

1989 II

1850386

**Poraba kisika pri ličinkah *Perla marginata* Pz.
v odvisnosti od velikosti telesa in temperature**

(D i s e r t a c i j a)



Za vodstvo in pomoč pri tem delu se iskreno zahva-
ljujem akad.prof.dr.S.Stančoviču in prof.dr.A.O.Župančiču.
Vsek pogovor s njima mi je bil poln dragocenih nasveti
na mi bodo vodile tudi naprej. Globoko hvalečnost jutim do
svojega učitelja prof.dr.M.Ži-ja, ki me je vedno bodril in
skrbel za moj razvoj. Nadalje prof.dr.R. Andjusa
za njegovo zanimanje in nasvete pri problemu adaptacije,
ing.dr.S.Županoviča za pomoč pri statistični analizi, Komisiji
za diplomski študij na Biološki Fakulteti Univerze pa za materialno
pomoč.

Ljubljana

1962

Tudi vsem prijateljem, ki so me s iskreno in toplo
besedo podpirali, priročno kvala!

II 182036

II 182036

Poroba klasika pri študijnih poročilih. V odvisnosti od velikosti telesa in temperature

(Disertacija)



0735/1964

Ljubljana - Ljubljana

Ljubljana

1964

Za vodstvo in pomoč pri tem delu se iskreno zahvaljujem akad.prof.dr.S.Stankoviču in prof.dr.A.O.Župančiču. Vsak pogovor z njima mi je dvignil polet, dragoceni nasveti pa mi bodo vodilo tudi vnaprej. Globoko hvaležnost čutim do svojega učitelja prof.dr.M.Žei-ja, ki me je vedno bodril in skrbel za moj razvoj. Zahvalo izrekam nadalje prof.dr.R.Andjusu za njegovo zanimanje in nasvete pri problemu adaptacije, ing.dr.S.Županoviču za pomoč pri statistični analizi, Komisiji za podiplomski študij pri Rektoratu Univerze pa za materialno pomoč.

Tudi vsem prijateljem, ki so me s iskreno in toplo besedo podpirali, prisrčna hvala!

V s e b i n a

	stran
Problematika	1
Material in delovne metode	3
- material	3
- manometrična tehnika	4
- gojitev ličink pri zvišani temperaturi	5
- merjenje površine ličink	5
Rezultati	6
- celoletne meritve	6
- meritve v hladni in topli dobi	9
- poskusi o adaptaciji	13
Diskusija	14
Zaključki	24
Slovstvo	25
Priloge (statistična dokumentacija)	

Problematika

Pomemben vpliv temperature za razširjenje vodnih organizmov je dolgo znan in že deskriptivno raziskovanje je grupiralo poikilotermne vodne organizme v euritermne, ki uspevajo v širokih temperaturnih mejah, in stenotermne, ki prenesejo le ozka temperaturna kolebanja. Oba pojma sta bila splošno prevzeta čeprav še danes malo vemo o vzrokih in naravi različnega reagiranja obeh skupin organizmov, niti ne moremo ostro določiti temperaturnih mej euri- oziroma stenotermnih vrst. Določanje splošno veljavne kritične temperature se ni obneslo, ker se ta spreminja z geografsko širino in načinom raziskovanja (predgojitve, adaptacija). Nekateri živali, ki se v naravnem okolju obnašajo kot izrazito stenotermne, prenesejo v laboratorijskih poskusih temperature svojih euritermnih sorodnikov (Schlieper in Blasing, 1952); prav tako je verjetno, da niso vse razvojne stopnje živalske vrste enako občutljive za temperaturne spremembe in da lahko pogoji ozko vezanost na določen biotop le en razvojni stadij (Thienemann 1950).

Eksaktna raziskovanja temperaturnega vpliva niso potrebna le za razumevanje naselitve in razširjenja sladkovodnih organizmov. Dejstvo, da se pod vplivom temperaturnih sprememb bistveno menja tudi intenziteta kompliciranih življenjskih procesov poikilotermnih vodnih organizmov, daje temperaturi važno mesto med faktorji okolja, ki vplivajo na biološko produkcijo (Woynarowich 1959). Poglobljena raziskovanja reakcij posameznih vrst organizmov na temperaturne spremembe s pomočjo kvantitativne metode ter komparativne študije na različnih organizmih in skupinah organizmov so najbolj upravičena pot, ki bi pokazala pravilnosti v reagiranju organizmov na spremenjene temperaturne pogoje in nas približala k spoznavanju energetskih osnov biološke produkcije.

Primeren indikator za odvisnost metabolizma od temperature je obrok porabe kisika. Stevilna dela na ta način dokazujejo razlike v metabolizmu sorodnih vrst ali celo osebkov iste vrste, ki naseljujejo bodisi geografsko oddaljena področja ali termično in habitualno različne vodne biotope. Žal pa marsikatero važno delo ne more kot tako služiti za primerjalne študije, ker ne upošteva razlik v velikosti živali. Kot splošno pravilo se je namreč izkazalo, da tudi pri poikilotermnih živalih z velikostjo pada obrok porabe kisika. O globlji naravi tega odnosa so mnenja še deljena. Liebsch (1929) je našel za helicide vzporednost med porabo kisika in maso telesa, Ellenby (1951) pa za prepupo vrste *Drosophyla melanogaster* in raka vrste *Ligia oceanica* vzporednost porabe kisika s površino. Kienle in Ludwig (1956) sta dala pregled, po katerem prevladuje pri poikilotermnih direktna proporcionalnost porabe kisika s površino; pri kopenskih polžih pljučarjih in žuželkah ustreza sprememba metabolizma spremembi teže živali. Živali pa, ki dihaajo z dvema dihalnimi organi, od katerih eden sprejema kisik proporcionalno kubu, drugi pa kvadratu dolžine telesa, porabljajo kisik vzporedno s dolžino na potenco med dva in tri. Balke (1957) je to za ličinke vodnih žuželk, ki imajo razvite trahealne škrge, potrdila.

Pri vseh navedenih delih, ki pravzaprav v zadnji liniji potrjujejo ali zavračajo veljavnost površinskega pravila tudi za poikilotermne živali, se upošteva premalo vpliv temperature. Nedvomno pa prav pri teh lahko pričakujemo, da temperatura vpliva na presnovo.

Pričujoče delo proučuje metabolizem larv *Perla marginata* Pz. (Plecoptera) pri različnih temperaturah in v različnih letnih dobah. Cilj raziskovanja je ugotoviti, ali se odnos med količino porabljenega kisika v časovni enoti in velikostjo menja v spremenjenih temperaturnih pogojih. Razlike v porabi kisika pri hitrih temperaturnih spremembah in obrokom porabe kisika po daljši gojitvi na spremenjeni temperaturi bodo pokazale regulacijske sposobnosti, ki jih larve v termično različnih dobah lahko razvijejo. Sezonske spremembe metabolizma

v istem temperaturnem območju lahko pričakujemo, če so razlike med poletno in zimsko temperaturo njihovega naravnega okolja znatne.

Izbira raziskovalnega objekta iz skupine plekopter ni slučajna. Ta skupina žuželk, ki v svojem larvalnem obdobju bogato naseljuje tekoče vode in predstavlja važen vir hrane za salmonide, je v eksperimentalnem raziskovanju zelo zanemarjena. Razen starejših del (predvsem Schonemund 1912) ni podatkov o njihovi biologiji, ki bi bili dobljeni na osnovi laboratorijskih gojitev in poskusov. Vzrok temu je verjetno ta, da je skupina v celoti relativno mrzlo stenotermna, zahteva visoko koncentracijo kisika v vodi in uspeva samo v tekoči vodi. Zahteva torej pogoje, ki se v laboratoriju težko vzdržujejo. Vredna novejša sistematska literatura (Illies in predvsem Kuhtreiber), ki navaja tudi dragocene biološke in ekološke podatke, pa bodri k eksperimentalnemu raziskovanju. Prav zaradi svoje velike občutljivosti bi bile plekoptere lahko indikatorji za stopnjo onesnaženosti vod.

Material in delovne metode

M a t e r i a l . V vseh meritvah je bila *Perla marginata* Ps. (Plecoptera). Poskusne objekte smo nabirali v potoku Ločnica pri Medvodah v odseku srednjega toka vedno na približno istem mestu. Temperaturo vode smo merili pri vsakem lovu. Vpliv tehnizacije in civilizacije je v Ločnici minimalen tako da predstavlja relativno zelo naravno vodo. Transport živali sortiranih po velikosti v termovkah s širokim grlom v malo vode. V laboratoriju larve v gojitvenih posodah iz plastične mase, ki so prirejene za stalno pretakanje vodovodne vode. Ličinke v teh posodah pod kamenjem kot v naravnem okolju. Pred meritvami ličinke tri do pet dni v laboratorijski gojitvi brez hrane in ločene po velikosti.

M a n o m e t r i č n a t e h n i k a . Obrok porabe kisika smo merili z Warburgovim aparatom model V firme B.Braun. Od 14 manometrov smo uporabljali v vsakem poskusu 12 za merjenje porabe kisika ličink, dva pa za termobarometer. Poskusne posode s 15 ml volumna, brez nastavka v sredini, ker bi lahko ličinke prišle v dotik s KOH. V posodah 3 ccm vodovodne vode in v stranskem ušesu 0,3 ccm 0,1 n KOH. Za zvečanje absorpcijske površine smo polagali v lug košček filtrirnega papirja. Silikonska mast za zatesnitev. Na poskusni temperaturi smo 20 min. tresli odprte manometre, nato odčitavali po 1 uri. Predhodni poskusi, ko smo odčitavali vsakih 10 min. v 1 uri, so dali precej konstantne vrednosti; poraba kisika tudi pri največjih ličinkah in najvišji poskusni temperaturi ni poje-mala. S tem je upravičena izbira posodic in poskusnega časa na 1 uro. V posodah samo po ena larva. Pri hitrih temperaturnih spremembah smo po meritvi na izhodni temperaturi odprli mano-metre in dvignili kontaktni termometer za 5°C; po dosegu te temperature smo spet manometre tresli 20 min. in nato po 1 uri odčitali. Po meritvah smo ličinke osušili s filtrirnim papirjem in tehtali na analitski tehtnici (Mettler).

Pri izračunavanju konstante manometrov smo upoštevali tudi volumen živali. Ker smo imeli ličinke težke od 16 do 450 mg in bi bilo zelo zamudno izračunavati konstante vedno proti, smo izdelali za vsak manometer (manometer in ustrezna posodica enako številko) preglednico z izračunanimi konstantami za vse poskusne temperature in vse velikostne razrede po 50 mg. Pri tem smo upoštevali, da je specifična teža približno ena in smo volumen izražali s težo. Izkazalo se je, da razlika 50 mg ne vpliva na konstanto in bi zadostovalo, če bi upoštevali le razlike po 100 mg. Izračunano količino porabljenega kisika v mikrolitrih na 1 uro smo delili s težo cele ličinke; pri tem je bila enota 100 mg najbolj ugodna za grafično prikazovanje. Vse gojitve in meritve so bile izvršene v kletnem prostoru z relativno zelo nizko in stalno temperaturo, ki tudi poleti ni presegla 15 do 16°C, nato pa v temnici z najvišjo letno temperaturo 18°C. Nizke temperature smo dosegli s hladilno cevjo po kateri je tekla vodovodna voda in ohlajala

Vodno kopel aparata. V primerih, ko se je poleti vodovodna voda segrela na 13 do 14°C, je bilo potrebno vodovodno vodo pred vstopom v hladilno cev napeljati preko međeninaste spirale v posodi, napolnjeni z ledom, da se je na tej poti ohladila. Pozimi je ta naprava omogočala meritve pri 11°C. Žal pa za meritve pri še nižjih temperaturah ni zadostovala.

G o j i t e v l i č i n k p r i z v i š a n i t e m p e r a t u r i . Tovrstne gojitve so bile potrebne za analizo regulacijskih (adaptacijskih) sposobnosti ličink. Vodni tok je za dihanje tako važen pogoj, da bi bilo napačno, če bi larve gojili v stoječi vodi. Zato smo morali urediti posebno napravo, ki je ogrela vodovodno vodo v pretoku pred vstopom v gojitveno posodo na stalno temperaturo. Napravo sestavljajo: pretočna posoda, kontaktni termometer in 1 kW vodni grelec, ki sta zvezana preko releja. Zaradi odtoka na zgornji stranski ploskvi posode je vodni steber vedno enak in s tem pritisk vode na odtočni premer stalen. Empirično se da določiti temperatura na kontaktnem termometru in dotok vodovodne vode v posodo, da se v njej ogreje na željeno temperaturo.

M e r j e n j e p o v r š i n e l i č i n k . Ličinke perle imajo podolgovato in sploščeno telo. Sprednji del telesa je bolj sploščen kot zadnji. Celo telo si sato lahko predstavljamo sestavljeno iz dveh elipsoidov, od katerih ima sprednji presek polelipse, zadnji pa elipse.

Ličinke smo najprej stehtali in dali v posodice s mlačno vodo. Takoj ko so poginile, smo jim pod mikroskopom izmerili dolžino telesa, širino in višino oprsja in širino in višino zadka.

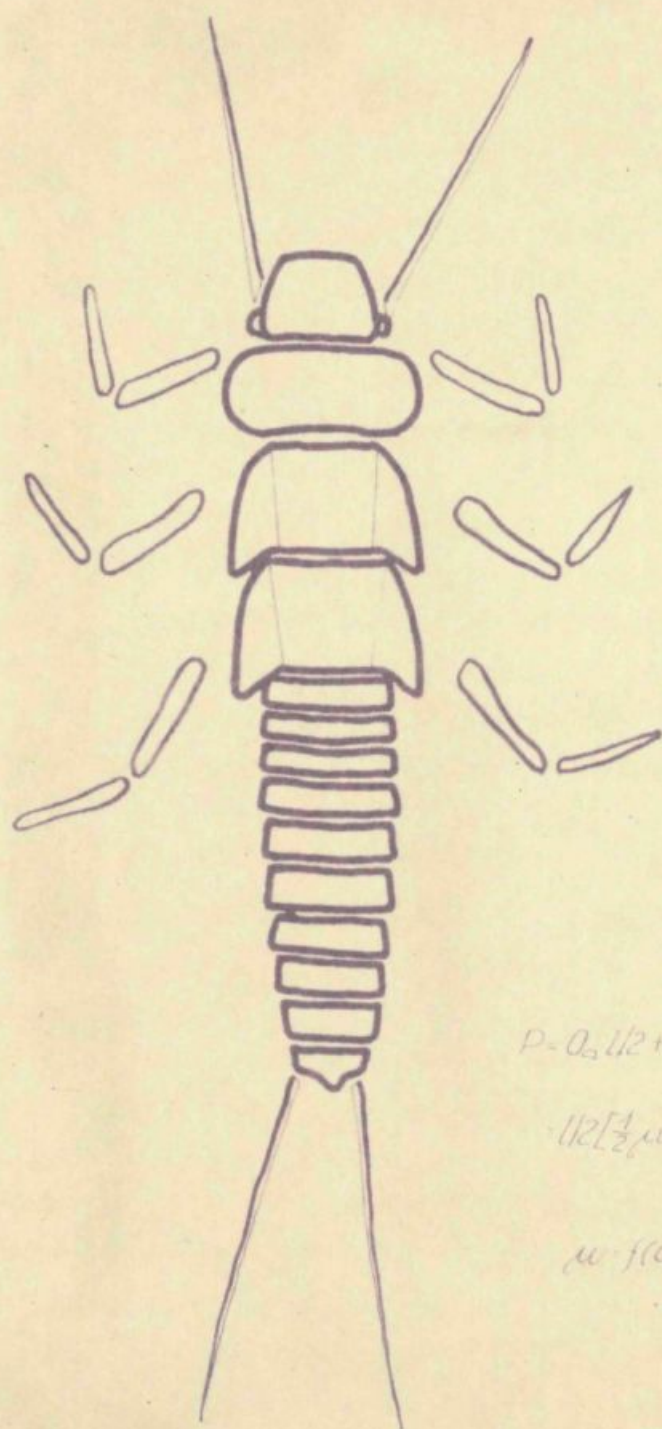
Dolžina: od začetka glave do konca zadnjega abdominalnega segmenta.

