

УДК 575.826:574.5

## **АДАПТАЦИЯ ГИДРОБИОНТОВ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКИХ ШИРОТ**

**З. С. Кауфман**

*Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН*

Адаптация гидробионтов к условиям высоких широт в первую очередь предусматривает приспособление к низким температурам и к сезонному изменению освещенности – к полярным ночи и дню. Адаптации всегда комплексные и многоуровневые – от молекулярного и до поведенческого. Важнейшими адаптациями к низким температурам являются вытеснение внутриклеточной воды в эксцеллюлярное пространство, что ведет к повышению молекулярного веса внутриклеточной жидкости и снижению ее точки замерзания; предотвращение образования внутриклеточного льда, что обеспечивается выработкой соответствующих антифризов; переход насыщенных жирных кислот в ненасыщенные – важный механизм функционирования мембранных липидов, а также синтез более гибких белков. Важнейший компонент адаптаций у водорослей – это непостоянство их терморезистентности, увеличение фотообразующих пигментов при сокращении светового дня. Накопление за летний период необходимых резервных элементов для существования в условиях полярной ночи. Рассматриваются приспособления у криофлоры. Адаптации обнаруживаются и в оогенезе. В желтке значительно увеличивается количество жира, что делает возможным переход от примитивного личиночного развития к более совершенному – прямому, лучше отвечающему условиям высоких широт. Сохранение асинхронного типа оогенеза при переходе от многократного нереста к однократному.

Ключевые слова: адаптация, высокие широты, гидробионты, терморезистентность, низкие температуры, антифризы, жирные кислоты, липиды, яйцеклетки, прямое развитие.

### **Z. S. Kaufman. ADAPTATION OF AQUATIC ORGANISMS TO HIGH LATITUDES**

The adaptations of aquatic organisms to high latitudes are primarily concerned with an adjustment to low temperatures and seasonal changes in illumination, including an alternation of Polar Night and Day. The adaptations always involve multiple aspects and levels – from the molecular to the behavioural. The most important adaptations to low temperatures are: the movement of water from the intracellular to the extracellular compartments, so that the molecular weight of the intracellular fluid increases and its freezing point shifts downwards, preventing intracellular freezing, ensured by the synthesis of anti-freeze compounds; the transition from saturated to unsaturated fatty acids, which is a critical mechanism for the membrane lipids functioning; as well as the synthesis of more flexible proteins. The most crucial component of the algae adaptation is their variable thermal resistance and an increase in the content of photosynthetic pigments as the day-

light duration decreases. The reserves necessary for survival during the Polar Night are accumulated in the summer season. Cryoflora adaptations are studied. Some essential adaptations occur in oogenesis. The synthesis of fats in the yolk increases considerably, enabling a transition from the primitive ontogeny in the larval stage to a more advanced, direct ontogeny, which meets the conditions of high latitudes better. An asynchronous type of oogenesis remains during the transition from multiple to single spawning.

**Key words:** adaptation, high latitudes, aquatic organisms, temperature resistance, low temperatures, anti-freeze compounds, fatty acids, lipids, egg cells, direct ontogeny.

Наиболее характерной чертой высоких широт, несомненно, является низкая температура. Именно она определяет особенности функционирования всех физико-химических процессов в организме, всего жизненного цикла. От нее зависит скорость метаболических реакций и общая интенсивность обмена. В связи с большим экологическим и эволюционным весом эта проблема вызывает особый интерес. Ей посвящена огромная и труднообозримая литература. Упомянем лишь некоторые работы [Зернов, 1949; Меримен, 1964; Лозина-Лозинский, 1972; Александров, 1975, 1985; Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Cossins, Prosser, 1978; Aarset, 1982; Озернюк, 1992, 2000, 2003а, б; Storey, Storey, 1996, 2005; Карамушко, 2007; Pernet et al., 2006, 2007, 2008 и др.].

Сущность любых адаптаций состоит в приобретении механизмов, сохраняющих функциональную устойчивость систем организма в условиях изменяющейся среды. Именно это делает возможным расширение ареала, завоевание новых, прежде недоступных, экологических ниш, устранение конкуренции и др. Адаптации всегда функционируют комплексно, в них участвуют различные регуляторные механизмы, вырабатывающиеся на всех уровнях организации жизни – от молекулярного до поведенческого и экосистемного. Адаптации могут быть как генетически закрепленными, статическими, отражающими устойчивость биологических систем, так и фенотипическими, или динамическими, обратимыми, отражающими запас их прочности. Диапазон фенотипических адаптаций всегда определяется генотипом.

В процессе эволюции проблема температурных адаптаций у пойкилотермных организмов решена выработкой ферментов-катализаторов, сущность действия которых заключается в увеличении скорости биохимических реакций при данной температуре, т. е. в снижении количества энергии, необходимой для осуществления того или иного биохимического процесса [Хочачка, Сомеро, 1977]. Степень температурной резистентности ферментов определяет отношение к температуре белков, а с ними и всего организма. Деятельность ферментативных

систем приспособляется к температурным особенностям окружающей среды.

Температурный фактор главным образом сказывается на таких важнейших функциях, как обмен и размножение. В первую очередь вырабатываются адаптации для оптимизации именно этих функций.

Наличие у гидробионтов адаптаций к существованию в условиях низких или даже отрицательных температур делает их обмен в определенной степени независимым от температуры среды, и это создает возможности расширения ареала по всей огромной области высоких широт. Степень этих адаптаций очень высока. Так, сайка (*Boreogadus saida*), антарктические рыбы *Notothenia*, *Trematonus* и др. ведут активный образ жизни даже при  $-2^{\circ}\text{C}$ , *Trematonus borchgreviniki* большую часть жизни проводит среди пластинок рыхлого льда, под сплошным ледяным покровом, опускаясь лишь для кормежки. Рыбы из семейства Dallidae способны переносить длительное вмерзание в лед. Моллюск *Palingera polaris*, также вмерзая в лед, легко переносит охлаждение до  $-11^{\circ}\text{C}$  и ниже. В Арктике при постоянно низких температурах обитает богатая фауна рыб, ракообразных (*Spirontocaris spinus*, *Sclerocrangon oreas*, *Hetairus polaris* и др.), иглокожих (*Urasterias lincki*, *Stegophiura nodosa*, *Chirodota laevis* и др.), моллюсков (*Portlandia arctica*, *Astarte elliptica*, *Yoldia hyperborea*) и других гидробионтов.

Одной из особенностей холодных вод является большая насыщенность кислородом и практически неограниченная доступность его для организмов. Это создает возможности для максимального упрощения органов дыхания и потери гемоглобином своего значения. Кровь антарктических рыб лишена гемоглобина, она белая (длинноперая белокровка *Pagetopsis macropterus*). Холодные антарктические воды богаты и  $\text{HCO}_3$ , который, как известно, растворяет карбонат кальция, что создает определенные трудности для существования гидробионтов с известковым скелетом. В их покровах увеличивается роль хитина. Так, в антарктических водах отсутствуют седентарные полихеты

серпулиды, обитающие в известковых трубочках. Из морских звезд и ежей известны лишь формы с мягким, бескальциевым скелетом (Echinothoridae и др.) [Зернов, 1949 и др.].

Поддержание стабильности организма возможно при его терморегуляции. У криофильных рыб она, в частности, осуществляется теплообменом между сосудами кровеносной системы. Сосуды, выходящие из мышц, тесно соприкасаются с сосудами, идущими от кожи и несущими охлажденную кровь.

Открытая часть моря характеризуется выраженным постоянством температуры или очень медленным ее изменением. Это обуславливает высокую степень stenothermности ее населения. Большинство криофилов живут в узких температурных диапазонах. Так, офиура *Ophiopleura* и голотурия *Elpidia glacialis* не переносят температуру воды выше +1 °С. Антарктическая рыба *Trematonus bernacchii* может существовать лишь в пределах -2...+2 °С. Личинки наваги (*Eleginus navaga*) не переносят температуру воды выше 6 °С [Аранович и др., 1974]. У арктических сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) и тайменя (*Hucho taimen*) при повышении температуры снижается общая активность и интенсивность питания. При этом важно, что повышение температуры влечет за собой снижение количества растворенного в воде кислорода, и это также сказывается на степени активности гидробионтов. Понятно, что stenobiонтность резко сужает ареал.

Для обитания в условиях низкой температуры очень важно ее постоянство. Температурные скачки особенно пагубны для гидробионтов, населяющих открытую часть моря. Тропические формы легче переносят низкие, но константные температуры, чем их флуктуацию. Ряд глубоководных организмов, обитающих при постоянно низких температурах, по своему происхождению являются тропическими. Они, таким образом, избежали негативного влияния частых температурных перепадов [Зенкевич, 1949, 1952 и др.].

На литорали в силу приливно-отливных явлений происходит стык условий суши, моря и пресных вод. В течение суток литоральные формы единожды или дважды попеременно переживают значительные охлаждения и перегревы. Это выработало у них различные приспособления и высокий уровень эвритермности [Aarset, 1982; Storey, Storey, 1996, 2005 и др.]. Их обмен почти не зависит от температуры. Так, бореальные моллюски *Mytilus edulis* и *Littorina rutis* зимой могут переносить -20, а в летний отлив - +20 °С и выше, *L. littorea* способна существовать в течение 8 дней при

-8 °С. Такие же низкие температуры переносят *L. saxatilis* и другие литоральные седентарные или малоподвижные формы [Aarset, 1982; Murphy, 1983 и др.]. Ряд гидробионтов избегают как промерзания, так и перегрева поведенческими реакциями. Так, гастроподы *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *L. saxatilis*, *Lacuna pallidula* и др. в зимнее время мигрируют в сублитораль, где температура не опускается ниже -2 °С. Но в заливах Белого моря и это не обязательно - толстый ледяной припай во время отлива надежно укрывает литораль и ее обитателей от губительных низких температур воздуха. Однако на прибойных литоральных высокоширотных морей, где ледовый припай имеет большую толщину (в Карском море больше 1 метра), его весенние подвижки уничтожают все население литорали. Литоральные формы гидробионтов размещаются на ней в зависимости от степени их терморезистентности. Более резистентные формы занимают верхние районы литорали, где изменения условий отличаются большой резкостью. По направлению к сублиторали их заменяют виды со снижающейся эвритермностью.

Изменение терморезистентности может также быть как сезонным, так и возрастным. Так, *L. pallidula* в Белом море размножается дважды в течение года: весной (июнь-август) и осенью (ноябрь-декабрь). Осенние кладки, находящиеся в более суровых условиях, обладают и большей резистентностью к низким температурам, чем весенние, развивающиеся в более мягких условиях. Они в течение трех суток способны переносить температуру -12...-13 °С. Половозрелые формы при таких температурах гибнут. Чтобы избежать замерзания, они мигрируют в сублитораль [Полянский, 1950, 1955; Кузнецов, 1960]. Бивальвии рода *Mya*, полихета *Arenicola marina* и др. живут в норках в грунте, спасающих их от низких температур и других неблагоприятных условий среды.

