

Б. Доля эмбрионов, успешно завершивших развитие при разных температурах (**S**, %%).

В температурной зоне, где имеет место линейная зависимость 1/D от t, произведение длительности развития (D) на *эффективную температуру* ($t - t_o$) является постоянной величиной S, т.е.

$$S = D(t - t_o) = const.$$

Величина S носит название *«сумма эффективных температур»* и имеет размерность «градусо-дни» или «градусо-часы»,

t_o - температура условного «биологического нуля», или «нижний температурный порог», ниже которого развитие невозможно.

Как правило, t_o несколько выше нулевой температуры по шкале Цельсия.

Из приведенного выше уравнения следует, что

$$\frac{1}{D} = \frac{t - t_o}{S},$$

и далее

$$\frac{1}{D} = t \cdot \frac{1}{S} + \frac{t_o}{S}$$

Поскольку S и t_o – постоянные величины, то и величины $\frac{1}{S} = a$ и $\frac{t_o}{S} = b$ также являются константами.

Тогда уравнение $\frac{1}{D} = t \cdot \frac{1}{S} + \frac{t_o}{S}$

преобразуется в уравнение прямолинейной регрессии:

$$\frac{1}{D} = at + b$$

Значение t_o соответствует точке пересечения с осью абсцисс продолжения линии регрессии данного уравнения.

По значениям 1/D в интервале 15–30°С для упомянутого выше насекомого рассчитано уравнение температурной зависимости:

$$\frac{1}{D} = 0{,}00142t - 0{,}0104.$$

Отсюда

$$S = 1/0{,}00142 = 704 \text{ градусо-дня;}$$

$$t_0 = 0{,}0140 \cdot 704 = 7{,}3^{\circ}\text{C}.$$

Тогда: $D = \dfrac{704}{t - 7{,}3}$

Чтобы найти t_o, достаточно знать две величины D_1 и D_2, соответствующие температурам t_1 и t_2, причем $t_2 > t_1$.

Тогда: $$t_o = \frac{D_1 t_1 - D_2 t_2}{D_1 - D_2}$$

Если соблюдается «правило суммы эффективных температур», то значения Q_{10} для скорости эмбриогенеза пойкилотермных животных снижаются с повышением температуры.