Širina oprsja: širina sprednjega dela prvega torakalnega segmenta.

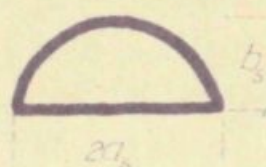
Višina oprsja: višina istega segmenta.

Širina zadka: širina četrtega abdominalnega segmenta .

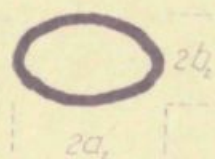
Višina zadka: višina srednjega dela istega segmenta.



$$Q_0 = \frac{1}{2} \mu_3 a_3 + 2a$$



$$Q_0 = \mu_2 a_2$$



$$P = Q_0/2 + Q_b/2 = 1/2 [Q_0 + Q_b]$$

$$= 1/2 \left[\frac{1}{2} \mu_3 a_3 + 2a + \mu_2 a_2 \right]$$

$$\mu = f(a/b) \text{ po tabeli}$$

Rezultati

C e l o l e t n e m e r i t v e . Meritve so bile izvršene v času od 4. junija 1959 do 26. julija 1960 v vseh letnih dobah in pri hitrih temperaturnih spremembah. Začetna poskusna temperatura je bila 15°C , naslednje pa 20 in 25°C . V meritvah je bilo 200 do 270 ličink v težinskih mejah 3,5 do 460 mg. Larve največjih tež (320 do 460 mg) pripadajo stadiju nimfe. V merilnih posodah so bile larve mirne, le pri 25°C so kazale ventilacijska gibanja (ritmično dviganje in spuščanje telesa). V zimskih mesecih smo zato zaključili meritve že pri 20°C . Zelo primerno bi bilo vsaj v tem letnem času začeti meritve pri nižjih temperaturah od 15°C ; zaradi težav pri hlajenju vodovodne vode pa nimamo vrednosti za porabo kisika pri 11°C za vse velikostne razrede ličink in jih zato pri tem splošnem pregledu ne bomo upoštevali.

Poraba kisika na enoto teže je največja pri najmanjših larvah in najmanjša pri največjih. Obrok porabe kisika z rastočo težo ne upada linearno, ampak kot eksponencialna funkcija teže:

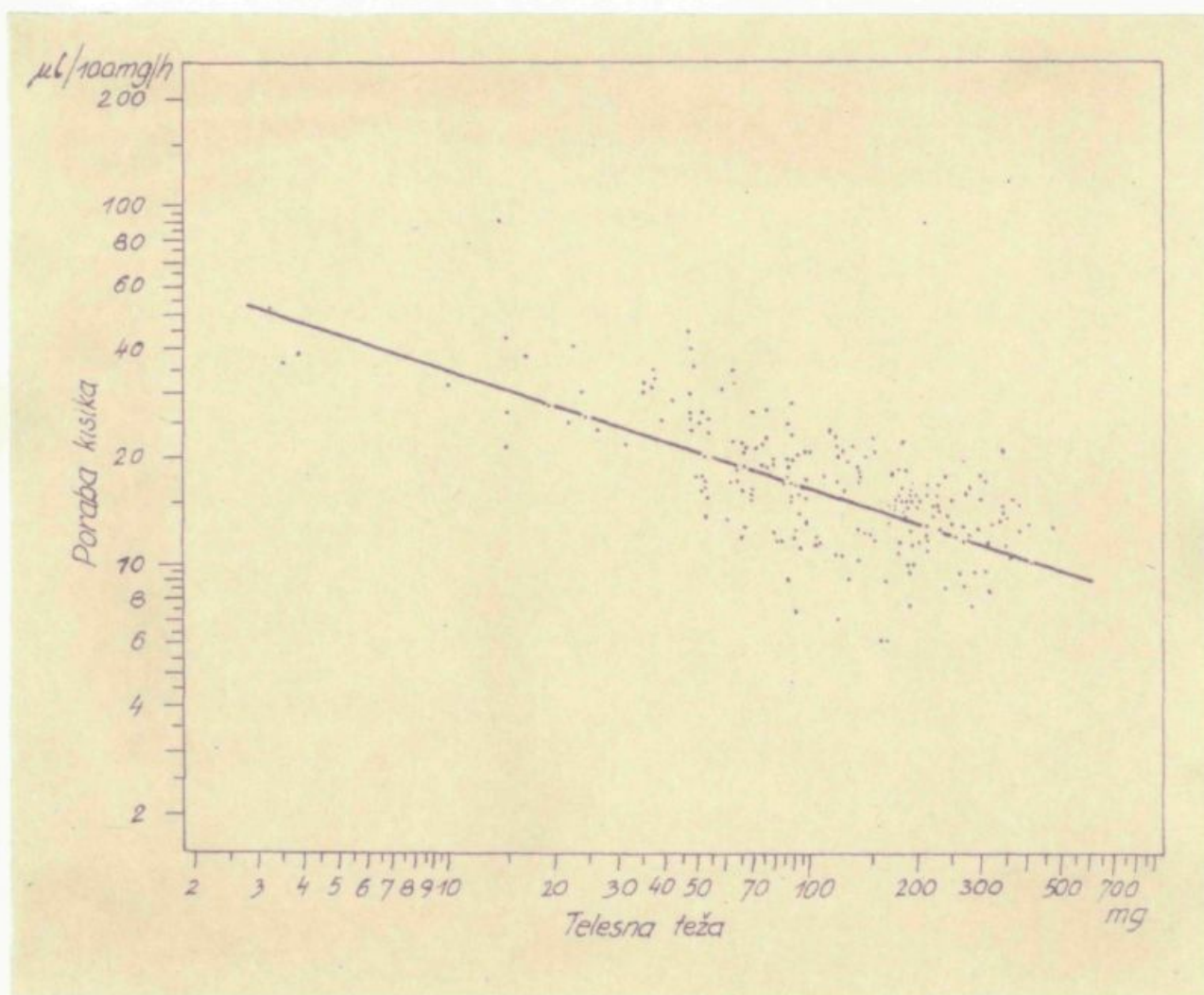
$$y = a \cdot x^b \quad (y = \text{obrok porabe kisika, } x = \text{teža, } a \text{ in } b = \text{konstanti}).$$

Z logaritmično transformacijo izmerjenih vrednosti za obrok porabe kisika in ustreznih tež dobimo linearno odvisnost:

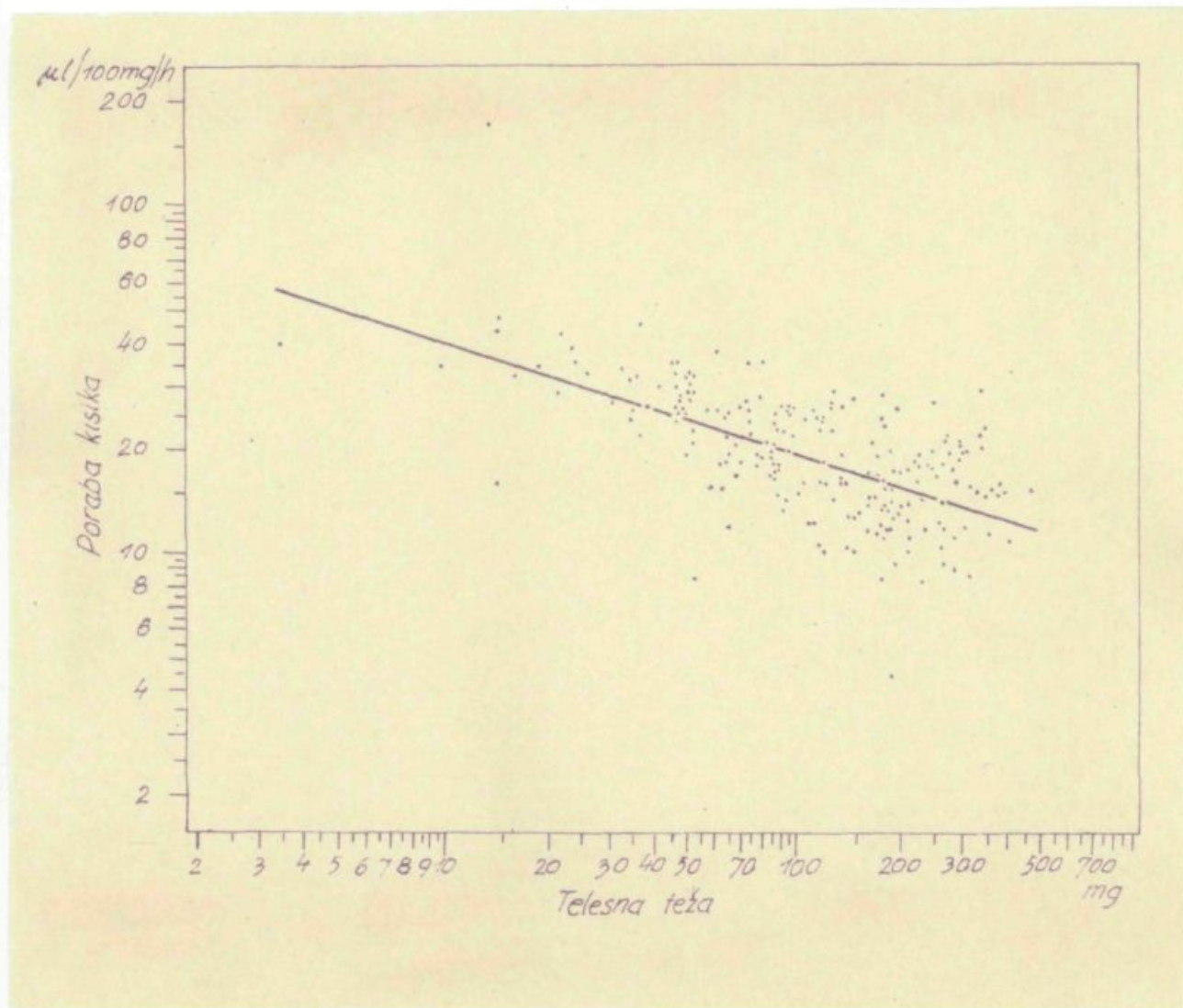
$$\log y = \log a + b \cdot \log x$$

Premica, ki povezuje teoretične srednje vrednosti, preračunane po statistični metodi najmanjših kvadratov, je nagnjena proti abscisi za vrednost regresijskega koeficienta (b), t.j. tangensa naklonskega kota. Upravičenost računanega odnosa smo določali po "Studentovi" metodi. Odvisnost obroka porabe kisika od teže kažejo slike 1 do 3, priloga 1.

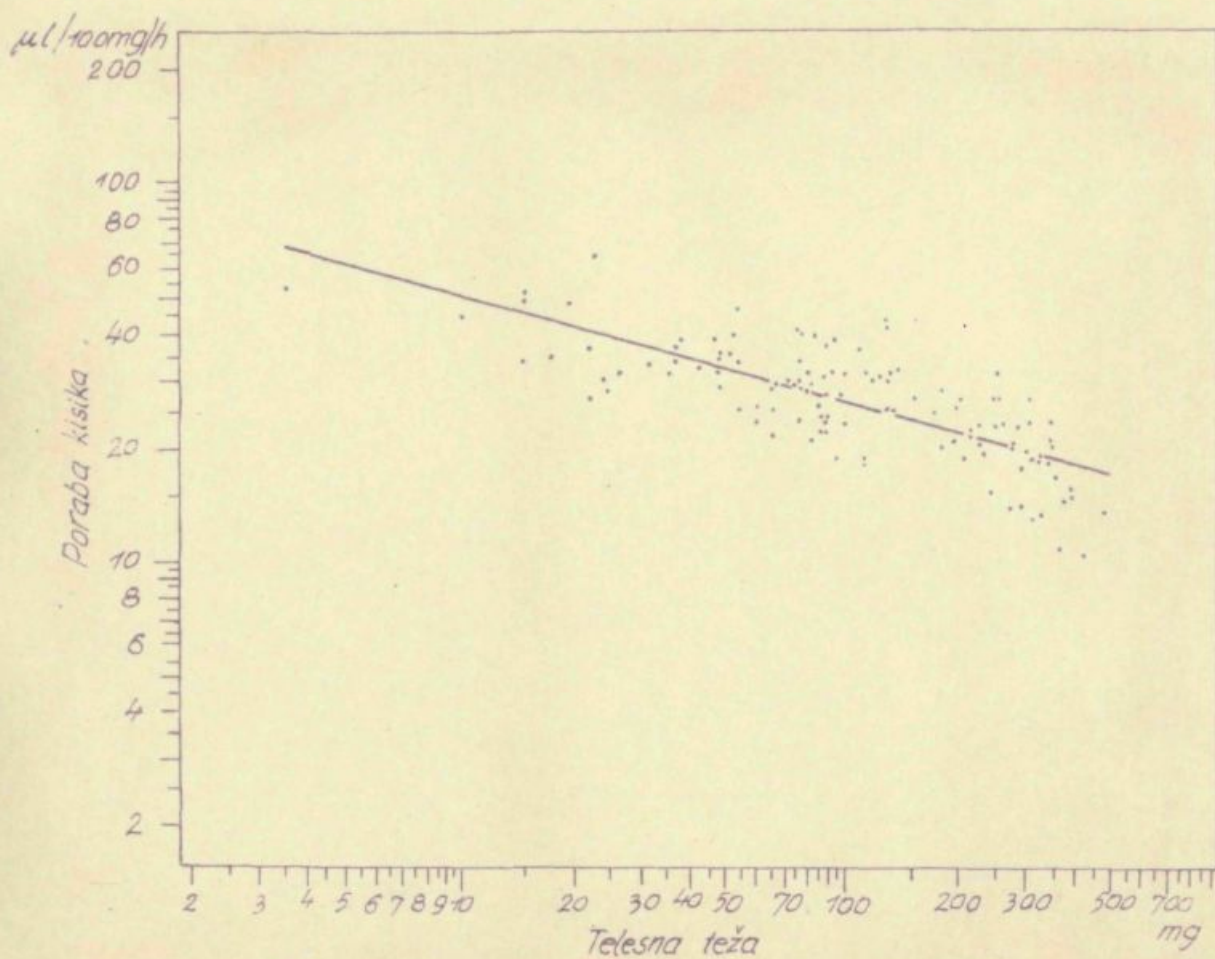
Iz regresijske analize lahko zaključimo, da se poraba kisika ne spreminja vzporedno s težo, ampak pri 15°C s težo na potenco minus 0,33 oziroma skupna poraba kisika je



Sl. 1. - Odvisnost porabe kisika od teže pri 15°C
 $b = -0,3322$



Sl.2 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 20°C
 $b = -0,3242$



Sl. 3 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 25°C
 $b = -0,2758$

proporcionalna teži na eksponent 0,66. Pri 20°C se razmerje med dihanjem in težo ne spremeni mnogo: sorazmernostni faktor med specifično porabo kisika in težo je minus 0,32. Nakazana tendenca upadanja regresijskega koeficienta pri zvišani temperaturi je jasneje izražena pri 25°C, ko se obrok porabe kisika spreminja ustrezno teži na eksponent minus 0,27 in totalna poraba kisika s 0,73 eksponentom telesne teže.