Показано, что периодические колебания факторов среды в пределах экологической нормы ускоряют рост и эмбриональное развитие, оптимизируют энергетику, улучшают общее физиологическое состояние, повышают жизнестойкость. Считается, что астатичность среды является для гидробионтов экологической нормой [Эмме, 1947; Галковская, Сущенко, 1978; Сущенко, 1978; Кузнецов, 2005 и др.]. Важно отметить, что терморезистентность пойкилотермных организмов генотипически зависит от температурных условий среды. Теплоустойчивость выше у теплолюбивых видов, а холодоустойчивость - у холодолюбивых.

Это хорошо прослеживается на рыбах. Так, холодолюбивые треска (*Gadus morhua*) и керчак (*Myoxocephalus scorpius*) характеризуются низкой теплоустойчивостью, а теплолюбивая речная камбала (*Pleuronectes flesus*) – высокой [Кауфман, 1965]. У трески точка замерзания плазмы равна  $-0,8^{\circ}\text{C}$ , но зимой она снижается до  $-1,6^{\circ}\text{C}$ , что делает возможным ее существование при отрицательной температуре. Сезонные колебания температуры не изменяют степень терморезистентности гидробионтов. Она постоянна у особей одного и того же вида из разных районов его ареала. Это делает возможным рассматривать степень терморезистентности как видовой признак [Ушаков, 1964 и др.].

Основная физиологическая адаптация у гидробионтов полярных вод заключается не в повышении интенсивности энергетического обмена, а в более эффективном использовании ассимилированной энергии, пищи, идущей на продукционные процессы, на соматический и генеративный рост. Энергетические траты на ее переваривание у рыб высоких широт ниже, чем у рыб низких широт. Биохимическое превращение пищи происходит дольше, и это обуславливает более низкие величины их рациона. У рыб полярных морей более высокая эффективность продуцирования вещества, чем у рыб других зон [Карамушко, 2001, 2005, 2007; Карамушко, Шатуновский, 2009].

Низкая температура является и важным стимулирующим фактором жизнедеятельности гидробионтов. Она способствует более быстрому росту, уменьшению суммы эффективных температур, необходимых для прохождения всего цикла развития, что очень важно в условиях приполярных и полярных широт с их коротким и холодным летом, удлинению продолжительности эмбрионального развития и всего жизненного цикла. При понижении температуры на  $10^{\circ}$  скорость развития уменьшается в 3 раза, а продолжительность жизни увеличивается многократно. Это может служить одним из объяснений большой численности планктонных организмов в приполярных и полярных водах по сравнению с экваториальными [Зернов, 1949]. Не исключено, что низкие температуры стимулируют и гаметогенез у бореальных видов, сделав возможным его прохождение за короткий теплый период. Они способствуют повышению энергетического обмена. Так, скорость реакций (величина  $Q_{10}$ ) увеличивается не в 2–3 раза, как обычно, а в 5–6 раз. У морского ежа *Arbacia* при  $30^{\circ}\text{C}$   $Q_{10}$  составляет 1,7, а при  $7^{\circ}\text{C}$  она возрастает до 7,3 [Зернов, 1949; Иевлева, 1972, 1981].

Увеличивается масса красных мышечных волокон (рыбы) и концентрация митохондрий в них. Это приводит к сокращению диффузионных расстояний между митохондриями и цитоплазмой и повышает активность их взаимовлияния. Поскольку цитохром С составляет большую часть внутренней оболочки мембран митохондрий, то увеличение их численности влечет за собой и увеличение цитохромов дыхательной цепи, усиливается интенсивность дыхания [Хочачка, Сомеро, 1977, 1988; Dunn, 1988; Озернюк, 1992 и др.], что дает возможность пойкилотермным организмам поддерживать необходимое энергообеспечение и в условиях низких температур.

С понижением температуры водородные связи между молекулами внутриклеточной воды стабилизируются, и вода становится все больше структурированной, превращаясь в лед, что приводит клетку к обезвоживанию, к нарушению расположения органелл, к разрыву одних межмолекулярных связей и образованию других, не свойственных нормальной клетке и повреждающих клеточные мембраны. Образовавшиеся кристаллы льда разрывают клетку, приводя ее к гибели. Важнейшим предупреждающим механизмом образования льда в клетке является выход из нее части воды, что повышает ее ионную концентрацию и понижает точку замерзания. У двусторчатого моллюска *Mytilus edulis* при отрицательных температурах замерзает около 50–70 % всей воды, которая зимой выходит из клеток в экстраклеточное пространство. Клетки при этом деформируются, но увеличивается осмолярность оставшейся внутриклеточной жидкости, что снижает точку ее замерзания. Температура тела у этого моллюска при температуре воздуха  $-10^{\circ}\text{C}$  три часа сохраняет  $-2^{\circ}\text{C}$ . Моллюск *Palingera polaris*, вмерзая в лед, выносит охлаждение до  $-11^{\circ}\text{C}$ , окружая себя слизью, ингибирующей рост кристаллов льда [Williams, 1995; Storey, Storey, 1996, 2005; Озернюк, 2003б и др.].

В процессе эволюции у пойкилотермных организмов возникли и другие механизмы, снижающие точку замерзания жидкостей в клетках, повышающие их способность к переохлаждению, препятствующие образованию льда. Они всегда многоцелевые, работающие на разных уровнях. Наиболее эффективными из них являются биологические антифризы – пептидные и гликопротеиновые соединения. Они адсорбируются на возникших в клетках мельчайших кристалликах льда, не давая им увеличиваться. Их эффективность в 200–300 раз выше, чем у веществ, облада-

ющих коллигативным механизмом действия. Из сыворотки крови полярных видов рыб выделены гликопротеины, содержащие 35–50 % углеводов и обеспечивающие до 30 % депрессии точки замерзания крови. Кроме того, устойчивости клеток к замерзанию способствуют и многоатомные спирты – сорбит и глицерин. Глицерин заменяет внутриклеточную воду, выталкивая ее во внеклеточное пространство, где лед менее опасен. Он также стабилизирует структуры белков и клеточных мембран [Pernet et al., 2007 и др.]. Снижение температуры замерзания вызывает и наличие в крови многих гидробионтов глюкозы, аминокислот и солей (главным образом NaCl). Возникновение антифризов стимулируется низкими температурами. У антарктических рыб они присутствуют всегда и составляют 3,5 % от веса жидкостей тела. У арктических рыб имеются такие же антифризы, но с меньшей молекулярной массой [Озернюк, 2003б и др.].

Адаптация к низким температурам выражается и в изменении субстратной специфичности ферментов (холинэстераз), увеличении сродства субстратов к ферментам. Снижается уровень их каталитической активации. Они могут иметь разную температурную «настройку». Так, у форели (*Salmo trutta*) имеется два типа холинэстераз, работающих в разном температурном диапазоне [Ковалев, 2003; Озернюк, 2003а, б и др.]. Увеличивается концентрация уже имеющихся в клетке ферментов. Понижение температуры заметно изменяет и ионный состав внутренней среды организма, что, как непосредственно, так и опосредованно, через изменение pH, может избирательно влиять на активность ферментов (изоферментов), отличающихся температурными характеристиками [Виленкин, 1977 и др.].

Большое значение для жизнедеятельности гидробионтов имеет термостабильность аминокислот. У организмов, обитающих при разных температурах, она разная. Она же определяет и термозависимость белков и изменяется в зависимости от температуры среды. Разные температуры обуславливают и разную стабильность белков, их конформационную гибкость. При низких температурах она снижается, что вызывает затруднение функционирования. Но низкие температуры стимулируют и замену аминокислот, изменяющих структуру молекулы белка и обеспечивающих увеличение его гибкости. Так, в одном из ферментов углеводного обмена – лактатдегидрогеназы пролин, создающий определенную жесткость, заменяется на аланин, обеспечивающий более гибкую структуру, необходимую при низких тем-

пературах [Александров, 1975, 1985; Озернюк, 2003а, б и др.].

Важным механизмом нормального функционирования организма является состояние мембранных липидов. Они, как известно, находятся в виде жидких кристаллов. Снижение температуры среды вызывает снижение их вязкости и, следовательно, снижение интенсивности всех обменных процессов. Это предупреждается способностью мембранных липидов изменять фазовые переходы путем перестройки структуры жирно-кислотных цепей в зависимости от температуры среды, увеличением количества ненасыщенных жирных кислот. Возникновение в жирных кислотах ненасыщенности снижает температуру перехода из фазы геля в жидкокристаллическую фазу, что придает мембранам необходимую степень текучести плавления при той же длине цепи. Липиды, синтезируемые при низких температурах, имеют более ненасыщенный характер [Крепс, 1979, 1981 и др.]. Появление в жирных кислотах двойных связей катализирует фермент десатуразу. Ее активность усиливается низкой температурой. Для эффективной работы десатуразы необходимо наличие молекулярного кислорода, а его количество в полярных водах значительно выше, чем в экваториальных [Костецкий и др., 2008]. В мембранных липидах гидробионтов высоких широт всегда преобладают ненасыщенные жирные кислоты.

Большое значение для гидробионтов полярных и приполярных районов имеют и депонированные жиры – основной энергетический материал организма. Их количество определяется температурным фактором. Низкие температуры приводят к накоплению общих липидов и к уменьшению количества углеводов, а высокие, наоборот, к снижению синтеза липидов и увеличению гликогена. Это хорошо прослеживается на простейших. Показано, что при содержании инфузорий в условиях низких температур они накапливают жиров значительно больше, чем при культивировании в более высоких температурах [Smith, 1940; Ковалева, 1962; Полянский, 1963 и др.]. Если простейших, выращенных на холоде и имеющих большое количество жира, перенести в более теплую среду, то этот жировой запас быстро исчезает, его заменяет гликоген [Zhinkin, 1930; Суханова, 1960, 1968 и др.]. В условиях низких температур депонированные жиры всегда содержат большое количество ненасыщенных жирных кислот.

Общая жирность планктона в значительной степени также обусловлена температурным режимом водоема. Минимальное количество

жиров он имеет в экваториальных и поверхностных водах. Но по мере приближения к полюсам и в более глубоких слоях воды, т. е. при снижении температуры, его величина увеличивается. Так, среднее количество жира у планктонных организмов в широтах от 12° с. ш. до 8° ю. ш. равно 8,7 %, а севернее 25° и южнее 26° соответственно повышается до 14,5 и 19,5 % [Богоров, 1960; Богоров, Виноградов, 1960; Самышев, 1971 и др.]. Рачки Pontellidae – характерные формы гипонейстона – вовсе лишены жировых включений, в то время как *Calanus helgolandicus*, обитающий в холодных глубинных водах, содержит до 46 % жиров [Виноградова, 1967]. Жировые запасы у высокоширотных форм имеют и определенное адаптивное значение. Зимой, когда их питание прерывается на длительное время, они существуют лишь за счет жирового депо.

