

АДАПТИВНЫЕ СПОСОБНОСТИ БОКОПЛАВА *PONTOPOREIA AFFINIS* (CRUSTACEA: AMPHIPODA) К ИЗМЕНЕНИЮ СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ¹

© 2006 г. А. А. Филиппов

ЗАО "Экопроект", Санкт-Петербург 192019

e-mail: filippov@ecopro.spb.ru

Статья принята к печати 28.10.2005 г.

Для оценки адаптивных способностей к изменению солёности бокоплава *Pontoporeia affinis*, обитающего в Балтийском море, определяли характер смещения пределов толерантности рачков при их акклимации к повышенной и пониженной солёности. Показано адаптивное смещение границ устойчивости в зависимости от условий обитания. Зафиксировано резкое изменение солеустойчивости рачков после акклимации к экстремально низкой солёности.

Ключевые слова: бокоплавы, солёность, толерантность, акклимация, Балтийское море.

Adaptability of the amphipod *Pontoporeia affinis* (Crustacea: Amphipoda) to salinity changes. A. A. Filippov (ZAO Ekoproekt, Saint Petersburg 192019)

Salinity tolerance of *Pontoporeia affinis* from the Baltic Sea was examined after acclimation to increased and decreased salinity. Adaptive changes in tolerance related to ambient salinity occurred. A sharp change in salinity tolerance was found after acclimation to extremely low salinity (0.9‰). (Biologiya Morya, Vladivostok, 2006, vol. 32, no. 3, pp. 229–231).

Key words: amphipods, salinity, tolerance, acclimation, Baltic Sea.

Солёность Балтийского моря существенно ниже нормальной океанической солёности, что позволяет многим пресноводным видам формировать здесь устойчивые популяции. Бокоплав *Pontoporeia affinis* является реликтовым пресноводным видом, широко распространённым в озерах северной Европы и в эстуариях рек, впадающих в моря Северного Ледовитого океана (Segestråle, 1959). В то же время рачок является обычным обитателем Балтийского моря, где отмечен в районах с солёностью 3.4–10.6‰ (Ярвекюльг, 1979).

В солоноватоводных экосистемах солёность часто играет ключевую роль в развитии многих видов водных беспозвоночных. Одним из важнейших показателей, отражающих отношение организмов к факторам окружающей среды, является их потенциальная солёностная толерантность (Хлебович, Кондратенков, 1971; Кондратенков, 1979; Хлебович, 1981). Оценка диапазона потенциальной толерантности имеет значение для решения как теоретических, так и практических задач, связанных, в частности, с интродукцией новых видов или с оценкой возможного отклика популяций на изменение условий обитания. При этом количество видов водных беспозвоночных, для которых потенциальный толерантный диапазон в отношении какого-либо фактора определен, остается ничтожно малым. Несмотря на достаточно хорошую изученность многих аспектов солёностной адаптации и ионной регуляции водных организмов (Бергер, 1986; Виноградов, 2000), изменение толерантности в зависимости от условий обитания также исследовано для ограниченного числа широко распространённых форм. В связи с этим изучение зависимости устойчивости организмов от условий их обитания, а также выявление их потенциальной толерантности представляется актуальной задачей.

Цель настоящего исследования – анализ смещения солёностного толерантного диапазона бокоплава *P. affinis* в результате акклимации этого вида к различной солёности.

Материал и методика. Экспериментальные работы проведены в мае 1994 г. на Морской станции "Аско" Сток-

гольмского университета (Балтийское море, о-в Аско). В работе использовали рачков длиной 7–10 мм. Животных для экспериментов собирали в районе станции с глубины 10 м донным тралом. В местах сбора бокоплавов солёность составляла 6.2‰. Собранных рачков выдерживали в течение 1 сут в исходной солёности для выбраковки повреждённых и ослабленных особей, после чего помещали в аквариумы с солёностью 0.9, 1.3, 1.9, 2.6, 4.1, 6, 8.9, 13.6, 20.4 и 30‰ для последующей акклимации (по 300 экз. в каждую солёность).

Акклимацию проводили в течение 2.5 нед. в изотермической комнате с температурой 13°C в условиях постоянного освещения и аэрации. Каждая ёмкость с рачками содержала около 20 л воды и небольшой слой (толщиной 1.5–2 см) песчаного грунта. Воду и специальный корм подопытных животных в течение всего периода акклимации не меняли.

Через 2.5 нед. содержания в воде различной солёности у животных определяли солёностный толерантный диапазон. Для этого бокоплавов извлекали из аквариумов, где проходила их акклимация, и рассаживали по 10 экз. в ёмкости с водой тестовых солёностей (в двух повторностях). Тестирование проводили в сосудах объёмом 0.8 л без грунта и аэрации при температуре 20°C. Через 2 сут экспозиции в тестовых сосудах подсчитывали количество (%) активных животных. Полученные данные усредняли для каждой тестовой солёности и формализовали с помощью сигмоидальной кривой дозы-отклика:

$$Y = a + \frac{(b - a)}{1 + 10^{(c-x)k}},$$

где a – минимальное значение функции отклика (в нашем случае 0%), b – максимальное значение функции отклика (в нашем случае 100%), c – логарифм концентрации 50%-ного отклика ($\log EC_{50}$), k – коэффициент наклона. Солёность, соответствующую выживаемости 50% особей (EC_{50}), использовали для оценки солёностной устойчивости бокоплавов. Рас-

¹Работа поддержана грантом Стокгольмского университета и грантом РФФИ (№ 04-04-49801_а).