Regresijski koeficienti pri 15 in 20°C kažejo, da je dihanje v direktnem sorazmerju s površino. Za organizme, ki s rastjo ne spreminjajo oblike, velja namreč, da je površina enaka kvadratu ene linearne dimenzije ali tudi teži na eksponent 2/3 (Bertalanffy 1942):

$$p \propto d^2 \quad \text{ali} \quad p = k^3 t^2$$

(p = površina, t = teža, d = dolžina),

k pri obeh enačbah je konstanta, ki je v zvezi s obliko telesa in se pri primerjavah zanemari. Po pojmovanju Bertalanffy-ja, Kittel-a in Kruger-a je odvisnost presnove od velikosti telesa poseben primer alometrične rasti in se izraža s alometrično formulo:

$y = a \cdot x^b$ grafično pa prikaže tako, da se v log-log koordinatnem sistemu nanaša vrednosti porabe kisika na ordinato in teže na absciso.

$$\log y = \log a + \log x \cdot b$$

Če velja površinsko pravilo za dihanje, je premica nagnjena za kot 33° (tangens je 2/3 = b). Pri direktni proporcionalnosti metabolizma s težo pa za kot 45° (tangens je 1 = b). Izračunani odnos naših meritev bi torej popolnoma ustrezal površinski proporcionalnosti v primeru, če male in velike larve ne spremene oblike. Ta pogoj se nam zdi zelo važen, zato smo izmerili površino 26 ličink teže 9,5 do 224 mg in primerjali izmerjene vrednosti s teoretičnimi za površino, ki je enaka teži na 2/3. To primerjavo kaže tabela I.

Tabela I - Določitev površine ličink in primerjava
s teoretično površino ($p = 3 t^2$).

Št.	Cele ličvali		thorax		abdomen		Izmerjena površina	$P=T^{2/3}$	kor. faktor
	teža	dolž.	šir.	viš.	šir.	viš.			
1	9,4	7,0	2,0	1,1	1,2	0,8	26,79	4,45	6,02
2	19,4	8,3	2,6	1,2	1,7	0,9	42,15	7,23	5,83
3	20,4	8,65	2,5	1,36	1,7	1,0	43,2	7,48	5,77
4	27,4	10,4	2,6	1,2	1,9	1,0	53,8	9,11	5,90
5	27,8	10,1	2,8	1,4	1,9	1,2	55,9	9,18	6,09
6	30,4	10,3	2,7	1,3	1,85	1,0	54,6	9,75	5,60
7	33,4	11,0	2,9	1,3	1,9	1,1	61,0	10,35	5,88
8	36,4	10,6	3,0	1,6	2,0	1,1	62,0	11,00	5,63
9	46,7	11,3	3,2	1,8	2,1	1,5	72,8	13,00	5,60
10	49,0	12,1	3,2	1,6	2,1	1,55	78,4	13,4	5,85
11	57,9	12,5	3,6	1,9	2,2	1,6	87,8	15,0	5,85
12	68,8	14,0	3,5	2,1	2,5	1,6	101,2	16,8	6,03
13	69,3	14,9	3,5	1,9	2,4	1,55	105,5	16,9	6,25
14	75,6	13,6	3,7	1,9	2,3	1,6	98,2	17,8	5,52
15	77,2	15,05	3,8	2,0	2,3	1,7	110,3	18,1	6,10
16	83,4	14,9	3,7	2,2	2,6	1,6	113,0	19,1	5,92
17	98,7	15,75	3,95	2,2	2,8	1,65	126,6	21,4	5,92
18	100,7	15,8	4,0	2,16	2,7	1,70	126,2	21,6	5,84
19	103,4	15,5	3,7	2,4	2,9	1,8	124,3	22,2	5,60
20	119,3	16,8	4,3	2,6	2,8	2,1	147,2	24,2	6,08
21	138,8	15,9	4,9	2,6	3,0	2,3	155,0	26,8	5,78
22	141,4	18,5	4,5	3,1	3,2	2,2	176,2	27,1	6,50
23	183,1	19,6	5,0	2,8	3,8	2,2	206,0	32,3	6,38
24	185,6	19,3	5,1	2,76	3,6	2,0	196,1	32,5	6,03
25	199,7	20,3	5,0	2,8	3,6	2,30	209,5	34,2	6,13
26	224,1	21,3	5,2	3,2	3,65	2,1	224,0	36,9	6,07

Izmerjena površina se razlikuje od teoretične za vrednost, ki je precej stalna pri vseh ličinkah in jo lahko imamo za konstanto, ki označuje obliko. Statistična analiza daje za to konstanto srednjo vrednost 5,912; standardni odklon = 0,758; KV = 2,915%.

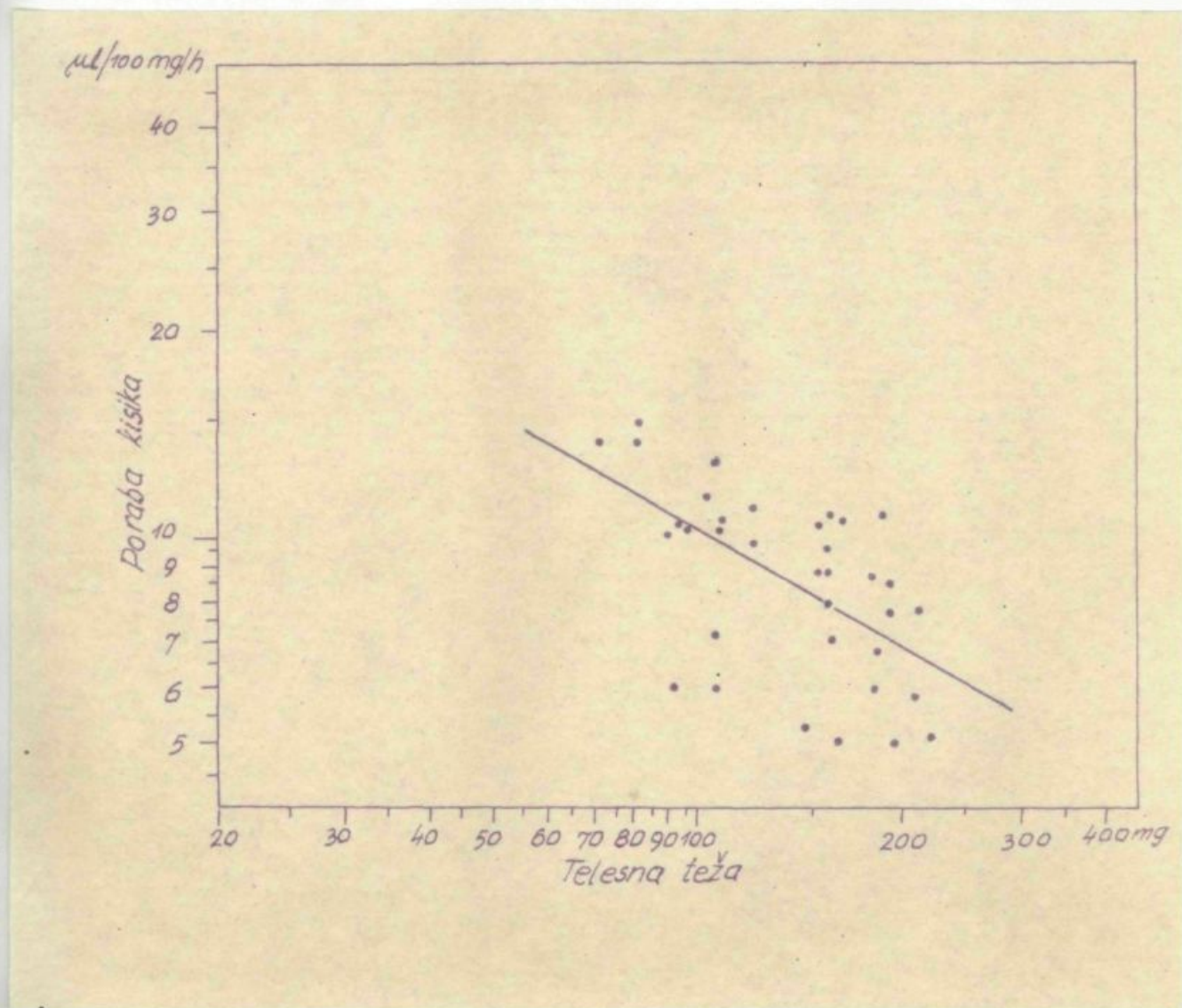
Na osnovi meritev obroka porabe kisika ličink vrste *Perla marginata* skozi vse leto bi lahko sklepali, da je dihanje pri 15, 20 in 25°C v direktni odvisnosti s površino. Nižji regresijski koeficient kot minus 0,33 pri 25°C pa da slutiti, da se relacija med metabolizmom in velikostjo spreminja v temperaturno različnih letnih dobah posebno, ker edino pri tej temperaturi manjkajo meritve v zimskem času.

M e r i t v e v h l a d n i i n t o p l i d o b i . Meritve v času, ko se temperatura biotopa najbolj spremeni, bodo pokazale, če se presnova spremeni v različnih letnih dobah.

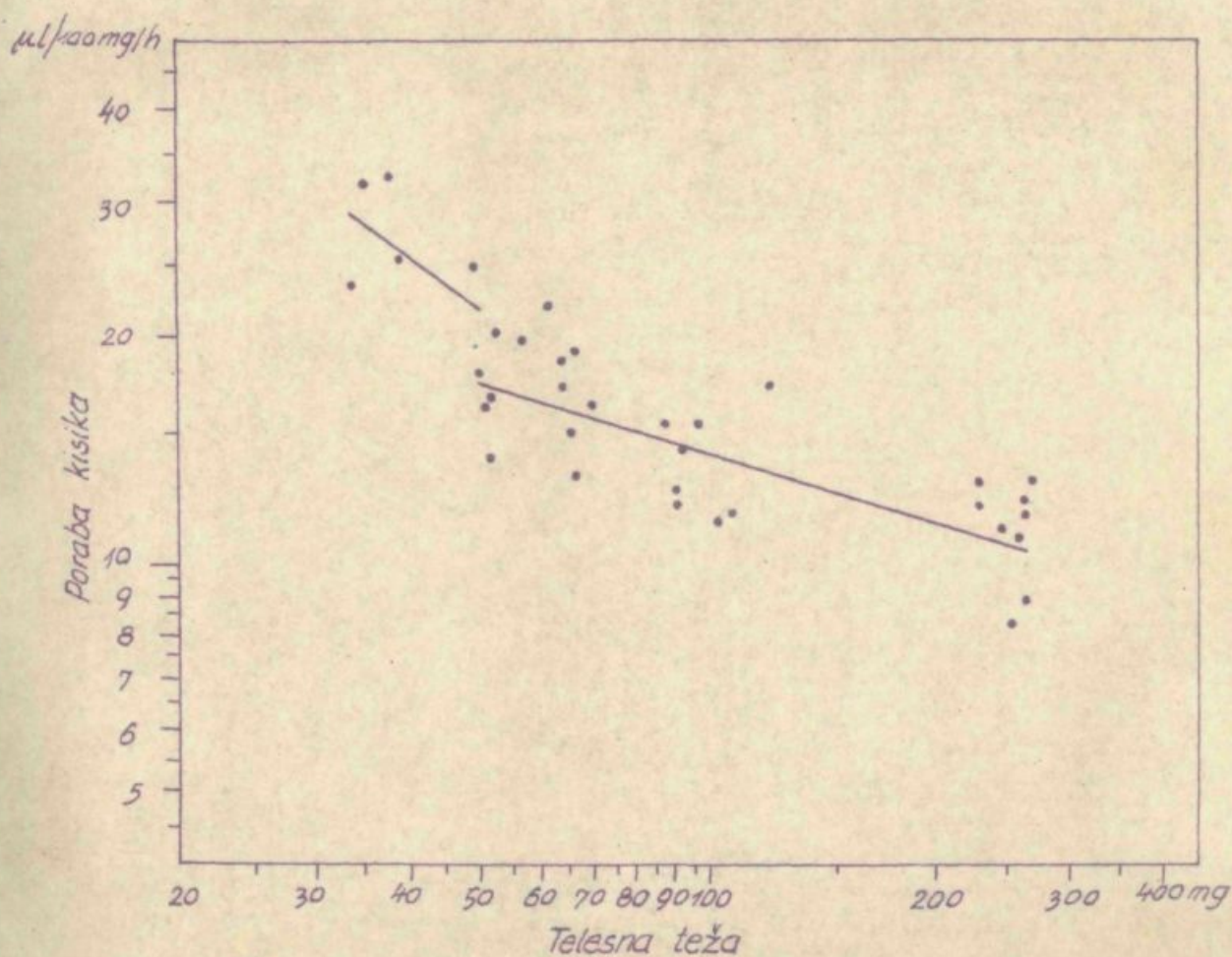
Hladna doba: december do februar, temperatura Ločnice 7 do 8°C; meritve porabe kisika pri 11, 15 in 20°C (hitre temperaturne spremembe) na 36 larvah s težo 33 do 271 mg. Samo pri 11°C je velikostno območje omejeno na 70 do 225 mg.

Topla doba: julij, temperatura Ločnice 16 do 18°C, meritve na 28 ličinkah s težo 23,5 do 275 mg pri 15, 20 in 25°C. Pred meritvami smo larve vedno nekaj dni gojili v tekoči vodovodni vodi, ki je spreminjala temperaturo pozimi od 11 do 12°C in poleti od 13,5 do 14°C.

Pregled srednjih vrednosti obroka porabe kisika je pokazal pri zimskih meritvah jasna odstopanja v smeri večje porabe kisika pri najmanjših larvah; v poletnih meritvah pa pri srednjih težah in pri 25°C tudi pri najmanjših. To smo upoštevali pri regresijski analizi (slika 4-9, priloga 2) in določali odnos med obrokom porabe kisika in težo v omenjenih težinskih območjih ločeno.