Морские пойкилотермные животные не способны синтезировать как незаменимые аминокислоты, так и некоторые жирные кислоты (линолевую, линоленовую, арахидоновую) и вообще запасные жиры. Механизмы этого явления не совсем ясны. Эксперименты по холодной акклиматизации простейших и рыб показали, что в небольших количествах жиры все-таки синтезируются [Hochachka, Hayes, 1962; Knipprath, Mead, 1968 и др.].

Депонированные жиры у гидробионтов приобретаются главным образом по трофической цепи, через фитопланктон. Накопление жировых запасов происходит до момента снижения биопродуктивности фитопланктона, т. е. до осени. У некоторых арктических гидробионтов накопление липидов длится в течение небольшого срока, иногда всего несколько недель. Этого бывает достаточно, чтобы поддержать метаболические процессы, хотя и на минимальном уровне, но в течение всего продолжительного зимнего периода. У мальков люмпена (*Leptocinus maculatus*) имеется специальный жировой мешок, где накапливаются высокоэнергетические липидные компоненты для их последующего использования в течение всей арктической зимы. Доминирующими в этих липидах являются триацилглицерины [Мурзина, 2010; Мурзина и др., 2012].

Основную роль в фитопланктоне играют диатомовые водоросли. Являясь одним из основных продуцентов органического вещества и липидов, они представляют собой важнейшее звено пищевых связей в водоеме. Благодаря большому развитию диатомей в морях высоких и умеренных широт они обнаруживают примерно десятикратное преобладание первичной продукции и биомассы планктона

по сравнению с тропиками. Важным фактором повышения численности диатомей в полярных морях является повышенное в их водах количество фосфатов [Богоров, 1960; Барашков, 1963; Soreman, Parrish, 2003 и др.]. Диатомеи обладают высокой способностью к синтезу липидов и содержат их до 30 %. Низкие температуры воды вызывают у них повышение синтеза жиров и ненасыщенности их жирных кислот.

Необходимым условием синтеза жирных кислот у диатомей, как и у всех растений, является наличие достаточного количества молекулярного кислорода [Harris, James, 1969a, b; Кретович, 1971]. Насыщенность кислородом водоемов возрастает по мере снижения температуры воды, т. е. в широтном направлении. Это и должно обуславливать увеличение содержания жиров в водорослях приполярных и полярных вод. Однако этот вопрос еще нуждается в детализации.

Низкие температуры определяют особенности не только многих физиологических и биохимических процессов, но и некоторых морфологических показателей. У многих гидробионтов полярных вод наблюдается увеличение размеров тела. Так, диаметр диска у сцифомедузы *Cyanea arctica* обычно равен 20–30 см, но в холодных водах он может достигать 2 м, а щупальца – 30 м. Размер диска у черноморской популяции сцифомедузы *Aurelia aurita* в среднем равен 10–15 см, а у беломорской – 20–30. Длина тела планктонного моллюска *Clione limacina* в Северном море равна 20 мм, а в арктических водах – 36. Размер гастроподы *Margarita groenlandica* в холодных водах удваивается. Удваиваются размеры и щетинкочелюстных (*Sagitta bipunctata*). Гигантских размеров достигают иглокожие: диаметр морской звезды *Priamaster* равен 44 см. У остракоды *Gigantocypris* тело увеличивается на порядок. Размер форамениферы *Astrorhiza granulosa* в средних широтах равен 6 мм, а в Антарктике – 14,7; величина тела *Rheophax cylindrical* и *Tholosena laevis* почти утраивается [Догель и др., 1962]. У северных рыб увеличивается число позвонков (биологическое значение этого феномена не всегда понятно). Таких примеров можно привести множество. По-видимому, описанное явление связано с тем, что температурный диапазон, при котором осуществляется размножение, значительно короче такового, при котором происходит процесс роста. Организм, таким образом, высвобождает больше времени для роста [Зернов, 1949; Kinne, 1970; Lascombe et al., 1975]. Это имеет и определенный адаптивный характер, так как

с увеличением тела увеличивается и абсолютная плодовитость, что для организмов с примитивной организацией имеет большое значение. Поскольку у гидробионтов наступление половой зрелости связано не с возрастом, а с достижением определенных для данного вида размеров, это делает более интенсивным темп наращивания массы тела и убыстряет темп увеличения плодовитости, что в свою очередь уменьшает выедание их хищниками еще до достижения половой зрелости [Никольский, 1964; Константинов, 1986]. Кроме того, при увеличении размеров объекта его теплоемкость меняется медленнее, чем способность к восприятию и передаче тепла [Зернов, 1949]. Таким образом, при дефиците тепла крупные организмы имеют определенное преимущество.

Адаптации к существованию в условиях высоких широт выработались и у водорослей. Перед ними стоят те же проблемы, что и перед животными – выработка адаптаций, максимально понижающих температуру замерзания клеток. Особенно это важно для литоральных форм, подвергающихся резким изменениям среды. Механизмы терморезистентности водорослей схожи с таковыми у животных. В их клетках также вырабатываются вещества, понижающие точку замерзания внутриклеточных жидкостей, уменьшающих осмотический переход клеточной жидкости в межклеточное пространство, что повышает концентрацию внутриклеточных веществ. Образованию льда препятствуют и ненасыщенные липиды. Мембранные липиды при низких температурах сохраняют и целостность мембран. Защитную функцию выполняет и глицерин, задерживающий образование льда. При низкой температуре в клетках увеличивается концентрация ферментов, отвечающих за синтез антифризов.

Температурная устойчивость литоральных водорослей (*Fucus inflatus*, *Enteromorpha compressa* и др.) лабильная, фенотипическая, зависящая от температуры среды. Чем она ниже, тем выше их холодоустойчивость [Лютова, Фельдман, 1960, 1963; Лютова и др., 1964, 1968]. Это обуславливает и сезонный характер изменения терморезистентности: зимой повышается холодоустойчивость, летом – теплоустойчивость (*Ascophyllum nodosum*) [Фельдман и др., 1963].

Литоральные формы имеют более высокую степень устойчивости, чем сублиторальные, что хорошо прослеживается на бурых водорослях. Так, фукоиды, как и животные [Somero, 2002], на литорали образуют определенную зональность. Виды, населяющие верхние горизонты и подвергающиеся более резким пе-

репадам температуры, имеют и более высокую степень терморезистентности, и она снижается по направлению к урезу воды, где температурные условия несколько сглаживаются. Создается убывающий ряд: *Fucus filliphormis* > *F. vesiculosus* > *F. distichus* > *F. vesiculosus* (сублиторальный) > *F. serratus* [Фельдман и др., 1963; Библь, 1965]. Это свидетельствует о том, что водоросли не имеют постоянного уровня температурной устойчивости. Он зависит от температуры среды, к которой они способны лишь «настраиваться» [Лютова, Фельдман, 1960 и др.]. Отсутствие у водорослей постоянного уровня температурной резистентности следует рассматривать как важнейший механизм адаптации к изменчивости температурного режима среды [Фельдман и др., 1963; Гапочка, 1981 и др.]. Степень терморезистентности у водорослей не может являться видовым признаком, как это имеет место у пойкилотермных животных [Ушаков, 1964; Жирмунский, 1966 и др.].

Продолжительность жизни слоевищ бурых водорослей также определяется температурой среды. Наибольшего возраста они достигают в условиях низкой температуры воды. В районах с высоким летним прогревом слоевища функционируют как однолетние, в холодных водах – как многолетние.

Морская трава zostера (*Zostera marina*, *Z. nana* и др.), окаймляющая литораль, является цветковым многолетним растением. Как и высшие наземные растения, морские травы не меняют теплоустойчивость в пределах толерантной зоны температур и не отвечают неспецифическим повышением устойчивости на воздействие температур, близких к повреждающим. У них не наблюдается сдвига теплоустойчивости, адекватного температурным сдвигам среды [Фельдман, Лютова, 1962]. С приходом зимних холодов зеленая часть морских трав погибает, а после вскрытия ледового покрова из сохранившихся подземных органов произрастают новые зеленые части растений. Осенью также отмирают вершина таллома у ламинарий и генеративные ветви фукоидов.

С понижением температуры воды интенсивность дыхания водорослей ослабевает быстрее, чем интенсивность фотосинтеза. Момент уравнивания этих двух процессов называется компенсационной точкой. Она указывает на оптимальность условий для данного вида. В высоких широтах с низкими температурами воды компенсационная точка устанавливается на больших глубинах, чем в низких, т. е. одни и те же виды водорослей в высоких широтах за-

нимают большие глубины, чем в низких широтах [Вассер и др., 1989].

Важным фактором для нормальной жизнедеятельности водорослей в условиях высоких широт являются адаптации к сезонному изменению освещенности – полярной ночи зимой и круглосуточной освещенности летом. Водоросли являются тенелюбивыми растениями, их фотосинтез успешно происходит при низкой интенсивности света. Величина светового насыщения у них изменяется параллельно изменению длины светового дня. Она уменьшается от лета к зиме. Так же уменьшается и интенсивность фотосинтеза.

Одной из адаптаций к изменению интенсивности света является изменение количества пигментов. Уменьшение освещенности вызывает их увеличение, и наоборот. Показано, что у зеленых водорослей *Ulva fenestrata* и *Enteromorpha linza* содержание пигментов значительно увеличивается зимой и падает летом. Накопление пигментов зимой сопровождается увеличением размеров хлоропластов. Вероятно, повышенное содержание фотосинтезирующих пигментов зимой является не только адаптацией к низкой интенсивности освещенности, но и к низкой температуре. При слабой освещенности увеличивается и количество тилакоидов – светособирающей системы и аппарата фотохимических реакций [Гапочка, 1981]. Многие водоросли могут расти и даже размножаться в условиях длинной полярной ночи. Так, зимой *Delasseria* способны давать новые побеги и фруктифицировать, а у *Laminaria digitata* развиваются спорангии. Это происходит за счет резервных материалов, накопленных еще летом [Зернов, 1949]. При полном отсутствии света водоросли переходят от автотрофного способа питания к гетеротрофному. Таким образом, существование гидробионтов в условиях резких колебаний факторов среды стало возможным благодаря выработке генетически закрепленных соответствующих адаптаций, обусловивших их высокую эврибионтность.

Бактерии в экосистеме моря играют одну из важнейших ролей в балансе веществ и энергии. Степень их активности связана главным образом с температурным фактором. Предполагалось, что в холодных полярных морях она будет минимальной, но исследования показали, что множество психрофильных бактерий способны успешно жить и размножаться при температуре, близкой к точке замерзания воды. Механизмы их адаптаций пока остаются неясными [Morita, 1975 и др.].

Криофлора водорослей насчитывает порядка 100 видов [Голленбах, 1977; Гапочка, 1981], по другим данным – 200 [Мельников, 1989]. Они являются обитателями льда. Лед заселяют водоросли из подледной воды, поднимаясь по межкристаллическим каналам, заселяя всю толщу льда. Это наиболее стенотермные формы. Так, у *Chlamydomonas nivalis* оптимум равен 0 °С, увеличение температуры на 1 °С приводит их к гибели.

Многие криофильные водоросли, особенно диатомеи, обнаруживают удивительную морозоустойчивость. Зимой они, вмерзая в лед, способны переносить несколько десятков градусов ниже нуля, а летом живут и размножаются в талой воде, при температуре около 0 °С. Хламидомонады имеют стадию покоя в виде округлых толстостенных клеток, заполненных красным пигментом гематохромом, вызывающим красную окраску льда и снега. При оттаивании льда они начинают быстро размножаться, образуя мелкие неподвижные клетки и обычные подвижные. Диатомеи лишены каких-либо специальных морфологических приспособлений для перенесения низких температур. В морях Арктики и Антарктики таких «ледовых» диатомей насчитывается 80 видов [Голленбах, 1977].

Адаптация к отсутствию освещенности в толще льда привела многих представителей криофлоры к гетеротрофии. Криофильные динофлагелляты и мелкие флагелляты вообще утратили хлоропласты. Возможность гетеротрофии обусловлена более высокой концентрацией минерального азота во льду, чем в воде.

Одним из механизмов адаптации водорослей к условиям зимы является понижение обмена вплоть до полного прекращения биохимических процессов, сокращение аденазинтрифосфата в клетках. За зиму концентрация АТФ во льду уменьшается на два порядка. Клетки приобретают состояние, близкое к анабиозу [Мельников, 1989].

Жизнь в специфических условиях полярных вод возможна лишь при выработке адаптаций процесса размножения. Без этого, даже при наличии всех других приспособлений, организм способен существовать лишь в одном поколении. Наиболее важные изменения происходят как в гаметогенезе, главным образом в оогенезе, так и во всем половом цикле.

Известно [Кауфман, 1976а], что нерест у большинства беспозвоночных, обитающих в арктических водах, начинается при максимальном прогреве тех глубин, на которых они обитают. После небольшого постнерестового периода следует новая волна гаметогенеза. Она, как обычно, начинается первыми стадия-

ми оогенеза – размножением оогониев и их переходом на стадию премеиоза. Это также происходит при наибольшем прогреве воды. Первые стадии оогенеза протекают сравнительно быстро, в Белом море примерно за 1–2 недели. На прохождение этой стадии (независимо от степени теплолюбивости вида) уходит всего 12–21 % от суммы эффективных температур, необходимых для прохождения всего оогенеза.

Вторая стадия оогенеза – превителлогенез. Он происходит при сравнительно высокой, но уже снижающейся температуре. Для прохождения этой стадии уходит большее количество суммы температур – 31–39 %. Сумма температур, необходимая для завершающего периода оогенеза – стадии вителлогенеза, самой сложной и самой продолжительной, – составляет 42–51 %. Ее прохождение у теплолюбивых видов (иглокожие *Asterias rubens*, *Ophiopholis aculeata* и др.) занимает 1–2 месяца. У бореальных форм, у которых вителлогенез не успел завершиться до наступления отрицательных температур (некоторые экземпляры моллюсков *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и др.), он заканчивается весной, но также при минимальных положительных температурах. У арктических видов (морские звезды *Urasterias lincki*, *Paraniomorpha tumida*, *Pteraster militaris* и др.) вителлогенез протекает при минимальной положительной или при отрицательной температуре и длится до полугода. Более длительный период желткообразования у холодолюбивых форм делает возможным накопление больших запасов желтка и увеличение размеров яиц. Так, у бореальных видов диаметр яиц в среднем равен 90–150 мкм, а у арктических – 700–1000 [Кауфман, 1976б, в, 1977]. Такая же закономерность наблюдается и у рыб. Размеры икринок увеличиваются по направлению к полюсам [Расс, 1935, 1941]. Таким образом, приуроченность отдельных стадий оогенеза к определенному температурному режиму определяется не филогенетической принадлежностью, а степенью теплолюбивости вида. Пойкилотермные гидробионты, независимо от систематической принадлежности, адаптируют свой половой цикл к температурам их обитания.

Температурный фактор обуславливает не только количество желтка в яйцеклетке, но и его состав. Желток состоит из трех основных компонентов: углеводов, жиров и белков, каждый из которых синтезируется при определенной температуре. Первыми всегда образуются углеводы. Их синтез стимулируется высокими температурами, и в желтке бореальных, теплолюбивых видов они доминируют. После них появляются жиры. Их образование

связано с низкими температурами, и в желтке яиц холодолюбивых видов они преобладают. Последним синтезируется белок, но в желтке почти всех морских беспозвоночных он входит в комплекс с жирами и с углеводами (самостоятельно представлен у голотурий и асцидий). Таким образом, желток бореальных видов в основном представлен углеводами (яйца углеводного типа), а арктических – жирами (яйца жирового типа) [Кауфман, 1971, 1972, 1974а, б]. Поскольку энергетическая емкость углеводов сравнительно невелика, то ее недостаточно для полного развития зародыша. Из яиц углеводного типа вылупляются недоразвитые организмы – личинки, гомеостатические механизмы которых еще не развиты. Продолжительность личиночного периода находится в прямой зависимости от степени теплолюбивости вида. Чем теплолюбивей вид, тем его личинка вылупляется на все более ранней стадии развития и личиночная жизнь удлинится, что, естественно, влечет за собой их огромную смертность. По мере распространения к полюсам углеводный компонент желтка вытесняется жировым, что делает возможным замену личиночного типа развития на прямое. Так, в районе Южной Индии виды переднежаберных гастропод с личиночным типом развития составляют 97 %, а в районе Восточной Гренландии – 0 % [Thorson, 1952 и др.]. В целом в окраинных тропических и субтропических морях число бентосных видов с планктонной личинкой составляют 90–95 %, в бореальных водах – 65–70, а в полярных – около 5 [Перес, 1969 и др.].

В яйцах жирового типа, имеющих больший энергетический потенциал, все развитие происходит в яйце, т. е. оно эмбрионируется. Это дает организму значительные преимущества. Развивающийся организм обеспечивается гарантированной пищей, а яйцевые оболочки защищают его от многих негативных влияний изменчивой среды. Все это повышает шансы на выживание. Из яйца вылупляется уже вполне сформированный организм, со всеми регуляторными механизмами, но небольшого размера. В этом случае выживание вида происходит не за счет статистических механизмов – примитивного увеличения численности личинок, как у теплолюбивых форм, а за счет усовершенствования развития.

Наиболее совершенным типом приспособления процесса размножения к условиям высоких широт, несомненно, является живорождение. Так, из 41 вида иглокожих, вынашивающих свое потомство, 32 вида населяют полярные воды (например, морской еж *Hemiaster philippi*, морская звезда *Asterias hexactis* и др.). Акти-

нии, сем. Tealidae, живущие в Арктике, имеют специальные выводковые камеры. Интересно, что вид *Tealia crassicornis* у берегов Франции является яйцекладущей формой, а у Шпицбергена – живородящей [Зернов, 1949]. При живорождении оплодотворение становится внутренним, партнеры копулируют. Это лишает организм необходимости вырабатывать огромное количество яйцеклеток, что существенно снижает энергетические затраты, идущие на оогенез.

Сперматогенез не обнаруживает заметных адаптаций к условиям высоких широт. Это, по-видимому, связано со сравнительной непродолжительностью данного процесса, с кратковременностью жизни сперматозоидов и с той ролью, которую они играют при оплодотворении. Им нет необходимости накапливать большого количества запасных питательных веществ, что делает сперматогенез менее зависимым от факторов среды, в частности от температуры.

Важным этапом жизненного цикла гидробионтов несомненно является нерест. В условиях экваториальных морей, при теплом и стабильном климате, фитопланктон размножается круглый год. Поскольку он является основной пищей личинок, то это делает возможным круглогодичный и многократный нерест. Такой тип нереста требует постоянного притока половых клеток, а это возможно только при асинхронном типе оогенеза, когда в гонадах всегда имеются гаметогенные клетки, находящиеся на всех стадиях развития. Однако по мере удаления от экватора и появления климатической сезонности период развития фитопланктона сильно сужается. Пик его «цветения» стал приходиться на весну, что в свою очередь вызвало и изменение характера нереста, он также превращается в сезонный. Из круглогодичного многократного нерест становится однократным, но при этом, что очень важно, сохраняется асинхронность оогенеза (у холодолюбивых форм она выражена слабее). Это облегчает возможность образования всего фонда половых клеток в условиях короткого и холодного полярного лета. Таким образом, сохранение асинхронного типа оогенеза при переходе от круглогодичного многократного нереста к однократному является одной из адаптаций процесса размножения к условиям полярных морей [Кауфман, 1976а, б, в, 1977].

В заключение рассмотрим некоторые эволюционные аспекты холодной адаптации. Так, важнейшей из них является приобретение эмбрионизации, при которой из яйца вылупляется уже сформированный организм с полным

набором гомеостатических механизмов. Это делает возможным расширение ареала, выход его в иные сферы жизни: из морской среды – в пресноводную, из водного существования – к наземному. Эмбрионизация – это столбовой путь прогрессивной эволюции [Захваткин, 1949]. Углеводы, энергетические возможности которых достаточны лишь до развития личинки, являются более древней формой аккумуляции энергии, чем жиры, хотя последние также играют определенную роль в качестве дополнительного источника энергии [Шульман, 1972]. Теплолюбивая фауна тропических морей с личиночным типом развития должна рассматриваться как более древняя и более примитивная. Адаптация гидробионтов к холоду, к условиям полярных морей и связанное с этим возникновение яиц жирового типа, а с ними и процесса эмбрионизации является следующим этапом прогрессивного развития животного мира [Кауфман, 1976б, в, 1977].

В эволюции жизни на Земле огромное значение имели Великие оледенения. Они вызвали не только серьезные кризисные явления, но были и мощными стимуляторами, обусловившими последующие витки прогрессивной эволюции. Те организмы, которые смогли адаптироваться и выжить, дали начало новым организмам с иными структурами и физиологией. Они оказались более конкурентоспособными и активно вытесняли эволюционно менее продвинутые формы. Организмы, населяющие районы, не затронутые оледенением, остались на прежнем архаическом и примитивном уровне организации. Именно так рассматривается современная флора и фауна тропиков [Ekmann, 1935].