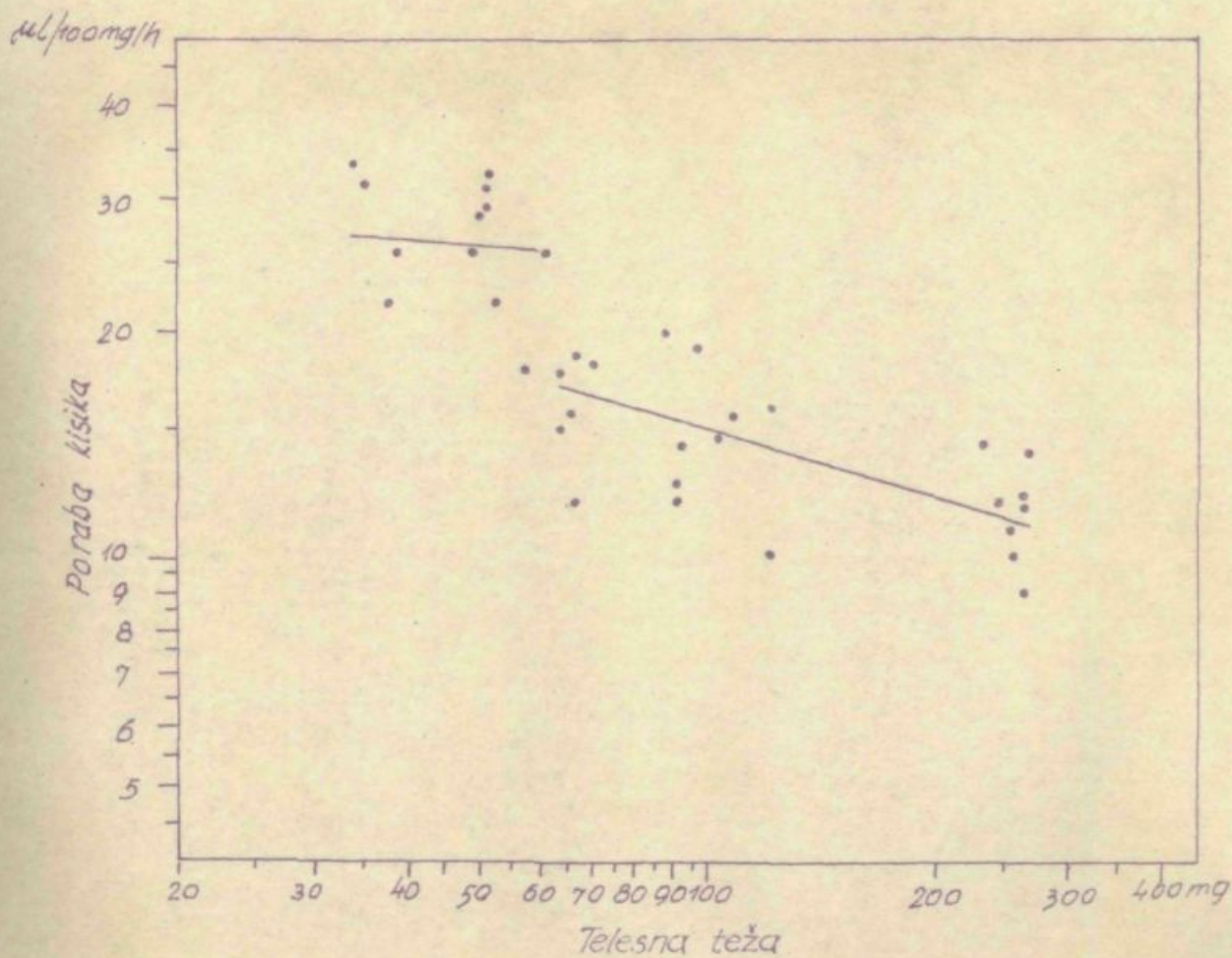


Sl. 4 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 11°C
v hladni dobi, $b = - 0,572$

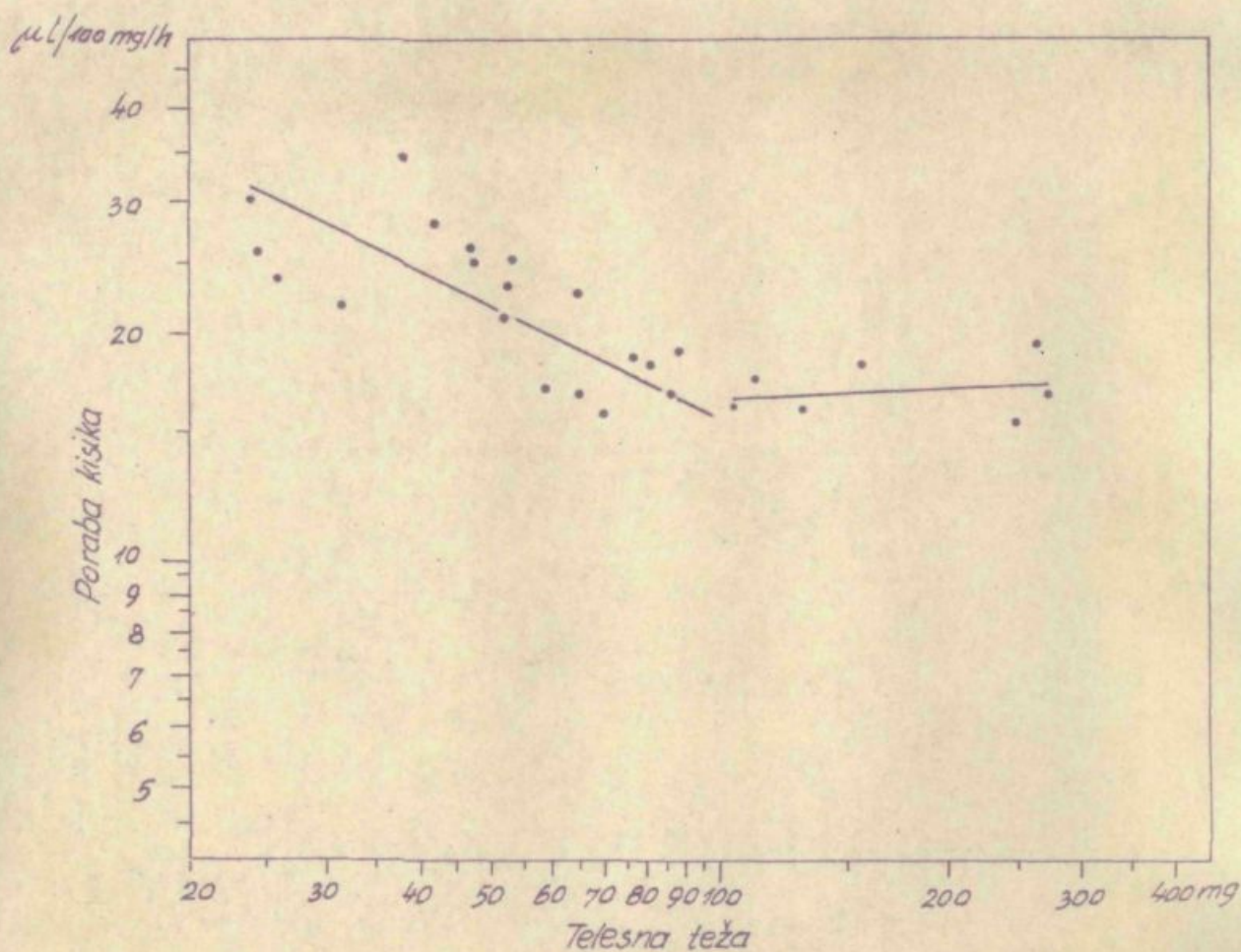


81.5 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 15°C
v hladni dobi, $b=-0,808$ $b=-0,305$ ^{xx}

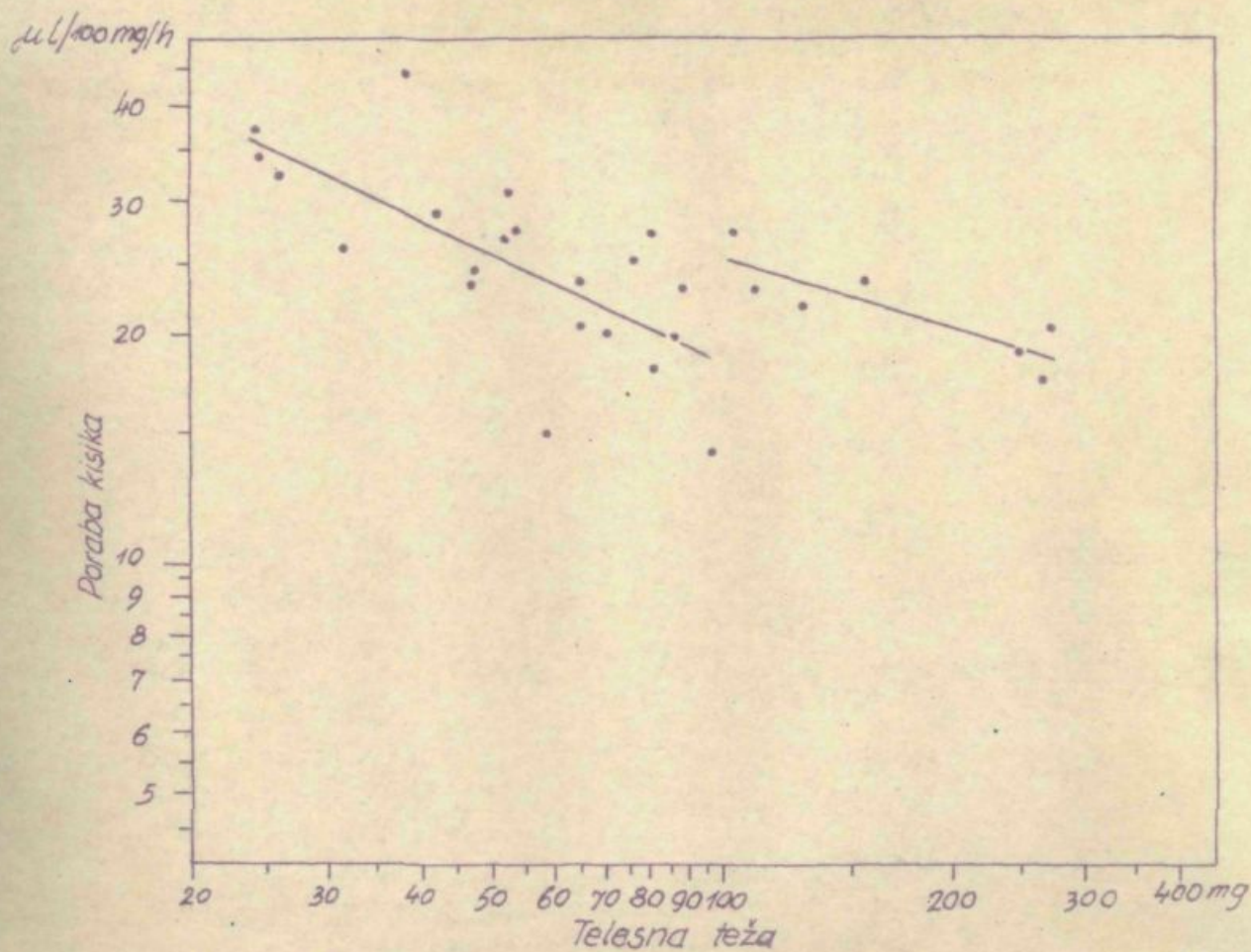
^{xx} zaporedni b od leve proti desni



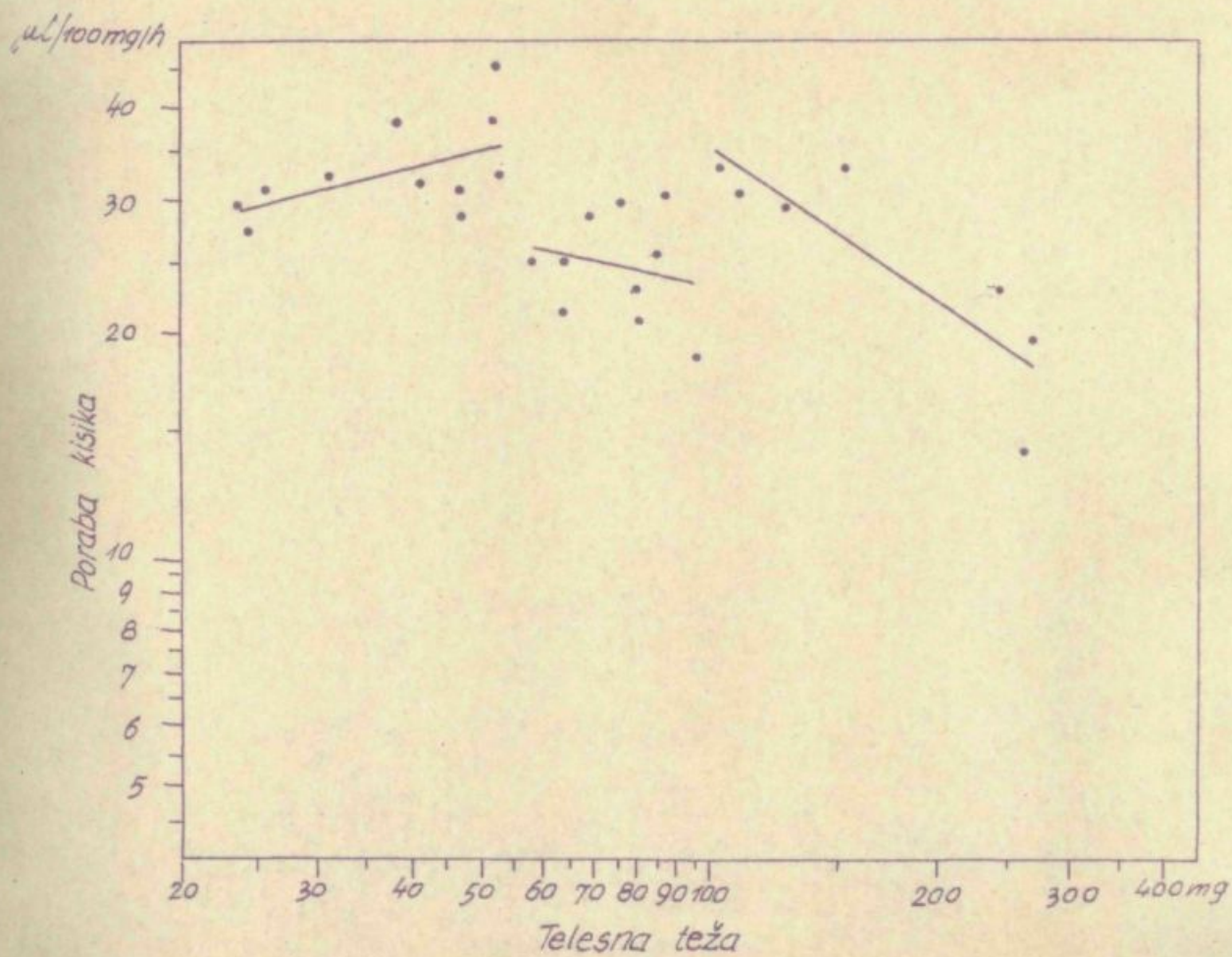
- Sl.6 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 20°C
v hladni dobi, $b = -0,114$ $b = -0,302$



Šl.7 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 15°C
v topli dobi, $b = -0,114$ $b = 0,041$



Sl.8 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 20°C
v topli dobi, $b = -0,476$ $b = -0,305$