Первое из Великих оледенений произошло в верхнем карбоне. Оно длилось несколько миллионов лет, охватив весь суперматерик Гондвану. За это время могли возникнуть яйца жирового типа, а с ними и эмбрионизация. Именно в карбоне возникла пресноводная, а затем и наземная жизнь. Быстрая эволюция докембрийской фауны и появление скелетных форм связывается не только с появлением свободного кислорода, но и с позднекембрийским ледниковым периодом. Ответом на карбонво-пермское оледенение стало возникновение наземной глоссоптериевой флоры, а кайнозойское четвертичное похолодание могло стимулировать и появление человека [Джон, 1982а, б]. Мощнейшая вспышка формообразования, наблюдающаяся в третичное время и в плейстоцене, также обусловлена похолоданием [Рубцов, 1945; Голиков, 1974].

Интерес представляют и некоторые другие явления, сопровождающие адаптацию организма к холоду и имеющие важное эволюционное значение. Так, отбор на холодоустойчивость не только эффективен как фактор создания холодоустойчивости, но и как фактор, поддерживающий ее на определенном уровне. У линий, приобретших холодоустойчивость, временные или слабые дозы холода вызывают стимулирующий эффект, т. е. холод в процессе отбора из неблагоприятного фактора превращается в положительный [Камшилов, 1941]. Низкая теплоустойчивость легче закрепляется отбором и более стабильна в последующих поколениях, чем высокая [Амосова, 1967]. Также показано, что прогрессивная эволюция сопровождается именно снижением теплоустойчивости клеточных белков, что связано с периодом похолодания [Ушаков, 1977]. Снижение температуры воды вызывает у гидробионтов усиление цикличности, ограничение партеногенеза и сокращение периода развития. Так, у копепоидит (*Cyclops scutifer*) период от вылупления науплиуса и до поступления яйцеклеток в яйцевые мешки в Швеции занимает почти месяц, а в Средней Европе – более четырех. У *Diaptomus laciniatus* на севере Швеции это занимает два месяца, а в Средней Европе – 19–11 месяцев [Зернов, 1949].

Таким образом, прослеживается совершенно четкая связь выработки у организмов адаптивных механизмов к холоду с витками прогрессивной эволюции.

## Литература

- Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура Л.: Наука, 1975. 253 с.
- Александров В. Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с.
- Амосова И. С. Отбор синей мясной мухи *Calliphora erythrocephala* по признаку теплоустойчивости мышечной ткани // Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онтофилогенезе. Л., 1967. С. 66–70.
- Аранович Т. М., Дорошев С. И., Спекторова Л. В. Биологические особенности эмбрионального и личиночного развития беломорских рыб // Биология промысловых рыб и беспозвоночных на ранних стадиях развития. Мурманск: ПИНРО, 1974. С. 9–11.
- Барашков Г. К. Химия водорослей. М., 1963. 143 с.
- Библь Р. Цитологические основы экологии растений. М., 1965. 463 с.
- Богоров В. Г. Географические изменения жирности планктона в океане // ДАН СССР, 1960. Т. 134, № 6. С. 1441–1442.
- Богоров В. Г., Виноградов М. Е. Распределение биомассы зоопланктона в центральной части Тихого океана // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. 1960. Т. 10. С. 208–223.
- Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Киев, 1989. 608 с.
- Виленкин Б. Я. Влияние температуры на морских животных // Океанология. Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана. Л., 1977. С. 18–25.
- Виноградова З. А. Биохимические аспекты изучения морского планктона // Вопросы биогеографии. Киев: Наукова думка, 1967. С. 52–58.
- Галковская Г. А., Суценья Л. М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск, 1978. 143 с.
- Гапочка Л. Д. Об адаптациях водорослей. М.: МГУ, 1981. 80 с.
- Голиков А. Н. Изменение внутривидовой пластичности в процессе эволюции и некоторые вопросы видообразования // Теоретич. вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974. С. 174–209.
- Голленбах М. М. Водоросли снега и льда // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 68–70.
- Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протистология. М.; Л., 1962. 592 с.
- Джон Б. Планета Земля и холодные интервалы ее истории // Зимы нашей планеты. М., 1982а. С. 13–32.
- Джон Б. Великий пермско-каменноугольный ледниковый период // Там же. 1982б. С. 194–219.
- Жирмунский А. В. Вопросы цитозологии // Руководство по цитологии. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 2. С. 623–637.
- Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., 1949. 395 с.
- Зенкевич Л. А. О древности возникновения холодноводной морской фауны и флоры // Тр. Ин-та океанологии. 1949. Т. 3. С. 191–199.
- Зенкевич Л. А. Жизнь в глубинах океана // Природа. 1952. № 6. С. 60–64.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.; Л.: АН СССР, 1949. 588 с.
- Иевлева И. В. Влияние температуры на скорость метаболизма пойкилотермных животных // Усп. совр. биол., 1972. Т. 73, № 1. С. 134–155.
- Иевлева И. В. Температурная среда и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев, 1981. 232 с.
- Камшилов М. И. К вопросу об отборе на холодоустойчивость // Журн. общ. биол. 1941. Т. 11, № 2. С. 221–228.
- Карамушко Л. И. Метаболические адаптации рыб высоких широт // ДАН СССР. 2001. Т. 379, № 2. С. 279–284.
- Карамушко Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2005. 39 с.
- Карамушко Л. И. Биоэнергетика рыб северных морей. М., 2007. 266 с.
- Карамушко Л. И., Шатуновский М. И. Активный обмен и метаболический диапазон у рыб высоких широт // Усп. совр. биол. 2009. Т. 129, № 2. С. 167–180.

Кауфман З. С. Теплоустойчивость мышечной ткани некоторых рыб Белого моря в связи с температурными условиями их существования // Цитология. 1965. Т. 7, № 5. С. 655–657.

Кауфман З. С. Механизмы некоторых адаптаций пойкилотермных животных к существованию в условиях полярных вод // Материалы 16-й конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск. 1971. С. 119–121.

Кауфман З. С. Связь полового цикла морских беспозвоночных с температурным фактором среды // Отчетная научная сессия Зоологического института АН СССР по итогам работ 1971 г. Л., 1972. С. 14–15.

Кауфман З. С. Зависимость состава желтка яиц морских беспозвоночных от температуры среды и некоторые вопросы эволюционной морфологии // 9 сес. учен. совета по проблеме: Биол. ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1974а. С. 236–238.

Кауфман З. С. Половые циклы и гаметогенез беспозвоночных Белого моря // Исследования фауны морей. Л., 1974б. Т. 13 (21). С. 191–271.

Кауфман З. С. Экологические закономерности нереста массовых видов беломорских беспозвоночных // Зоол. журн. 1976а. Т. 55. Вып. 1. С. 5–16.

Кауфман З. С. Зависимость оогенеза от температурного фактора среды и некоторые вопросы эволюционной морфологии // Журн. общ. биол. 1976б. Т. 37, № 2. С. 263–275.

Кауфман З. С. Зависимость гаметогенеза морских шельфовых беспозвоночных от температуры воды // Журн. общ. биол. 1976в. Т. 37, № 6. С. 912–916.

Кауфман З. С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Л.: Наука, 1977. 265 с.

Ковалев Н. Н. Холинэстеразы – биохимические механизмы адаптации гидробионтов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2003. 36 с.

Ковалева Н. Е. Влияние температуры культивации на чувствительность инфузорий к повреждающему действию рентгеновских лучей // Цитология. 1962. Т. 4, № 3. С. 306–317.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1986. 470 с.

Костецкий Э. Я., Борода А. В., Одинцова Н. А. Изменения липидного состава эмбриональных клеток мидий *Mytilus trossulus* в процессе криоконсервации // Биофизика. 2008. Т. 53, № 4. С. 658–665.

Крепс Е. М. Клеточные липиды и их роль в адаптации водных организмов к условиям существования // Физиол. и биохим. морских и пресноводных животных. Л., 1979. С. 3–21.

Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Л., 1981. 339 с.

Кретович В. Л. Основы биохимии растений. М.: Высш. школа, 1971. 464 с.

Кузнецов В. А. Астатичность факторов среды как экологический оптимум для гидробионтов: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саранск, 2005. 37 с.

Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: АН СССР. 1960. 322 с.

Лозина-Лозинский Л. К. Очерки по криобиологии (адаптация и устойчивость организмов и клеток к низким и сверхнизким температурам). Л., 1972. 288 с.

Лютова М. И., Завадская И. Г., Лукницкая А. Ф., Фельдман Н. Л. Температурная адаптация клеток морских и пресноводных водорослей // Клетка и температура среды. М.; Л., 1964. С. 115–119.

Лютова М. И., Фельдман Н. Л. Исследования способности к температурной адаптации у некоторых морских водорослей // Цитология. 1960. Т. 2, № 6. С. 699–709.

Лютова М. И., Фельдман Н. Л. Температурные адаптации клеток морских и пресноводных водорослей // Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды: тез. докл. М.; Л., 1963. С. 48–50.

Лютова М. И., Фельдман Н. Л., Дробышев В. П. Изменение температурной устойчивости морских водорослей в зависимости от температурных условий среды // Цитология. 1968. Т. 10, № 12. С. 1538–1545.

Мельников И. А. Экосистема арктического морского льда. М.: Наука, 1989. 191 с.

Меримен Г. Т. Механизмы устойчивости пойкилотермных животных к действию температур, близких к замораживанию // Клетка и температура среды. М.; Л., 1964. С. 81–85.

Мурзина С. А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* F. северо-западного побережья о. Шпицберген: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 184 с.

Мурзина С. А., Нефедова З. С., Немова Н. Н. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (Обзор) // Тр. КарНЦ РАН. 2012. № 2. С. 18–25.

Никольский Г. В. Пути повышения продуктивности биосферы на примере популяций водных промысловых организмов // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 3. С. 398–408.

Озернюк Н. Д. Механизмы адаптаций. М.: Наука, 1992. 272 с.

Озернюк Н. Д. Температурные адаптации. М.: МГУ, 2000. 205 с.

Озернюк Н. Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: МГУ, 2003а. 215 с.

Озернюк Н. Д. Температурные границы жизни // Природа. 2003б. № 4. С. 457–462.

Перес Ж. Жизнь в океане. Л.: Гидрометеиздат, 1969. 287 с.

Полянский Ю. И. О стойкости зародышей некоторых морских брюхоногих моллюсков к низким температурам // ДАН СССР. 1950. Т. 72, № 6. С. 1179–1181.