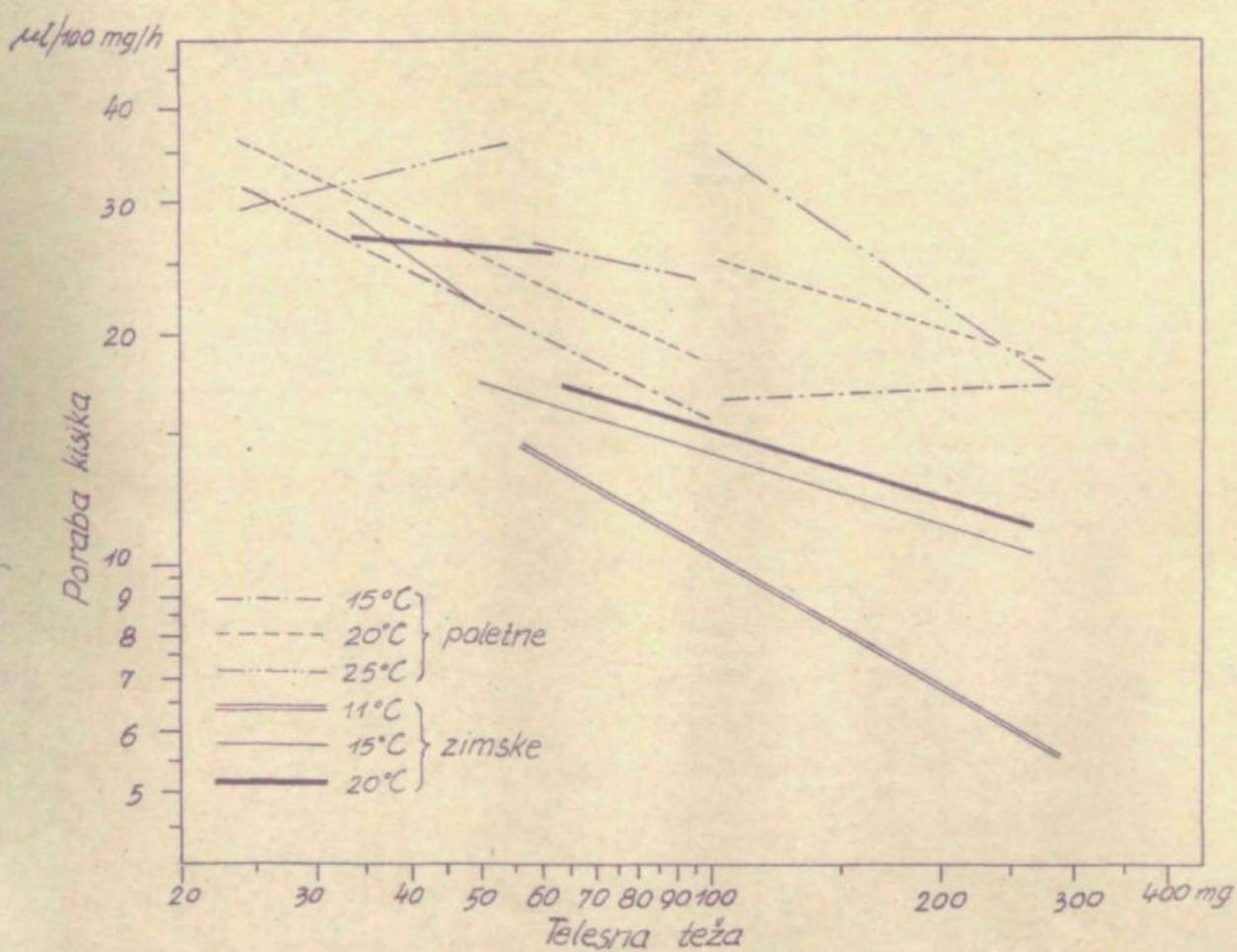


Sl.9 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 25°C
v topli dobi, $b=0,258$ $b=-0,224$ $b=-0,682$

V hladni dobi porabljajo ličinke pri 11°C manj kisika kot ustreza direktni proporcionalnosti s površino. Pri večjih težah se zato obrok porabe kisika zelo zmanjša. Pri 15°C se obrok porabe kisika zviša, vendar pri srednjih težah manj kot pri najtežjih larvah; vrednost regresijskega koeficienta se zelo približa vrednosti za površinski odnos dihanja. Pri 20°C se direktna odvisnost dihanja s površino ohrani, le nivo metabolizma se malenkostno zviša. Pri ličinkah s težo 33 do 70 mg manjkajo meritve pri 11°C . Poraba kisika pri 15°C kaže na to, da posebno močno zvišajo obrok porabe kisika larve s težo 33 do 49 mg. Ta dvignjeni obrok porabe kisika se pri 20°C razširi še na larve večjih tež (33 do 61 mg). Regresijski koeficient je zato pri 15°C zelo velik, pri 20°C pa se zmanjša in približuje vrednosti, ki kaže na to, da je dihanje proporcionalno teži.

V topli dobi se odvisnost med dihanjem in velikostjo menja pri težah okoli 100 mg. Regresijski koeficient larv pod 100 mg pri 15 in 20°C je večji od koeficienta za direktni površinski odnos. Obrok porabe kisika se pri 20°C dvigne skoraj enakomerno v vsem težinskem območju, zato se omenjena relacija pri teh dveh temperaturah ne spremeni mnogo. Pri 25°C je obrok porabe kisika pri začetnih težah manjši kot pri 15°C , narašča pa naglo s težo do 52 mg; pri 58 mg je mnogo nižji in se z večanjem teže do 97 mg le malo zmanjšuje. V velikostnem območju 104 do 275 mg se obrok porabe kisika pri največjih ličinkah le malenkostno dvigne nad obrok porabe kisika pri začetnih težah; b je zato malo večji od 0 in pozitiven. Regresijski koeficient pri 20°C je minus 0,305 in torej precej ustreza površinskemu odnosu dihanja. Pri 25°C se poraba kisika z rastočo težo še močneje zmanjšuje. Opisane relacije med težo in obrokom porabe kisika so posledice tega, da ličinke okoli 100 mg močno dvignejo obrok porabe kisika pri 20 in 25°C , medtem ko ga larve okoli 270 mg dvignejo le malo pri 20°C , pri 25°C pa ga celo zmanjšajo.

Primerjavo odvisnostnih premic pri posameznih temperaturah v hladni in topli dobi kaže slika 10.



Sl.10 - Primerjava odvisnostnih premic pri različnih temperaturah v hladni in topli dobi (odvisnostne premice slike 4 - 9)

Slika 10 prikazuje, da se relacija bistveno spremeni pri ličinkah težjih kot 100 mg. Presnova se spreminja pri 15°C v hladni dobi s površino, pri isti temperaturi v topli dobi pa s težo. Ta sprememba je posledica dvignjenega obroka porabe kisika najtežjih larv poleti pri 15°C. Pri 20°C v topli dobi dvignejo obrok porabe kisika vse larve omenjenega velikostnega območja vendar srednje močnejše kot največje. Regresijski koeficient pri tej temperaturi je v hladni in topli letni dobi enak in ustreza površinskemu odnosu, razlika pa je v tem, da je raven presnove poleti močno dvignjena. Ličinke, ki so lažje kot 100 mg zadržijo svoj metabolizem posebno pri začetnih težah v hladni in topli dobi; pri končnih težah tega težinskega območja pa metabolizem nekoliko pade pri 15°C v hladni dobi.

Prikazane meritve kažejo na to, da se dihalne razmere pri istih temperaturah v hladni in topli dobi spremenijo pri večjih ličinkah. Primerjava srednjih vrednosti obroka porabe kisika ličink istih velikostnih razredov (po 20 mg) v hladni in topli dobi določa, pri katerih težah se metabolizem značilno spremeni (priloga 3). Obrok porabe kisika poletnih ličink je visoko signifikantno zvišan pri 15°C v velikostnem razredu 230 do 270 mg, pri 20°C pa pri težah 100 do 120 mg in 230 do 270mg.

Odvisnost porabe kisika od temperature lahko izrazimo z aktivacijsko energijo po Arrheniusovi enačbi:

$$= \frac{4,574 \cdot \log_2 k_2/k_1}{1/T_2 - 1/T_1}$$

ali s temperaturnim koeficientom (Q_{10}) van t'Hoffovega pravila:

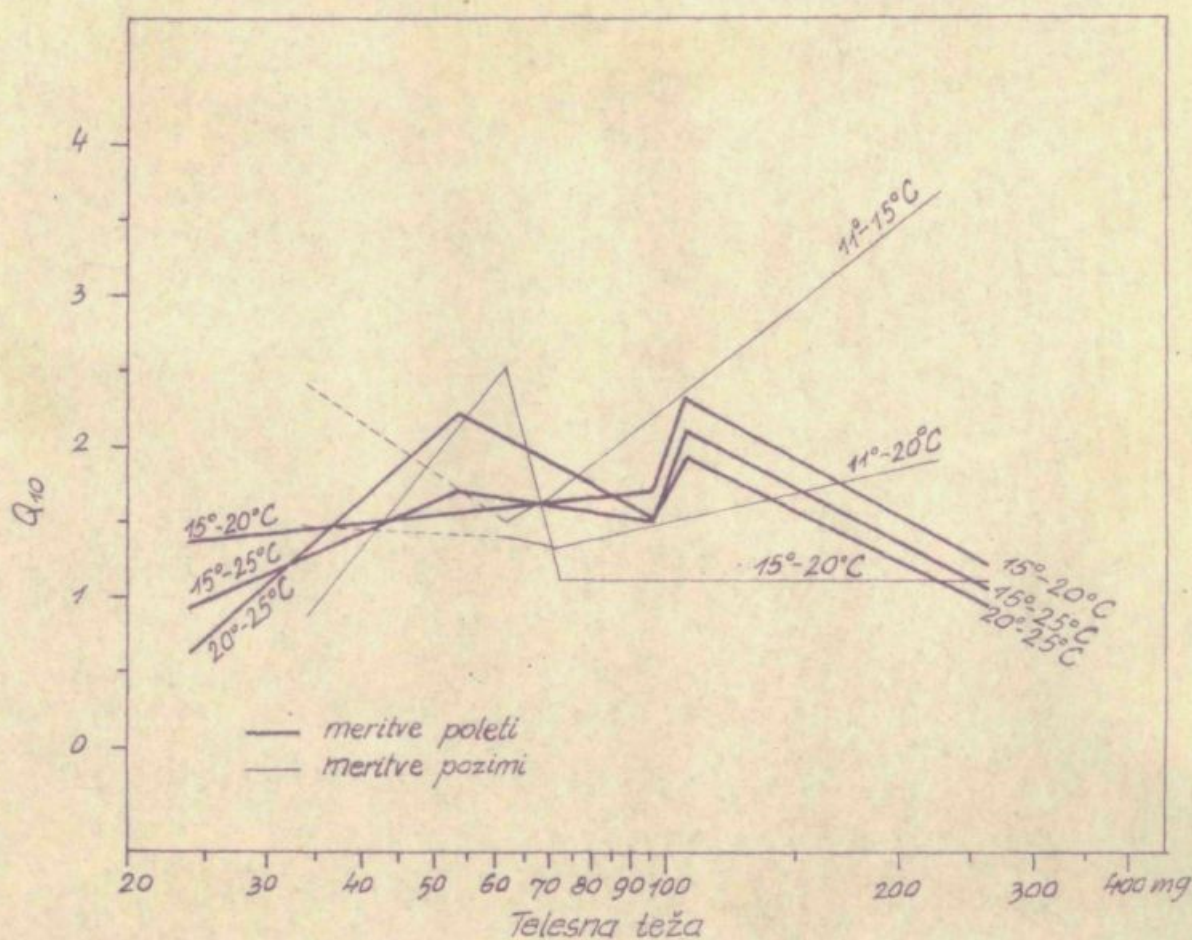
$$Q_{10} = \frac{k_t + 10}{k_t} = 2-4 \quad k = \text{poraba kisika}$$

Če razlika med temperaturami ni 10° se preračuna Q_{10} po formuli:

$$\log Q_{10} = \frac{10}{T_2 - T_1} \cdot \log \frac{k_2}{k_1}$$

Temperaturne koeficiente naših poskusov kaže slika 11 in tabela II.





Sl-11 - Temperaturni koeficient(Q_{10}) pri različnih težah in različnih temperaturnih spremembah v hladni in topli dobi

Tabela II - Temperaturni koeficienti (Q_{10}) pri različnih temperaturnih spremembah in pri različnih težah v hladni in topli letni dobi

H l a d n a d o b a			T o p l a d o b a		
Temp.interval °C	Teža mg	Q_{10}	Temp.interval °C	Teža mg	Q_{10}
11-15		2,413	15-20		1,355
15-20	33,4	0,956	20-25	23,3	0,635
11-20		1,486	15-25		1,096
11-15		1,516	15-20		1,523
15-20	61,3	2,54	20-25	52,1	2,22
11-20		1,408	15-25		1,73
11-15		1,708	15-20		1,452
15-20	71,3	1,128	20-25	96,17	1,754
11-20		1,351	15-25		1,595
11-15		3,652	15-20		2,33
15-20	223,0	1,136	20-25	104,0	1,941
11-20		1,91	15-25		2,112
			15-20		1,191
15-20	270,0	1,14	20-25	274,0	0,913
			15-25		1,049

V topli dobi ustreza Q_{10} van t'Hoffovemu pravilu samo pri ličinkah okoli 100 mg pri temperaturnih razlikah 15 do 20°C in 15 do 25°C in pri 50 mg težkih larvah pri temperaturnem dvigu od 20 do 25°C. Temperaturni koeficienti najmanjših in največjih ličink so zelo niski in dosežejo v