Полянский Ю. И. Стойкость к отрицательным температурам некоторых литоральных и сублиторальных моллюсков Баренцева моря на эмбриональ-

ных и постэмбриональных стадиях развития // Тр. Мурман. биол. станции. 1955. Т. 2. С. 17–31.

Полянский Ю. И. Зависимость содержания гликогена и жира в цитоплазме *Paramecium caudatum* от температуры // Морфология и физиология простейших. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 102–110.

Расс Т. С. Некоторые закономерности в строении икринок и личинок рыб в северных водах // ДАН СССР. 1935. Т. 2, № 8–9. С. 597–601.

Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М.: МОИП, 1941. С. 5–60.

Рубцов И. А. О неравномерности темпа эволюции // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6, № 6. С. 411–441.

Самышев Э. З. Биохимический состав и калорийность планктона (Сорерода) Гвинейского залива // Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования. Калининград: АтлантНИРО, 1971. С. 272–351.

Суханова К. М. Цитофизиологическая характеристика жизненных циклов инфузорий рода *Balantidium* из амфибий // Вопросы цитологии и протистологии. М.; Л.: АН СССР, 1960. С. 285–312.

Суханова К. М. Температурные адаптации у простейших. Л.: Наука, 1968. 267 с.

Суценья Л. М. Рост водных животных в условиях колеблющихся температур // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1978. Т. 22. С. 140–150.

Ушаков Б. П. Анализ теплоустойчивости клеток и белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1964. 70 с.

Ушаков В. Б. Снижение теплоустойчивости белков как фактор прогрессивной эволюции клеточных функций // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1977. Т. 13, № 5. С. 579–589.

Фельдман Н. Л., Завадская И. Г., Лютова М. И. Исследования температурной устойчивости некоторых морских водорослей в природных условиях и в эксперименте // Цитология. 1963. Т. 5, № 2. С. 125–134.

Фельдман Н. Л., Лютова М. И. Исследования теплоустойчивости клеток некоторых морских трав // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 4. С. 542–546.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М.: Мир, 1977. 398 с.

Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 567 с.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищ. пром., 1972. 368 с.

Эмме А. М. О стимулирующем действии низких температур // Усп. сов. биол. 1947. Т. 23, вып. 1. С. 127–140.

Aarset A. V. Freezing tolerance in intertidal invertebrates (a review) // Comp. Biochem. Physiol. 1982. Vol. 73. P. 571–580.

Copeman L. A., Parrish C. C. Marine lipids in cold coastal ecosystem: Gilbert bay, Labrador // Marine Biology. 2003. Vol. 143. P. 1213–1227.

Cossins A. R., Prosser C. L. Evolutionary adaptation of membranes to temperature // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1978. Vol. 75, No 4. P. 2040–2043.

Dunn J. F. Low-temperature adaptation of oxidative energy production in cold-water fishes // Canad. J. Zool. 1988. Vol. 66. P. 1098–1104.

Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935.

Harris P. A., James A. Effect of low temperature on fatty acid, biosynthesis in seeds // Biochem. Biophys. Acta. 1969a. Vol. 187. P. 13–18.

Harris P. A., James A. The effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in plant // Biochem. J. 1969b. Vol. 187, No 3. P. 325–330.

Hochachka P. W., Hayes F. R. The effect of temperature acclimation on pathways of glucose metabolism in the trout // Canad. J. Zool. 1962. Vol. 40, No 2. P. 261–270.

Kinne O. Temperature. Invertebrates // Mar. ekol. 1970. Vol. 1. Pt. 1. P. 321–348.

Knipprath W. G., Mead J. F. The effect of the environmental temperature on the fatty acid composition and on the in vivo incorporation of 1–<sup>14</sup>C-acetate in cold fish (*Carasius auratus*) // Lipids. 1968. Vol. 3, part 2. P. 121–128.

Lascombe C., Pattle E., Bernard C. Le role ekologique de la temperature dans la distribution de deux especes proches parentes de planaires deau douce etude experimentale // Hydrobiol. 1975. Vol. 47. 1.

Morita R. Y. Psychrophilic bacteria // Bacteriol. Rev. 1975. Vol. 39. P. 144–167.

Murphy D. J. Freezing resistance in intertidal invertebrates // Annu. Rev. Physiol. 1983. Vol. 45. P. 289–299.

Pernet F., Trembley R., Gionet Ch., Landry Th. Lipid remodeling in selectively bred hard clams at low temperatures in relation to genetic and physiological parameters // J. Exp. Biol. 2006. Vol. 209. P. 4663–4675.

Pernet F., Trembley R., Comtau L., Guderley H. Temperature adaptation in bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodeling of membrane lipids // J. Exp. Biol. 2007. Vol. 210. P. 2999–3014.

Parent G. J., Pernet F., Tremblay R., Sevigny J.-M., Ouellette M. Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature // Aquat. Biol. 2008. Vol. 3. P. 101.

Smith J. Some effects of temperature on the frequency of division and on the volume of starch and fat in *Chilomonas paramecium* // Biol. Bull. 1940. Vol. 79, No 3. P. 379–396.

Somero G. Thermal Physiology and Vertical Zonation of Intertidal Animals: Optima, Limits, and Costs of Living // Integ. and Comp. Biol. 2002. Vol. 42. P. 780–789.

Storey K., Storey J. Natural freezing survival in animals // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1996. Vol. 27. P. 365–386.

Storey K., Storey J. Freeze tolerance // Extremophiles. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers. Oxford.: UK 2005. P. 1–25.

Thorson G. Zur jetziger Lage der marinen Bodentier Okologie // Zool. Anz. 1952, Bd. 16, Supp. S. 276–327.

Williams R. J. Freezing tolerance in *Mytilus edulis* // Comp. Biochem. Physiol. 1995. Vol. 35. P. 145–161.

Zhinkin L. N. Zur Frage der Reservestoffe bei Infusorien // Ztschr. Morph. u. Okol. Tiere. 1930. Bd. 18. L. 1–2. S. 199–207.

Поступила в редакцию 12.12.2012

## References

- Aleksandrov V. Ya. Kletki, makromolekuly i temperatura [Cells, macromolecules and temperature]. Leningrad: Nauka, 1975. 253 s.
- Aleksandrov V. Ya. Reaktivnost' kletok i belki [Cells reactivity and proteins]. Leningrad: Nauka, 1985. 317 s.
- Amosova I. S. Otkor sinei myasnoi mukhi *Calliphora eritrocephala* po priznaku teploustoichivosti myshechnoi tkani [Selection of *Calliphora eritrocephala* on the basis of muscle tissue thermoresistance]. *Izmenchivost' teploustoichivosti kletok zhyvotnykh v ontofilogeneze* [Variable heat resistance of animal cells in ontophylogenesis]. Leningrad, 1967. S. 66–70.
- Aranovich T. M., Doroshev S. I., Spektorova L. V. Biologicheskie osobennosti embrional'nogo i lichinochno-bryonicheskogo razvitiya belomorskiykh ryb [Biological features of embryonic and larval development of the White Sea fish]. *Biologiya promyslovykh ryb i bespozvonochnykh na rannikh stadiyakh razvitiya* [Fishery and invertebrate biology in early ontogeny]. Murmansk: PINRO, 1974. S. 9–11.
- Barashkov G. K. Khimiya vodoroslei [Algae chemistry]. Moscow, 1963. 143 s.
- Bibl' R. Tsitologicheskie osnovy ekologii rastenii [Cytological basis of plant ecology]. Moscow, 1965. 463 s.
- Bogorov V. G. Geograficheskie izmeneniya zhirnosti planktona v okeane [Geographical changes in fat content of plankton in the ocean]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*, 1960. T. 134, № 6. S. 1441–1442.
- Bogorov V. G., Vinogradov M. E. Raspredelenie biomassy zooplanktona v tsentral'noi chasti Tikhogo okeana [Zooplankton biomass distribution in the central part of the Pacific Ocean]. *Tr. Vsesoyuz. gidrobiol. obshch. [Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society]*. 1960. T. 10. S. 208–223.
- Dogel' V. A., Polyanskii Yu. I., Kheisin E. M. Obshchaya protistologiya [General Protistology]. Moscow; Leningrad, 1962. 592 s.
- Dzhon B. Planeta Zemlya i kholodnye intervaly ee istorii [The Planet Earth and cold intervals of its history]. *Zimy nashei planety [The winters of our planet]*. Moscow, 1982a. S. 13–32.
- Dzhon B. Velikii permsko-kamennougol'nyi lednikovyi period [The great Permian-Carboniferous glacial age]. *Zimy nashei planety [The winters of our planet]*. Moscow. 1982b. S. 194–219.
- Emme A. M. O stimuliruyushchem deistvii nizkikh temperature [On the stimulating effect of low temperatures]. *Usp. sov. biol. [Achievements of Modern Biology]*. 1947. T. 23. Vyp. 1. S. 127–140.
- Fel'dman N. L., Zavadskaya I. G., Lyutova M. I. Issledovaniya temperaturnoi ustoichivosti nekotorykh morskikh vodoroslei v prirodnykh usloviyakh i v eksperimente [Study of temperature resistance of some marine algae in natural and experimental conditions]. *Tsitologiya*. 1963. T. 5, № 2. S. 125–134.
- Fel'dman N. L., Lyutova M. I. Issledovaniya teploustoichivosti kletok nekotorykh morskikh trav [Study of heat resistance of cells in some seagrasses]. *Bot. zhurn.* 1962. T. 47, № 4. S. 542–546.
- Galkovskaya G. A., Sushchenya L. M. Rost vodnykh zhyvotnykh pri peremennykh temperaturakh [Aquatic animals growth at variable temperatures]. Minsk, 1978. 143 s.
- Gapochka L. D. Ob adaptatsiyakh vodoroslei [On algae adaptation]. Moscow: MGU, 1981. 80 s.
- Golikov A. N. Izmenenie vnurividovoi plastichnosti v protsesse evolyutsii i nekotorye voprosy vidoobrazovaniya [Intraspecific plasticity change during the evolution and certain aspects of species formation]. *Teoretich. voprosy sistematiki i filogenii zhyvotnykh [Theoretical issues in systematics and phylogeny of animals]*. Leningrad, 1974. S. 174–209.
- Gollenbakh M. M. Vodorosli snega i l'da [Snow and ice algae]. *Zhizn' rastenii [Life of plants]*. Moscow: Prosveshchenie, 1977. T. 3. S. 68–70.
- Ievleva I. V. Vliyaniye temperatury na skorost' metabolizma poikilotermnykh zhyvotnykh [Temperature effect on the metabolic rate in poikilothermic animals]. *Usp. sovr. biol. [Achievements of Modern Biology]*, 1972. T. 73, № 1. S. 134–155.
- Ievleva I. V. Temperaturnaya sreda i skorost' energeticheskogo obmena u vodnykh zhyvotnykh [Temperature and energy metabolism rate in aquatic wildlife]. Kiev, 1981. 232 s.
- Kamshilov M. I. K voprosu ob otbore na kholodoustoichivost' [On the issue of cold resistance selection]. *Zhurn. obshch. biol.* 1941. T. 11, № 2. S. 221–228.
- Karamushko L. I. Metabolicheskie adaptatsii ryb vysokikh shirot [Metabolic adaptation of fish in high latitudes]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*. 2001. T. 379, № 2. S. 279–284.
- Karamushko L. I. Bioenergetika ryb severnykh morei: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [Fish bioenergy of the northern seas: abstract of the DSc thesis, Biol.]. Moscow, 2005. 39 s.
- Karamushko L. I. Bioenergetika ryb severnykh morei [Fish bioenergy of the northern seas]. Moscow, 2007. 266 s.
- Karamushko L. I., Shatunovskii M. I. Aktivnyi obmen i metabolicheskii diapazon u ryb vysokikh shirot [Active metabolism and metabolic range in fish in high latitudes]. *Usp. sovr. biol. [Achievements of modern biology]*. 2009. T. 129, № 2. S. 167–180.
- Kaufman Z. S. Teploustoichivost' myshechnoi tkani nekotorykh ryb Belogo morya v svyazi s temperaturnymi usloviyami ikh sushchestvovaniya [Thermoresistance of muscle tissue in some of the White Sea fish species in connection with the temperature conditions of their existence]. *Tsitologiya*. 1965. T. 7, № 5. S. 655–657.
- Kaufman Z. S. Mekhanizmy nekotorykh adaptatsii poikilotermnykh zhyvotnykh k sushchestvovaniyu v usloviyakh polyarnykh vod [Some adaptation mechanisms of poikilothermic animals to polar waters]. *Materialy 16-i konferentsii po izucheniyu vnutrennikh vodoemov Pribaltiki [Proceedings of the 16th conference on inland water bodies in the Baltic region]*. Petrozavodsk. 1971. S. 119–121.
- Kaufman Z. S. Svyaz' polovogo tsikla morskikh bespozvonochnykh s temperaturnym faktorom sredy [A connection of the genetical cycle in marine invertebrates with the environmental temperature]. *Otchetnaya nauchnaya sessiya Zoologicheskogo instituta AN SSSR*