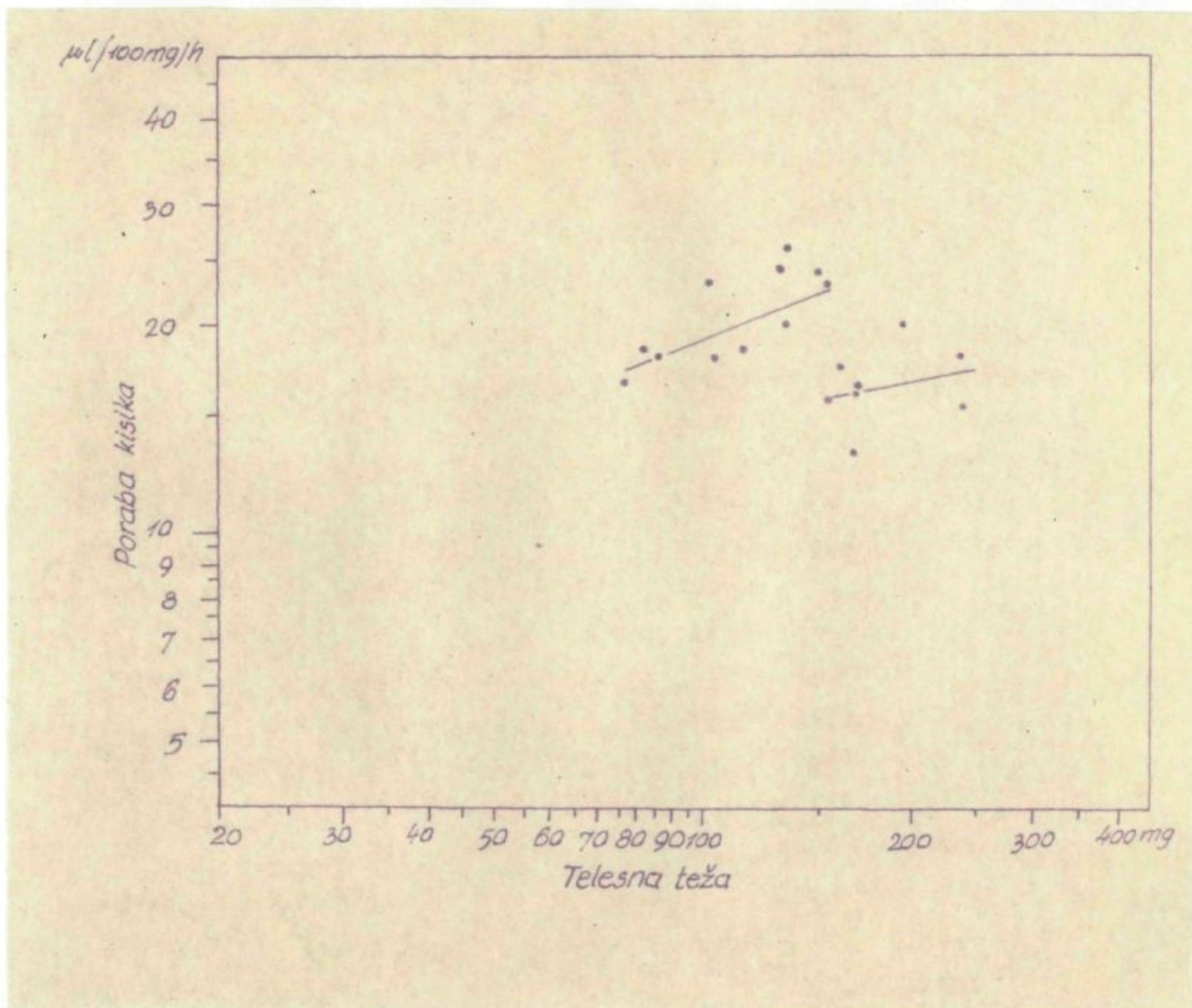
območju višjih temperatur (20 do 25°C) pri najmanjših larvah celo vrednost 0,6. V hladni dobi je Q_{10} okoli ena pri temperaturni spremembi 15 do 20°C in pri vseh larvah, razen pri teži 60 mg doseže vrednost 2,5. Q_{10} (11 do 20°C) in Q_{10} (11 do 15°C) se pri 70 mg malo razlikujeta in znašata okoli 1,5; proti večjim težam naraščata, in sicer močno bolj pri dvigu temperature od 11 do 15°C kot pri dvigu od 11 na 20°C. Zato dosežejo temperaturne koeficiente s vrednostjo dva v prvem primeru že ličinke okoli 100 mg, vrednost skoraj štiri pa največje. V drugem primeru pa se temperaturni koeficient šele pri največjih larvah približuje vrednosti dva. Z interpolacijo regresijske premice v manjše težinske območje, dobimo za Q_{10} (11 do 20°C) vrednost okoli 1,5 in za Q_{10} (11 do 15°C) vrednost 2,5 pri ličinkah težkih 33 mg.

Temperatura vpliva ustrezno fizikalno-kemičnim zakonitostim v hladni dobi na metabolizem ličink teže 33 mg in 90 do 240 mg, če se temperatura dvigne od 11 na 15°C; pri ponovnem povišanju temperature za 5°C samo na porabo kisika 60 mg težkih larv. V topli dobi kažejo pasivno reagiranje na temperaturno zvišanje samo larve okoli 100 mg in 60 mg pri temperaturni spremembi 15 do 20°C.

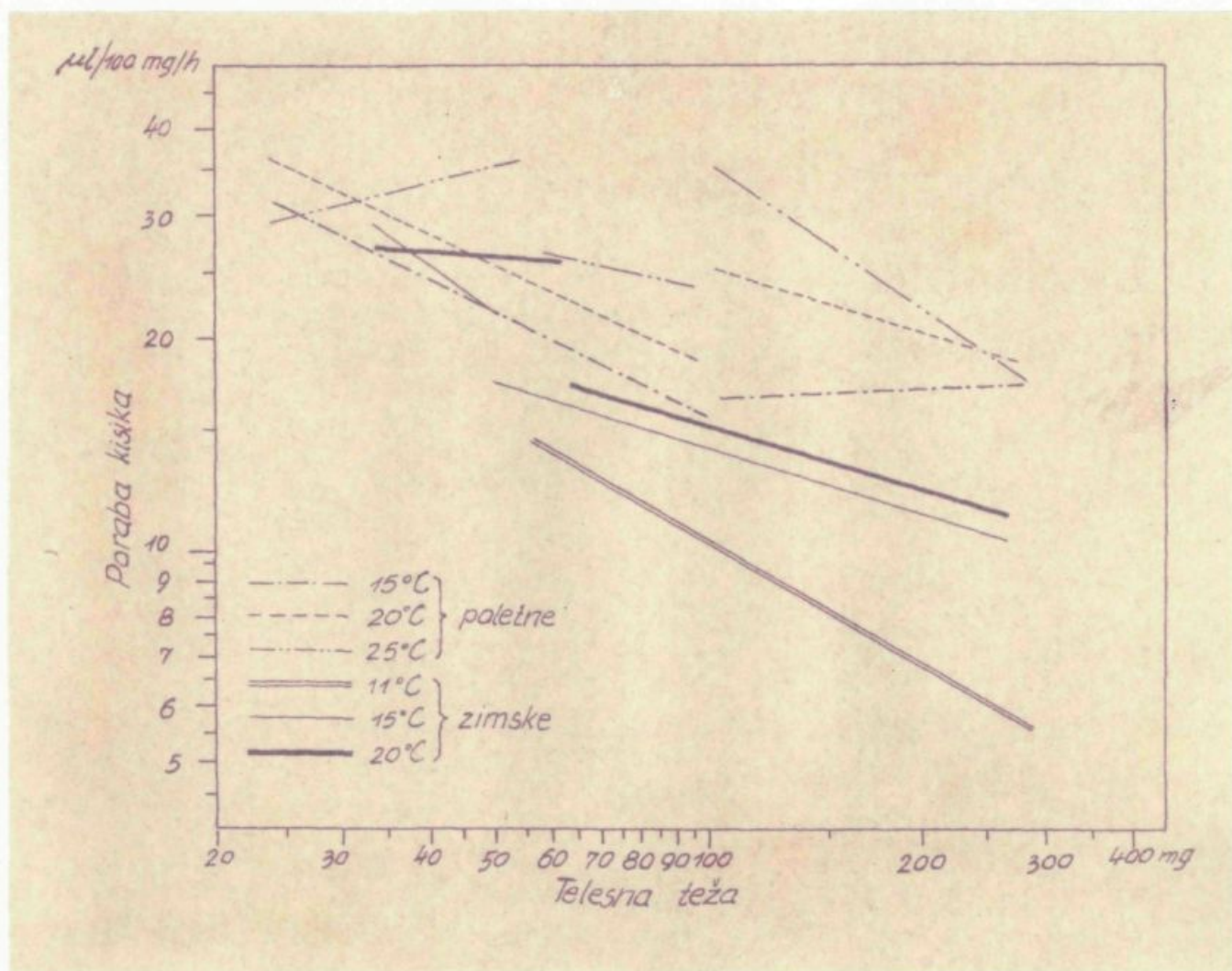
Odgovor metabolizma na hitra temperaturna zvišanja se spreminja s težo ličink, prav tako pa se menja v obeh letnih dobah.

P o s k u s i o a d a p t a c i j i . Predpostavljamo, da so opisane spremembe metabolizma v različnih letnih dobah posledica oziroma izraz adaptacijskih sposobnosti ličink. Pravilnost te predpostavke bi dokazali, če bi larve v hladnem letnem času po gojitvi na skrajni letni temperaturi spremenile svoj metabolizem ustrezno poletnim.

Poskuse smo izvršili februarja in v prvi polovici aprila na 19 larvah s težo od 76 do 239 mg. Adaptacijska temperatura je bila 20 do 21°C, adaptacijski čas 48 ur.



Sl.12 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 20°C
v hladni dobi po 48 urni adaptaciji na 20°C



Sl.13 - Primerjava odvisnostnih premic adaptacijskih poskusov in poskusov v hladni in topli dobi

Pregled vseh meritev je pokazal, da se relacija: poraba kisika/teža spremeni pri 150 mg in smo jo zato določili v dveh težinskih območjih (priloga 4, slika 12).

Obrok porabe kisika z velikostjo narašča, in sicer močneje pri larvah s težo 76 do 150 mg kot pri večjih larvah. Tudi osnovni nivo porabe kisika je pri prvi skupini višji tako, da imajo najvišji obrok porabe kisika ličinke težke okoli 150 mg.

Če primerjamo te rezultate z meritvami v posameznih sezonah (slika 13) vidimo, da je dvodnevna gojitev na višji temperaturi vplivala tako, da se je zvišala poraba kisika zimskih ličink. Odvisnostna premica adaptacijskih poskusov prvega težinskega intervala seka pri 76 mg poletno pri 15°C, pri 150 mg pa doseže poletno pri 20°C; premica drugega težinskega intervala pa se približa pri končnih težah poletni pri 15°C. Razlika med srednjimi vrednostmi obroka porabe kisika enako težkih larv pri meritvah na 20°C v hladni dobi brez adaptacije in po adaptaciji je signifikantna pri najtežjih larvah (priloga 5).

Diskusija

Odvisnost med obrokom porabe kisika in velikostjo telesa ličink raziskovane vrste Perla se menja v različnih težinskih intervalih pri hitrih temperaturnih spremembah kot tudi pri istih velikostih v različnih letnih dobah. Sprememba omenjene odvisnosti je posledica tega, da larve različnih velikosti na iste temperaturne spremembe različno reagirajo.

Zaključke o reagiranju na različne temperature smo skušali dobiti iz analize meritev v hladni in topli letni dobi. Analiza vključuje vse larvalne stadije razen prvih (najmanjše ličinke) in zadnjih (največje - stadij nimfe), ki nastopajo v potoku samo v eni letni dobi.

Razlago o vplivu temperature na porabo kisika opiramo na izkušnje iz mrtve narave in predpostavljamo: če se procesi

v organizmu pri temperaturni spremembi spremenijo po pravilu RGT, reagira organizem pasivno; vsako odstopanje od tega pravila, bodisi zaviranje ali pospešenje reakcij, pa kaže na aktivne regulacije organizma. Na hitro povišanje temperature od 11 na 15°C v hladni dobi odgovarjajo velike ličinke pasivno in obrok porabe kisika se poveča za skoraj štirikrat. Tendencia nasprotovati temperaturnemu vplivu narašča proti manjšim larvam in je najbolj izrazita pri 70 mg težkih ličinkah. Proti ponovnemu zvišanju metabolizma zaradi dviga temperature za nadaljnjih 5°C reagirajo močno vse larve razen onih s težo 70 mg. Če interpoliramo odvisnostno premico pri 11°C v nižje težinsko območje vidimo, da najmanjše larve že pri 15°C popustijo z regulacije in močno dvignejo obrok porabe kisika, ki ga zadržijo tudi pri 20°C. Pri tej temperaturi kažejo pasivno reagiranje še naslednje večje ličinke do 70 mg. Velike ličinke, ki dosežejo v hladni dobi do 15°C največjo vrednost za temperaturni koeficient, povišajo v topli dobi pri 15 in 20°C najbolj obrok kisika nad nivo pri istih temperaturah v hladni dobi. Nadaljnjemu naraščanju presnove pri višjih temperaturah se upirajo in porabljajo pri 25°C celo manj kisika kot pri 20°C. Larve srednjih tež, ki imajo pri 15°C v hladni dobi temperaturni koeficient, ki se približuje spodnji mejni vrednosti za van t'Hoffovo pravilo, v topli dobi do 15°C še ne zvišajo metabolizma značilno nad nivo zimskih larv. Šele na zvišanje temperature na 20°C odgovarjajo z močnim zvišanjem porabe kisika in raven presnove je pri tej temperaturi značilno višja kot v hladni dobi pri 20°C. Pri temperaturnem dvigu od 20 na 25°C pade vrednost temperaturnega koeficienta samo malo pod dva in obrok porabe kisika še močno naraste.

V topli dobi manjše ličinke jasno izražajo sposobnost, da se zoperstavljajo temperaturnemu vplivu pri 15 in 20°C; pri 25°C sicer najmanjše porabljajo manj kisika kot pri 15°C, z večanjem teže pa ta sposobnost upada tako, da pride do izraza temperaturni vpliv pri 70 mg težkih larvah. Obrok porabe kisika se za najmanjše larve v topli in hladni dobi na 20 in 15°C ne razlikujejo, ker že pozimi ličinke teh tež močno zvišajo presnovo.

Regulacija temperaturnega vpliva z večanjem velikosti od 70 do 240 mg pri ličinkah *Perla marginata* upada. Ker je velikost v zvezi s starostjo larv, ugotavljamo, da se srednji stadiji bolje upirajo temperaturnemu vplivu kot starejši. V hladni dobi izsovejo regulacije pri velikih larvah temperature nad 15°C , pri manjših pa že temperature nad 11°C . Vendar ta regulacija pri manjših larvah od 70 mg popusti in zato najmlajše preiskane ličinke pri 15°C močno zvišajo presnovo. Nižja poraba kisika pri 20°C kot pri 15°C kaže na to, da je ta temperatura verjetno že kritična. Verjetno zvišajo najmlajše larve porabo kisika v navedenih kratkotrajnih poskusih s pomočjo dihalnih gibanj, ki se pojavljajo pri perlidih v kritičnih dihalnih pogojih (Kuhreiber 1934).

Primerjava obroka porabe kisika pri hitrih temperaturnih spremembah v hladni in topli dobi kaže na to, da se metabolizem spremeni pri starejših ličinkah. Najstarejše larve, ki jih označuje pozimi največja odvisnost od temperature, dvignejo obrok porabe kisika poleti že pri 15°C ; srednje, ki se pozimi že pri 15°C upirajo temperaturnemu vplivu, dvignejo obrok porabe kisika poleti šele pri 20°C . Pri najmanjših larvah se raven presnove ne spremeni bistveno.

Sprememba presnove v obeh letnih dobah je nedvomno odgovor ličink na spremenjene pogoje okolja. Zato bomo skušali ugotoviti, kateri izmed teh bi lahko tako vplivali. Omenjamo se na glavne: hrano, svetlobo in temperaturo. Perlide so izraziti roparji in se prehranjujejo s predstavniki petrikolne favne, ki so enako razviti v potoku poleti in pozimi. Da bi se hrana v sezonah kvalitetno spreminjala je malo verjetno, ker zadrži potok relativno zelo konstanten karakter vse leto. Svetlobne spremembe verjetno ne vplivajo v taki meri, ker živijo ličinke pod kamni v obeh letnih dobah. Znatno se spreminja v Ločnici temperatura, saj se zviša poleti skoraj za 10°C . Če je res temperatura vzrok omenjenim sezonskim spremembam presnove, bi morale tudi zimske larve reagirati podobno poletnim, če jih držimo dalj časa v toplejši vodi. Naši poskusi kažejo, da po dvočevni gojitvi na 20°C dosežejo največje ličinke tudi

v hladni dobi raven presnove poletnih pri 15°C , srednje pa se približujejo obroku porabe kisika poletnih pri 20°C . Nakazana smer odvisnostne premice poskusov o adaptaciji kaže na to, da mlajši srednji stadiji larv svojega metabolizma pod vplivom visoke gojitvene temperature ne spremenijo. Najmlajše stadije v teh poskusih nismo raziskovali.

Največje ličinke imajo pri nizki gojitveni in poskusni temperaturi najnižji obrok porabe kisika ter nasprotujejo temperaturnemu vplivu šele pri temperaturah nad 15°C . Če živijo dalj časa na zvišani temperaturi, se kemijske reakcije pospešijo ustrezno zakonitostim fizikalne kemije dokler se metabolizem ne približa zgornji meji. Od tu dalje pa se zvišanje presnove zavira. Z upadanjem velikosti, oziroma pri srednjih starostnih stadijih, poraba kisika na enoto teže raste, obenem pa se pri hladno adaptiranih larvah postopno znižuje porast metabolizma pri hitrih zvišanjih temperature. Regulacija dihanja proti temperaturnemu vplivu se ohrani tudi pri toplo adaptiranih ličinkah do 15°C nakar pri višjih poskusnih temperaturah popusti.

Da je porast presnove pri temperaturah nad 20°C nekoliko zmanjšan, ne moremo imeti za znak, da se regulacijske sposobnosti ponovno aktivirajo ampak, da obrok porabe kisika pri 20°C že doseže zgornjo mejo presnove. Ličinke teže od 70 do 90 mg se najbolj sigurno upirajo zvišanju metabolizma v toplih in hladnih temperaturnih pogojih; od teh proti mlajšim stadijem pa ta sposobnost upada. Popustitev regulacije pri hladno adaptiranih larvah in poskusni temperaturi 15°C je najbolj jasno izražena samo pri najmlajših larvah, pri poskusni temperaturi 20°C pa tudi pri ličinkah sosednjih večjih tež. Najmlajše se že pri 15°C dosegle najvišje raven presnove in je 20°C že kritična temperatura. Po daljšem vplivanju poletne temperature se obrok porabe kisika pri 15 in 20°C ne spremeni, ker se tudi v tem primeru dvigne metabolizem do zgornje meje. Pri 25°C je kritični značaj te temperature izražen z zmanjšano intenziteto dihanja najmlajših ličink in s trenutnim zvišanjem porabe kisika zaradi ventilacijskih gibanj pri ličinkah težkih

50 do 60 mg. Pri najmlajših ličinkah popusti regulacija na 15°C ; relativno najvišja poraba kisika na enoto teže, ki je verjetno v zvezi z veliko aktivnostjo teh larv (pogoste levitve, plavanje v toku), ima za posledico, da dosežejo že pri nižjih temperaturah skoraj plafon metabolizma. Označuje jih najbolj hladno stenotermni značaj, ker imajo že pri nižjih temperaturah presnovo, ki je blizu vrhunski, in so zato te temperature že blizu kritičnih mej. Vsiljuje se nam paralela s homeotermnimi živalmi, kjer je stabilnost presnove dosežena pri telesni temperaturi, ki je za večino kopenskih poikilotermov kritična in izzove maksimalno hitrost življenjskih procesov (Potonié 1924). Po ugotovitvah omenjenega avtorja so kritične temperature, ustrezno manjšim kolebanjem temperature v vodnem biotopu, za sladkovočne poikiloterme znatno nižje, in sicer okoli 22 do 25°C (enako Whitney 1939).

Največjo termično toleranco kažejo srednje larve: regulacija proti vplivu temperature popusti šele nad 20°C , če deluje temperatura dalj časa. Pri nižjih temperaturah (15°C) pa se vzdržujejo regulacijski mehanizmi tudi po daljšem vplivanju temperature. Kritična temperatura 25°C izzove spet vrhunski metabolizem, kar kaže na veliko labilnost presnove. Srednji larvalni stadiji imajo pri nižjih temperaturah ustrezno svoji teži manj intenzivno presnovo, poleg tega pa verjetno metabolizem ni angažiran pri razvojnih procesih. Posledica tega je, da se aktivira presnova šele pri višjih temperaturah, in to do plafona.

Največje larve, ki so pri hitrih temperaturnih spremembah pasivno pospešile presnovo, sledijo po pravilu RGT tudi pri višjih temperaturah, če deluje dalj časa, dokler presnova ne doseže mejne vrednosti. Kritična temperatura je za te larve 20 do 25°C ; nivo presnove, ki ga pri teh temperaturah dosežejo, je mnogo nižji kot pri najmanjših. To si razlagamo s starostjo larv, ki se približuje stadiju nimfe in so procesi presnove vedno bolj vezani na priprave za imago. Velika togost metabolizma in s tem v zvezi manjša termična toleranca nimf je nakazana v meritvah celega leta.

Opazovanja o pojavljanju različnih larvalnih stadijev v potoku podpirajo zaključke o temperaturni občutljivosti različno starih ličink. Perlide imajo triletni razvoj. Imaga so se pojavila v Ločnici leta 1960 in leta 1961 masovno od 10. do 20. junija; posamična imaga smo opazili še v prvih dneh julija. Temperatura potoka je tedaj dosegla 15°C. Jajčka v laboratoriju nismo gojili, po podatkih iz literature pa traja embrionalno življenje za vrsto *Perla cephalotes* 7 do 8 tednov, za vrsto *Perla abdominalis* pa 28 do 30 dni. Levitve so pri mladih ličinkah bolj pogoste (na 8 do 12 dni) nato pa so redkejšje (na 6 do 8 tednov). Do popolne zrelosti si sledi v teku 3 let 22 levitev (vse iz Kuhtreiber 1934). Najmanjše larve smo dobili v ulovu septembra. Temperatura potoka je bila v tem času 13,5 do 14°C. Značilno je, da te najmanjše larve nismo nabrali pod kamni kot ostale ličinke ampak v toku. Tudi iz gojitvenih posod jih je vodni tok odnesel skozi pore v pregradi; šele gojitev v steklenem valju, ki je bil zaprt z mlinarsko svilo, nam je omogočila obdržati te ličinke do meritev.

Posledica fiksiranega in večletnega razvoja je, da se najmlajše ličinke pojavljajo v jesenski in zimski dobi prvega leta, najstarejše larve (vključno nimfe) pa v poznem pomladanskem času zadnjega leta razvoja. Vsi vmeani larvalni stadiji so v potoku tako v topli kot v hladni dobi in smo jih nabirali lahko vse leto, in to v največjem številu. Iz tega razloga smo morali analizirati porabo kisika v obeh sezonah samo pri larvah s teže okoli 25 do 270 mg.

Visok metabolizem verjetno veče razvoj mladih larv na hladno dobo in pogoji obenem stenotermni značaj. Če upoštevamo ugotovitve o vplivu toka na dihanje (Ambuhl 1959) kaže tudi način življenja v prostem toku, ki nudi organizmu maksimalno prednost za dihanje, na zelo visok metabolizem te larvalne stopnje. Srednji larvalni stadiji, ki se razvijajo v obeh temperaturnih obdobjih, označuje tudi v poskusih bolj euritermi značaj. Pri nimfah lahko z veliko verjetnostjo pričakujemo znižanje termične tolerance, ker verjetno prav

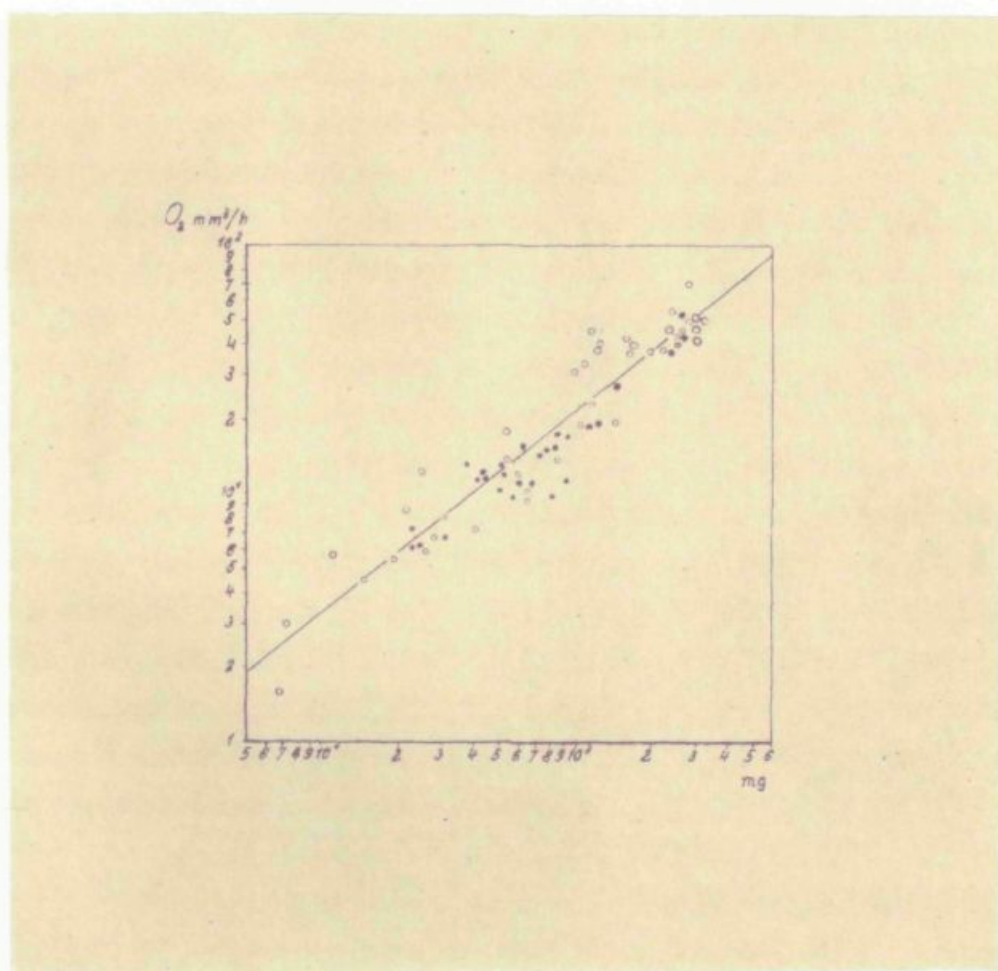
temperature okoli 15°C izprožijo preobrazbo v imago. Da poletno povišanje temperature naravnega okolja vpliva na vzlet kaže to, da se pri isti vrsti z višjo lego biotopa pojav imaga zakasni (Kuhntreiber 1934). Kvantitativnih poskusov, ki bi nam dali na osnovi preživetosti ličink predstavo o spremembi termične tolerance v teku larvalnega življenja, nimamo. Opazovanja pri gojitvah in pri transportu pa so jasno pokazala, da so najmanj občutljive srednje velike ličinke, najmanjše in največje pa so relativno mnogo bolj občutljive.

Če upoštevamo pri določanju regulacijskih sposobnosti shemo adaptacijskih tipov (Precht 1955) vidimo, da se obnašajo velike ličinke poleti po adaptacijskem tipu 5, srednje in male pa po tipu 3. Kot edini primer 5. adaptacijskega tipa pri živalih navaja Precht ugotovitev, da populacija *Ancylus fluviatilis* iz hladnejše vode porablja pri isti poskusni temperaturi manj kisika kot populacija iste vrste iz toplejšega biotopa (Berg 1955). Avtor tega dela je označil ta pojav, ker je v nasprotju s Kroghovo aklimatizacijsko hipotezo, kot "reversed acclimatisation". Na osnovi našega izvajanja in v soglasju s Prechtom, da je fenomen termične adaptacije aktivna sposobnost organizma proti vplivu temperature, lahko zaključimo, da ima samo reagiranje srednjih stadijev ličink vrste *Perla marginata* značaj 3. adaptacijskega tipa. Podobnost obnašanja velikih larv s 5. adaptacijskim tipom je navidezna: ker ni regulacije, se vpliv temperature lahko izraža. Tudi podobnost malih larv s 3. adaptacijskim tipom je verjetno v preiskanem temperaturnem območju le navidezna in je pogojena s vrhunskim metabolizmom te starostne stopnje.

Opisane razlike v temperaturni občutljivosti posameznih starostnih stadijev ličink imajo za posledico spremembo relacije metabolizma/velikost pri različnih temperaturah ene toplotne dobe kot tudi v različnih sezonah. Študija o fizioloških razlikah pri rakovicah tropskih in zmernotoplih krajev ugotavlja (Vernberg 1959), da se odnos s temperaturo spreminja v različnih temperaturnih območjih

pri obeh skupinah. Metabolizem se spreminja v letnih dobah samo pri vrstah iz zmerno toplih klimatov ne pa tudi pri tropskih. Sezonske razlike metabolizma pri sladkovednih poikilotermih so bile raziskane na ancilidih (Berg 1952). Pri dveh sorodnih vrstah je avtor tega dela ugotovil sezonske spremembe v tem smislu, da porabljajo pri isti poskusni temperaturi (16°C) poleti manj kisika kot pozimi. Skupna poraba kisika narašča močneje s teže pri *Ancylus fluviatilis* ($b = 0,81$; $b = 0,85$) kot pri *Acreloxus lacustris* ($b = 0,67$; $b = 0,70$), odnos pa se v sezonah ne spreminja. V drugem delu (Berg 1953) je isti avtor opazoval dihalne razmere vrste *Ancylus fluviatilis* na dveh populacijah, ki živita v termično različnih biotopih in ugotovil s stališča adaptacije nasproten pojav. Pri poskusnih temperaturah 11 in 18°C , ki se obenem srednje temperature obeh biotopov, so polži iz hladne vode porabljali manj kisika kot ista vrsta iz toplejše vode. Regresijski koeficient ($b = 0,69$) je enak pri obeh temperaturah, vendar se razlikuje od koeficienta za isto vrsto pri sezonskih poskusih. Podobni termični pogoji pred meritvami nam dovoljujejo, da primerjamo rezultate zimske sezone (druga serija) pri 16°C s meritvami pri 18°C populacije iste vrste iz hladnih vod. Nelogičnost, da se regresija spremeni pri enako adaptiranih živalih pri eksperimentalni temperaturi, ki se razlikuje samo za 2°C , ostane pa enaka pri različno adaptiranih polžih in poskusni temperaturi, ki se razlikuje za 7°C , kaže na to, da meritve na obeh populacijah registrirajo reakcije na izredno hitre temperaturne spremembe in potrjujejo, da na taiste odgovarja organizem kot mrtvi sistem.