po itogam rabot 1971 g. [Scientific report session of Institute of Zoology of the USSR Academy of Sciences]. Leningrad, 1972. S. 14–15.

Kaufman Z. S. Zavisimost' sostava zheltka yaits morskikh bespozvonochnykh ot temperatury sredy i nekotorye voprosy evolyutsionnoi morfologii [The relation of egg yolk composition of marine invertebrates with the environmental temperature and some evolutionary morphology issues]. 9 ses. uchen. soveta po probleme: *Biol. resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoemov Evropeiskogo Severa* [The 9<sup>th</sup> academic council session on the issue of biological resources of the White Sea and inland water bodies of the European North]. Petrozavodsk, 1974a. S. 236–238.

Kaufman Z. S. Polovye tsikly i gametogenez bespozvonochnykh Belogo moraya [Genesial cycles and gametogenesis in the invertebrates of the White Sea]. *Issledovaniya fauny morei* [Studies of marine fauna]. Leningrad, 1974b. T. 13 (21). S. 191–271.

Kaufman Z. S. Ekologicheskie zakonomernosti neresta massovykh vidov belomorskikh bespozvonochnykh [Ecological patterns in the spawning of the dominant White Sea invertebrates]. *Zool. zhurn.* 1976a. T. 55, vyp. 1. S. 5–16.

Kaufman Z. S. Zavisimost' oogeneza ot temperaturnogo faktora sredy i nekotorye voprosy evolyutsionnoi morfologii [Oogenesis dependence on the environmental temperature and some evolutionary morphology issues]. *Zhurn. obshch. biol.* 1976b. T. 37, № 2. S. 263–275.

Kaufman Z. S. Zavisimost' gametogeneza morskikh shel'fovykh bespozvonochnykh ot temperatury vody [Gametogenesis dependence of marine shelf invertebrates on the water temperature]. *Zhurn. obshch. biol.* 1976v. T. 37, № 6. S. 912–916.

Kaufman Z. S. Osobennosti polovykh tsiklov belomorskikh bespozvonochnykh kak adaptatsiya k sushchestvovaniyu v usloviyakh vysokikh shirot [Genesial cycle features in the White Sea invertebrates as an adaptation to high latitudes]. Leningrad: Nauka, 1977. 265 s.

Khochachka P., Somero Dzh. Strategiya biokhimicheskoi adaptatsii [The strategy of biochemical adaptation]. Moscow: Mir, 1977. 398 s.

Khochachka P., Somero Dzh. Biokhimicheskaya adaptatsiya [Biochemical adaptation]. Moscow: Mir, 1988. 567 s.

Kovalev N. N. Kholinesterazy – biokhimicheskie mekhanizmy adaptatsii gidrobiontov: avtoref. dis. ... dokt. biol. Nauk [Choline esterase: biochemical adaptation mechanisms in aquatic organisms; abstract of the DSc thesis, Biol.]. Vladivostok, 2003. 36 s.

Kovaleva N. E. Vliyanie temperatury kul'tivatsii na chuvstvitel'nost' infuzorii k povrezhdayushchemu deistviyu rentgenovskikh luchei [Effect of cultivation temperature on the x-ray sensitivity in infusoria]. *Tsitologiya.* 1962. T. 4, № 3. S. 306–317.

Konstantinov A. S. Obshchaya gidrobiologiya [General Hydrobiology]. Moscow: Vysshaya shkola, 1986. 470 s.

Kostetskii E. Ya., Boroda A. V., Odintsova N. A. Izmeneniya lipidnogo sostava embrional'nykh kletok midii *Mytilus trossulus* v protsesse kriokonservatsii [Changes in the lipid content of embryonic cells in *Mytilus trossu-*

*lus* during cryopreservation]. *Biofizika.* 2008. T. 53, № 4. S. 658–665.

Kreps E. M. Kletochnye lipidy i ikh rol' v adaptatsii vodnykh organizmov k usloviyam sushchestvovaniya [Cellular lipids and their role in the adaptation of aquatic organisms to the environment]. *Fiziol. i biokhim. morskikh i presnovodnykh zhivotnykh* [Physiology and biochemistry of marine and freshwater animals]. Leningrad, 1979. S. 3–21.

Kreps E. M. Lipidy kletochnykh membrane [Cell membrane lipids]. Leningrad, 1981. 339 s.

Kretovich V. L. Osnovy biokhimii rastenii [Fundamentals of plant biochemistry]. Moscow: Vyssh. shkola, 1971. 464 s.

Kuznetsov V. A. Astatichnost' faktorov sredy kak ekologicheskii optimum dlya gidrobiontov: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [Instability of environmental factors as ecological optimum for aquatic organisms: abstract of the DSc thesis, Biol.]. Saransk, 2005. 37 s.

Kuznetsov V. V. Beloe more i biologicheskie osobennosti ego flory i fauny [The White Sea and biological features of its flora and fauna]. Moscow; Leningrad: AN SSSR. 1960. 322 s.

Lozina-Lozinskii L. K. Ocherki po kriobiologii (adaptatsiya i ustoichivost' organizmov i kletok k nizkim i sverkh nizkim temperaturam) [Cryobiology proceedings: adaptation and immunity of cells and organisms to low and ultralow temperatures]. Leningrad, 1972. 288 s.

Lyutova M. I., Zavadskaya I. G., Luknitskaya A. F., Fel'dman N. L. Temperaturnaya adaptatsiya kletok morskikh i presnovodnykh vodoroslei [Temperature adaptation of cells of marine and freshwater algae]. *Kletka i temperatura sredy* [The cell and environmental temperature]. Moscow; Leningrad, 1964. S. 115–119.

Lyutova M. I., Fel'dman N. L. Issledovaniya sposobnosti k temperaturnoi adaptatsii u nekotorykh morskikh vodoroslei [Study of temperature adaptation capacity in some marine algae]. *Tsitologiya.* 1960. T. 2, № 6. S. 699–709.

Lyutova M. I., Fel'dman N. L. Temperaturnye adaptatsii kletok morskikh i presnovodnykh vodoroslei [Temperature adaptations of cells of marine and freshwater algae]. *Rol' kletochnykh reaktsii v prisposoblenii mnogokletochnykh organizmov k temperature sred.* *Tez. dokl.* [The role of cellular response in adaptation of multicellular organisms to environmental temperature]. Moscow; Leningrad, 1963. S. 48–50.

Lyutova M. I., Fel'dman N. L., Drobyshev V. P. Izmenenie temperaturnoi ustoichivosti morskikh vodoroslei v zavisimosti ot temperaturnykh uslovii sredy [Changes in thermal tolerance of marine algae depending on the environmental temperature conditions]. *Tsitologiya.* 1968. T. 10, № 12. S. 1538–1545.

Mel'nikov I. A. Ekosistema arkticheskogo morskogo l'da [Arctic sea ice ecosystem]. Moscow: Nauka, 1989. 191 s.

Merimen G. T. Mekhanizmy ustoichivosti poikilothermnykh zhivotnykh k deistviyu temperatur, blizkikh k zamorazhivaniyu [Mechanisms of resistance to temperatures close to the freezing point in poikilothermic animals]. *Kletka i temperatura sredy* [The cell and en-

*vironmental temperature*]. Moscow; Leningrad, 1964. S. 81–85.

Murzina S. A. Rol' lipidov i ikh zhirkokislotoynykh komponentov v biokhimicheskikh adaptatsiyakh lyumpena pyatnistogo *Leptoclinus maculatus* F. severozapadnogo poberezh'ya o. Shpitsbergen: dis. ... kand. biol. nauk [Role of lipids and their fatty acid components in biochemical adaptations of *Leptoclinus maculatus* F. in the north-west coastal waters of Lake Spitsbergen]. Petrozavodsk, 2010. 184 s.

Murzina S. A., Nefedova Z. S., Nemova N. N. Vliyaniye zhirnykh kislot (markerov pishchevykh istochnikov ryb) na mekhanizmy adaptatsii v usloviyakh vysokikh shirot (Obzor) [The effect of fatty acids (markers of fish food sources) on the adaptation mechanisms in high latitudes (Review)]. *Tr. Karelsk. nauch. tsentra RAN [Proceedings of Karelian Research Centre of RAS]*. 2012. № 2. S. 18–25.