Sicer pa večina del, ki obravnavajo omenjeni odnos metabolizem/velikost ne upošteva možnosti adaptacije in raziskuje v glavnem "poletne" živali (Liebsch 1929, Kienle in Ludwig 1956, Balke 1957). Med sladkovednimi insektskimi larvami, na katerih je Erika Balke določala odvisnost dihanja od velikosti je tudi *Perla abdominalis*. Obrok porabe kisika je merila enako kot za ostale ličinke pri 16°C v topli dobi (VII.-X.). Naši rezultati na ličinkah vrste *Perla marginata* pri 15°C v topli dobi se ujemajo s njenimi meritvami in tako je še bolj potrjena sprememba odvisnosti na larvah istih tež pri 15°C v hladni dobi. (Slika 14).



Sl.14 - Odvisnost porabe kisika od teže pri 16°C v topli dobi za vrsto *Perla abdominalis* (orig. po Balke) in pri 15°C v topli dobi za vrsto *Perla marginata* (Istenič)

Zaključujemo, da temperaturne sezonske spremembe vplivajo na presnovo ličink *Perla marginata* in spreminjajo odnos med obrokom porabljenega kisika in velikostjo telesa. Ta pojav verjetno ni izjemen in ga lahko pričakujemo pri sladkovodnih živalih, ki se razvijajo v biotopih s znatnimi temperaturnimi kolebanji. Principialni zaključki o metabolizmu poikilotermov na osnovi analiz pri eni temperaturi in v eni sezoni so nezanesljivi, ker dajejo nepopolno predstavo o regulacijah organizma.

Primerjalna študija o dihanju (Zeuthen 1955) upošteva večino del, ki ugotavljajo omenjeni odnos. Iz nje je razvidna velika neenotnost najdenih odvisnosti ne samo za različne živali ampak tudi za iste, če so jih dobili različni avtorji. Eden izmed vzrokov za to neenotnost je ta, da so nekateri izražali odvisnost z enotno regresijsko premico, drugi pa so odnos zasledovali v posameznih velikostnih območjih. Deljene regresijske premice (večinoma trifazne) se boljše približujejo posameznim vrednostim, posebno če se določa odnos v velikem starostnem razponu. Zeuthen zaključuje iz tega, da preide ena vrsta v svojem ontogenetskem razvoju postopne stopnje, ki spreminjajo vrednost za b ; "metaboličnih tipov" je po njegovem mnenju zato mnogo več kot samo trije (površinski, težinski in vmesni). Poskusi z ličinkami *Perla marginata* podpirajo Zeuthen-a, hkrati pa dajejo razlage za številne "metabolične tipe": različne razvojne faze odgovarjajo na iste temperature s svojim metabolizmom različno in zato v skupni analizi lahko spreminjajo odnos med porabo kisika in velikostjo od površinske do težinske odvisnosti z vsemi vmesnimi prehodi. Če premalo upoštevamo temperaturne vplive oziroma regulacije živali v posameznih razvojnih fazah, bi tudi v nadaljnjih analizah variacije za vrednost b še rasle.

Odvisnost porabe kisika bodisi od površine ali od mase ne pove ničesar o vzrokih za različno energetsko gospodarstvo. Heidelberška šola (Ludwig, Kienle, Balke, Sattel) išče vzrok za tri tipe v naravi dihal, katerih površina se v rasti spreminja vzporedno z maso ali površino telesa. Za

ličinke vodnih žuželk so pričakovali odvisnost od teže s potenco med 2 in 3, ker te dihaajo z dvema vrstama dihal, od katerih ena (telesne traheje) sprejema kisik vzporedno masi, druga (trahealne škrge) pa površini telesa. To predpostavko je eksperimentalno dokazala Erika Balke. Naši poskusi pa dokazujejo, da je pri larvah *Perla marginata* vmesna vrednost med površinsko in težnostno odvisnostjo posledica tega, da temperatura 15°C v topli dobi aktivira presnovo samo pri ličinkah skrajnega težinskega območja. Pri še višji temperaturi se dvigne metabolizem tudi pri začetnih težah, in rezultat je direktna odvisnost metabolizma od površine. Ta relacija velja pri mejnih ekoloških temperaturah tako v hladni kot tudi v topli dobi, samo da je poleti premaknjena na višjo raven. Enak naklon regresijske premice na zvišanem nivoju pri ličinkah iste teže in na isti temperaturi v topli dobi kaže na to, da dolgotrajnejše spremembe temperatur vplivajo na metabolizem. Zelo verjetno je, da dihalna ob normalnih življenjskih pogojih zlahka krijejo potrebe presnove. Tudi množina raztopljenega kisika v potoku ne pade pod kritično mejo. Šele v ekstremnih pogojih bi ponudba kisika lahko omejevala nivo presnove. Vzporednost presnove s površino v mejnih pogojih bi bila zato razumljiva za ličinke vodnih žuželk, ki imajo zaprt trahealni sistem; ni pa s tem pojasnjen vzrok za različen nivo, na katerem se vzpostavi ta relacija pod spremenjenimi temperaturnimi pogoji. Premik ravni je odvisen od splošnih bioloških značilnosti posameznih starostnih stopenj in ga bodo dokazali podatki v tkivih in celicah - najbolj verjetno analize encimskih sistemov. Vpeljana metoda, da odvisnost energetske porabe od velikosti določa enačba rasti, je samo osnova za tako kauzalno analizo; kajti pri poikilotermih šele primerjalke na različnih temperaturah pokažejo, v katerih starostnih stopnjah lahko pričakujemo kvalitativne spremembe.

Podatki, ki jih navaja Zeuthen (1955), pokažejo, da poikilotermi pri gornjih mejnih temperaturah spreminjajo presnovo vzporedno s površino - torej tako kot homeotermi. Ali je to več kot samo analogija?

Zaključki

1. Izmerjena poraba kisika ličink vrste *Perla marginata* Pz. v teku celega leta kaže pri 15, 20 in 25°C na vzporednost dihanja s površino. Rahlo odstopanje od direktne proporcionalnosti s površino je pri 25°C.
2. V hladni in topli letni dobi se relacija: poraba kisika/teža spreminja, in sicer različno v posameznih težinskih območjih; s starostjo se namreč spreminja občutljivost ličink do temperature. Pri enaki poskusni temperaturi 15°C zvišajo poleti presnovo samo najtežje larve raziskanega težinskega razpona in vzporednost porabe kisika se zato spremeni od površinske pozimi do težinske poleti. Pri 20°C se v topli dobi dvigne presnova tudi pri ličinkah srednjih tež. Rezultanta tega je enaka relacija kot pozimi, vendar premaknjena na višjo raven.
3. Pri nekaterih starostnih stopnjah je dokazana aktivna regulacija presnove pod vplivom temperature.
4. Pri poskusih o presnovi poikilotermov je potrebno upoštevati, da temperatura okolja fiziološko spreminja žival.
5. Reagiranje ličink različnih velikosti na iste temperature v poskusih je v skladu s razvojem larvalnih stopenj v potoku.
6. Diskusija obravnava razlage odnosa poraba kisika/teža telesa.

S l o v s t v o

- A m b u h l, H. -1959- Die Bedeutung der Strömung als Ökologischer Factor. Schweiz. Hydrobiol. XXI, 2
- B a l k e, B. -1957- Der O₂-Konsum und die Tracheen-Innenfläche bei durch Tracheenkiemen atmenden Insectenlarven in Abhängigkeit von der Körpergrösse. Z. vergl. Physiol., 40, 4
- B e r g, K. -1952- On the Oxygen Consumption of Ancyliidae/Gastropoda/ an Ecological Point of View. Hydrobiol. IV, 3
- B e r g, K. -1953- The Problem of Respiratory Acclimatization. Hydrobiol. V, 4
- v. B e r t a l a n f f y, L. -1942- Theoretische Biologie. Bd. II
- v. B u d d e n b r o c k, W. -1928- Grundriss der vergleichender Physiologie. Berlin
- E l l e n b y, C. -1951- Body size in relation to oxygen consumption and pleopod beat in *Ligia oceanica* L. J. Exper. Biol. XXVIII, 4
- I l l i e s, J. -1955- Steinfliegen oder Plecopteren. Tierw. Deutsch. 43
- K i e n l e, M. L. W. L. L u d w i g -1956- Die Beziehung zwischen Körpergrösse und Sauerstoffkonsum bei Landpulmonaten. Z. vergl. Physiol. 39, 1
- L u d w i g, W. -1956- Betrachtung über Energiekonsum von Tieren mit Atmungsorganen von zweierlei Typ. Z. vergl. Physiol. 39
- K ü h t r e i b e r, J. -1934- Die Plecopteren Nordtirols. Berichte Naturw.-Med. Ver. Innsbruck XLIII/XLIV
- L i e b s c h, H. K. -1929- Über die Atmung einiger Heliciden. Zool. Jahrb. 46, Abt. allg. Zool. u. Physiol.
- P o t o n i e, H. W. -1924- Experimentell kritische Übertrachtung über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblutiger Tiere bei steigender Temperatur. Biol. Ztbl. 44
- P r e c h t, K. -1955- Temperatur und Leben. Berlin
- P r o s s e r, C. L. -1950- Comparative Animal Physiology. London
- S c h l i e p e r, C. I. B l ä s i n g -1952- Über Unterschiede in dem individuellen und ökologischen Temperaturbereich von *Planaria alpina* Dana. Arch. f. Hydrobiol. 46, 2

- S c h ö n e m u n d, E. -1922- Beiträge zur Biologie der Plekopteren-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Atmung. Arch.f.Hydrobiol.XV,3
- T h i e n e m a n n, A. -1950- Die Bienenengewässer.Bd.XVIII
- U m b r e i t, W.W. -1957- The Manometric Techniques.Mineapolis
- V e r n b e r g, F.J. -1959- Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone Fiddler Crabs of the genus Uca.Biol.Bull.117,1
- W a r b u r g, O. -1926- Über den Stoffwechsel der Tumoren.Berlin
- W e b e r, E. -1957- Grundriss der Biologischen Statistik.Jena
- W e s e n b e r g - L u n d, C. -1943- Biologie der Süßwasserinsekten.Berlin
- W h i t n e y, R.J. -1939- Thermal tolerance of myfly nymphs. J.Exper.Biol.XVI,3
- W i g g l e s w o r t h, V.B. -1955- Physiologie der Insekten.
- W o y n a r o v i c h, E. -1959- Sauerstoffverbrauch einiger Wassertiere bei verschiedener Temperatur. XIV intern.limn.Conv.Wien
- Z e u t h e n, E.C.R. -1947- Relation of body size to metabolic rate.Trav.Lab.Carlsberg.Ser.Chim.26
- Z e u t h e n, E.C.R. -1955- Comparative Physiology/Respiration/ Ann.Rev.Physiol.17

Priloga 1 - Odvisnost obroka porabe kisika od teže
pri 15, 20 in 25°C; meritve celega leta

°C	b	a	P(t)
15	-0,3322	1,9044	10,9086 = 0,001
20	-0,3242	1,9354	10,9401 = 0,001
25	-0,2758	1,9782	77,8095 = 0,001

Ostale vrednosti statistične analize:

15°C	r = - 0,6234	20°C	r = - 0,6248	25°C	r = - 0,9264
	x = 31,9976		x = 31,9976		x = 22,3809
	y = 9,0175		y = 8,6146		y = 1,9835
	b _x = - 1,1746		b _x = - 1,2038		b _x = - 3,1092
	b _y = - 0,3310		b _y = - 0,3241		b _y = - 0,2755

Priloga 2 - Odvisnost obroka porabe kisika od teže pri
hitrih temperaturnih spremembah v hladni in
topli dobi na osnovi večfazne regresijske analize

°C	težinsko območje mg	N	b	a	t	P
11	71,3 - 223,0	36	-0,572	2,162	-63,697	0,001
15	33,4 - 49,8	6	-0,808	2,706	31,317	0,001
15	50,4 - 270,7	30	-0,305	1,759	46,995	0,001
20	30,4 - 61,3	12	-0,114	1,622	7,307	0,001
20	63,5 - 270,7	24	-0,302	1,781	38,718	0,001
15	23,5 - 96,1	21	-0,501	2,194	45,135	0,001
15	104,0 - 274,6	7	0,041	1,145	5,857	0,001
20	23,5 - 96,1	21	-0,476	2,226	45,333	0,001
20	104,0 - 274,6	7	-0,305	2,027	46,920	0,001
25	23,5 - 52,1	11	0,258	1,121	25,294	0,001
25	58,5 - 96,1	10	-0,224	1,818	11,789	0,001
25	104,0 - 274,6	7	-0,682	2,929	45,460	0,001

Priloga 3 - Določitev signifikantnih razlik srednjih vrednosti obroka porabe kisika v hladni in topli dobi

N ₁ +N ₂ -2	Tež.razr. mg	15°C		20°C	
		t	P	t	P
4+5-2 7	20-40	+0,316	0,80-0,70	-1,746	0,20-0,10
7+7-2 12	40-60	-2,712	0,02-0,01	0,463	0,70-0,60
7+5-2 10	60-80	-0,60	0,60-0,50	2,737	0,05-0,02
5+4-2 7	80-100	-0,55	0,60-0,50	0,778	0,50-0,40
4+4-2 6	100-120	-2,635	0,05-0,02	5,648	<u>0,001</u>
9+3-2 10	230-240	-5,435	<u>0,001</u>	6,294	<u>0,001</u>

Priloga 4 - Odvisnost obroka porabe kisika od teže pri 20°C v hladni dobi po 48 urni gojitvi na 20-21°C

o _c	Tež.območje	N	b	a	t	P
20	76,3 - 151,2	12	0,387	0,5196	41,612	0,001
	151,2 - 237,5	7	0,217	0,734	18,083	0,001

Priloga 5 - Signifikantne razlike srednjih vrednosti obroka porabe kisika pri 20°C v hladni dobi brez adapt.in po adaptaciji

Težinski razred	Srednje vrednosti	N ₁ +N ₂ -2	t	P
100 - 120	14,13 20,28	4+3-2 5	-1,496	0,20-0,10
230 - 260	11,12	5+3-2 6	-2,019	0,10-0,05
200 - 240	13,39			



0000437947

Priloga 3 - Določitev statističnih vrednosti obzora porabe ki
topli dobri

$H_1 + H_2 - S$	Tem. razr.	15°	20°
4+2-S	20-40	+0,216	0,80-0,70
1+1-S	40-60	-2,712	0,02-0,01
1+2-S	60-80	-0,60	0,60-0,20
2+4-S	80-100	-0,22	0,60-0,20
4+4-S	100-120	-2,632	0,02-0,02
9+3-S	220-240	-2,432	0,001
10			0,294

Priloga 4 - Odvračanje obzora porabe kislin od tepe pri 20°
v hladni dobi po 48 urah ogrevanja na $20-21^{\circ}$

10°	Tem. območje	H	p	a	f	p
20	12,2 - 121,2	12	0,387	0,2196	41,612	0,001
	121,2 - 237,2	7	0,217	0,734	18,083	0,001

Priloga 5 - Statistične razlike srednjih vrednosti obzora
porabe kislin pri 20° v hladni dobi brez ogrevanja
po ogrevanju

Tem. razred	$H_1 + H_2 - S$	f	p
100 - 120	4+2-S	-1,496	0,20-0,10
220 - 240	2+2-S	-2,019	0,10-0,02