Nikol'skii G. V. Puti povysheniya produktivnosti biosfery na primere populyatsii vodnykh promyslovykh organizmov [Ways to increase the biosphere productivity on the example of commercial aquatic organisms populations]. *Zool. zhurn.* 1964. T. 43, vyp. 3. S. 398–408.

Ozernyuk N. D. Mekhanizmy adaptatsii [Adaptation mechanisms]. M.: Nauka, 1992. 272 s.

Ozernyuk N. D. Temperaturnye adaptatsii [Temperature adaptations]. Moscow: MGU, 2000. 205 s.

Ozernyuk N. D. Fenomenologiya i mekhanizmy adaptatsionnykh protsessov [Phenomenology and adaptation mechanisms]. Moscow: MGU, 2003a. 215 s.

Ozernyuk N. D. Temperaturnye granitsy zhizni [Temperature limits for life]. *Priroda*. 2003b. № 4. S. 457–462.

Peres Zh. Zhizn' v okeane [Life in the ocean]. Leningrad: Gidrometizdat, 1969. 287 s.

Polyanskii Yu. I. O stoikosti zarodyshei nekotorykh morskikh bryukhonogikh mollyuskov k nizkim temperaturam [On the resistance of some marine gastropods to low temperatures]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*. 1950. T. 72, № 6. S. 1179–1181.

Polyanskii Yu. I. Stoikost' k otritsatel'nym temperaturam nekotorykh litoral'nykh i sublitoral'nykh mollyuskov Barentseva morya na embrional'nykh i postembrional'nykh stadiyakh razvitiya [Resistance to subfreezing temperatures in some littoral and sublittoral mussels of the Barents Sea during the embryonic and postembryonic development stages]. *Tr. Murm. biol. stantsii [Proceedings of Murmansk biological station]*. 1955. T. 2. S. 17–31.

Polyanskii Yu. I. Zavisimost' sodержaniya glikogena i zhira v tsitoplazme *Paramecium caudatum* ot temperatury [Effect of temperature on glycogen and fat content in cytoplasm in *Paramecium caudatum*]. *Morfologiya i fiziologiya prosteishikh [Morphology and physiology of animalcules]*. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1963. S. 102–110.

Rass T. S. Nekotorye zakonomernosti v stroenii ikri nok i lichinok ryb v severnykh vodakh [Some patterns in fish eggs and larvae structure in the northern waters]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*. 1935. T. 2, № 8–9. S. 597–601.

Rass T. S. Geograficheskie paralelizmy v stroenii i razvitiu kostistykh ryb severnykh morei [Geographical

parallelism in the structure and development of bony fish in the northern seas]. Moscow: MOIP, 1941. S. 5–60.

Rubtsov I. A. O neravnovernosti tempa evolyutsii [On the unevenness of evolution rate]. *Zhurn. obshch. biol.* 1945. T. 6, № 6. S. 411–441.

Samyshev E. Z. Biokhimicheskii sostav i kaloriinost' planktona (Copepoda) Gvineiskogo zaliva [Biochemical composition and calorie content of plankton (Copepod) in the Gulf of Guinea]. Produktivnaya zona ekvatorial'noi Atlantiki i usloviya ee formirovaniya. Kaliningrad: Atlant-NIRO, 1971. S. 272–351.

Sukhanova K. M. Tsitofiziologicheskaya kharakteristika zhiznennykh tsiklov infuzorii roda *Balantidium* iz amfibii [Cytological characteristics of infusoria life cycles of the genus *Balantidium* from Amphibians]. *Voprosy tsitologii i protistologii*. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1960. S. 285–312.

Sukhanova K. M. Temperaturnye adaptatsii u prosteishikh [Temperature adaptations of protozoa]. Leningrad: Nauka, 1968. 267 s.

Sushchenya L. M. Rost vodnykh zhivotnykh v usloviyakh koleblyushchikhsya temperatury [Growth of aquatic animals under temperature fluctuations]. *Tr. Vses. gidrob. ob-va [Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society]*. 1978. T. 22. S. 140–150.

Shul'man G. E. Fiziologo-biokhimicheskie osobennosti godovykh tsiklov ryb [Physiological and biochemical features of annual cycles of fish]. Moscow: Pishchev. prom., 1972. 368 s.

Ushakov B. P. Analiz teploustoichivosti kletok i belkov poikilotermnykh zhivotnykh v svyazi s problemoi vida: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [Analysis of heat resistance in cells and proteins of poikilothermic animals in connection with species problem: abstract of the DSc thesis, Biol.]. Leningrad, 1964. 70 s.

Ushakov V. B. Snizhenie teploustoichivosti belkov kak faktor progressivnoi evolyutsii kletochnykh funktsii [Decrease in the heat resistance of proteins as a factor in the progressive evolution of cellular functions]. *Zhurn. evolyuts. biokhimii i fiziologii*. 1977. T. 13, № 5. S. 579–589.

Vasser S. P., Kondrat'eva N. V., Masyuk N. P. i dr. Vodorosli [Algae]. Kiev, 1989. 608 s.

Vilenkin B. Ya. Vliyaniye temperatury na morskikh zhivotnykh [The effects of temperature on marine species]. Okeanologiya. Biologiya okeana. T. 1. Biologicheskaya struktura okeana. [Oceanology. Ocean biology. Vol. 1. Biological structure of the ocean]. Leningrad, 1977. S. 18–25.

Vinogradova Z. A. Biokhimicheskie aspekty izucheniya morskogo planktona [Biochemical aspects of studying marine plankton]. *Voprosy biogeografii*. Kiev: Naukova dumka, 1967. S. 52–58.

Zhirmunskii A. V. Voprosy tsitoeologii [Cytocological matters]. *Rukovodstvo po tsitologii. T. 2. [Guidelines on cytology. Vol. 2]*. Moscow; Leningrad: Nauka, 1966. S. 623–637.

Zakhvatkin A. A. Sravnitel'naya embriologiya nizshikh bespozvonochnykh [Comparative embryology of the lower invertebrates]. Moscow, 1949. 395 s.

Zenkevich L. A. O drevnosti vozniknoveniya kholodnovodnoi morskoi fauny i flory [On the antiquity of cold-water marine fauna and flora genesis]. *Tr. In-ta okean.*

[*Proceedings of the Institute of Oceanology*]. 1949. T. 3. S. 191–199.

Zenkevich L. A. Zhizn' v glubinakh okeana [Life in the depths of the ocean]. *Priroda*. 1952. № 6. S. 60–64.

Zernov S. A. Obshchaya gidrobiologiya [General Hydrobiology]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1949. 588 s.

Aarset A. V. Freezing tolerance in intertidal invertebrates (a review). *Comp. Biochem. Physiol.* 1982. Vol. 73. P. 571–580.

Copeman L. A., Parrish C. C. Marine lipids in cold coastal ecosystem: Gilbert bay, Labrador. *Marine Biology*. 2003. Vol. 143. P. 1213–1227.

Cossins A. R., Prosser C. L. Evolutionary adaptation of membranes to temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1978. Vol. 75, No 4. P. 2040–2043.

Dunn J. F. Low-temperature adaptation of oxidative energy production in cold-water fishes. *Canad. J. Zool.* 1988. Vol. 66. P. 1098–1104.

Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935.

Harris P. A., James A. Effect of low temperature on fatty acid, biosynthesis in seeds. *Biochem. Biophys. Acta*. 1969a. Vol. 187. P. 13–18.

Harris P. A., James A. The effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in plant. *Biochem. J.* 1969b. Vol. 187, No 3. P. 325–330.

Hochachka P. W., Hayes F. R. The effect of temperature acclimation on pathways of glucose metabolism in the trout. *Canad. J. Zool.* 1962. Vol. 40, No 2. P. 261–270.

Kinne O. Temperature. *Invertebrates. Mar. ekol.* 1970. Vol. 1. Pt. 1. P. 321–348.

Knipprath W. G., Mead J. F. The effect of the environmental temperature on the fatty acid composition and on the in vivo incorporation of 1-<sup>14</sup>C-acetate in cold fish (*Carasius auratus*). *Lipids*. 1968. Vol. 3, part 2. P. 121–128.

Lascombe C., Pattle E., Bernard C. Le role ecologique de la temperature dans la distribution de

deux especes proches parentes de planaires deau douce etude experimentale. *Hydrobiol.* 1975. Vol. 47. 1.

Morita R. Y. Psychrophilic bacteria. *Bacteriol. Rev.* 1975. Vol. 39. P. 144–167.

Murphy D. J. Freezing resistance in intertidal invertebrates. *Annu. Rev. Physiol.* 1983. Vol. 45. P. 289–299.

Pernet F., Trembley R., Gionet Ch., Landry Th. Lipid remodeling in selectively bred hard clams at low temperatures in relation to genetic and physiological parameters. *J. Exp. Biol.* 2006. Vol. 209. P. 4663–4675.

Pernet F., Trembley R., Comtau L., Guderley H. Temperature adaptation in bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodeling of membrane lipids. *J. Exp. Biol.* 2007. Vol. 210. P. 2999–3014.

Parent G. J., Pernet F., Tremblay R., Sevigny J.-M., Ouellette M. Remodeling of membrane lipids in gills of adult hard clam *Mercenaria mercenaria* during declining temperature. *Aquat. Biol.* 2008. Vol. 3. P. 101.

Smith J. Some effects of temperature on the frequency of division and on the volume of starch and fat in *Chilomonas paramecium*. *Biol. Bull.* 1940. Vol. 79, No 3. P. 379–396.

Somero G. Thermal Physiology and Vertical Zonation of Intertidal Animals: Optima, Limits, and Costs of Living. *Integ. and Comp. Biol.* 2002. Vol. 42. P. 780–789.

Storey K., Storey J. Natural freezing survival in animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1996. Vol. 27. P. 365–386.

Storey K., Storey J. Freeze tolerance. *Extremophiles. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers. Oxford.: UK 2005. P. 1–25.

Thorson G. Zur jetziger Lage der marinen Bodentier Okologie. *Zool. Anz.* 1952, Bd. 16, Supp. S. 276–327.

Williams R. J. Freezing tolerance in *Mytilus edulis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1995. Vol. 35. P. 145–161.

Zhinkin L. N. Zur Frage der Reservestoffe bei Infusorien. *Ztschr. Morph. u. Okol. Tiere.* 1930. Bd. 18. L. 1–2. S. 199–207.

Received December 12, 2012.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### Кауфман Залман Самуилович

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт водных проблем Севера  
Карельского научного центра РАН  
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185030  
эл. почта: revzal@mail.ru  
тел.: (8142) 576520, 570659

## CONTRIBUTOR:

### Kaufman, Zalman

Northern Water Problems Institute,  
Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
50 A. Nevsky St., 185030 Petrozavodsk,  
Karelia, Russia  
e-mail: revzal@mail.ru  
tel.: (8142) 576520, 570659