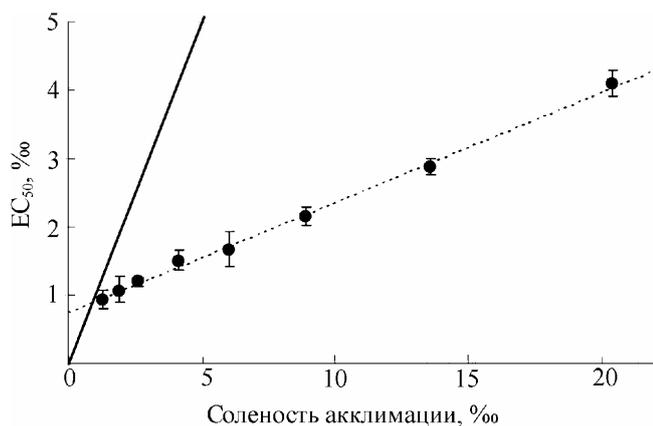


Рис. 1. Зависимость нижней границы устойчивости бокоплава *Pontoporeia affinis* (EC_{50}) от солёности акклимации. Пунктирная линия – линия регрессии, сплошная – линия изоосмотичности, вертикальные линии – 95% доверительные интервалы.

четыре производили с помощью пакета компьютерных программ "GraphPad Prism 3.0".

Воду для проведения экспериментов получали из морской воды солёностью 6‰, собранной в районе о-ва Аско. Воду пониженной солёности готовили, разбавляя исходную дистиллированной водой, повышенной солёности – добавляя коммерческую морскую соль.

Результаты и обсуждение. К концу периода акклимации живые особи *Pontoporeia affinis* были обнаружены в диа-

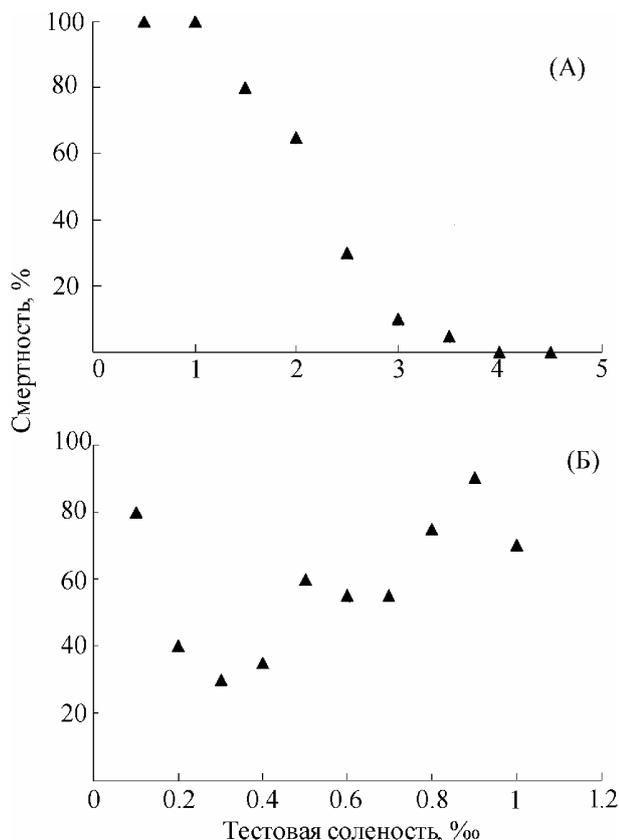


Рис. 2. Зависимость смертности бокоплава *Pontoporeia affinis* от солёности воды в ходе тестовых экспериментов. А – типичная зависимость (после акклимации к 8.9‰), Б – инвертированная зависимость (после акклимации к 0.9‰).

пазоне солёности от 0.9 до 20.4‰. При этом почти во всех аквариумах выживаемость бокоплавов была достаточно высокой (более 60%). Исключением являлась солёность 6‰, при которой выживаемость рачков составила всего 40%. При солёности 30‰ живых бокоплавов к концу акклимации не осталось.

Тестирование рачков, акклимированных к 6‰ (т.е. к условиям, близким к исходным), показало, что величина EC_{50} (при 2-суточной экспозиции при температуре 20°C) для них составила 1.7‰. После акклимации к пониженной и повышенной солёности у подопытных организмов наблюдалось соответствующее смещение границ устойчивости. Так, у бокоплавов, акклимированных к 1.3‰, величина EC_{50} составила 0.9‰, а у акклимированных к 20.4‰ – 4‰. В диапазоне от 1.3 до 20.4‰ изменение границы устойчивости в зависимости от солёности окружающей среды имело явно выраженный линейный характер (рис. 1). Оно происходило пропорционально солёности акклимации, но было выражено в меньшей степени: при изменении солёности окружающей среды в 15 раз соответствующее изменение EC_{50} составило 4.5 раза.

Группа рачков, акклимированная к солёности 0.9‰, показала парадоксальные результаты, выразившиеся в инвертированной реакции на тестовую солёность. Если обычно в ходе тестовых экспериментов наблюдалось закономерное увеличение смертности с уменьшением тестовой солёности, то у рачков, акклимированных к 0.9‰, с понижением тестовой солёности смертность в целом уменьшалась. Максимальная смертность зафиксирована при солёности, соответствующей солёности акклимации, а минимальная – при 0.3‰ (рис. 2).

На основе результатов акклимации *P. affinis* в диапазоне солёности от 1.5 до 20.4‰ можно попытаться определить границы потенциальной солёностной толерантности этого вида. Линия регрессии, отражающая характер изменения границы устойчивости, пересекала линию изоосмотичности в точке, соответствующей солёности 0.8‰ (рис. 1). Следуя подходу, предложенному нами ранее (Филиппов, 1998), полученную величину в первом приближении можно рассматривать в качестве нижней границы диапазона потенциальной толерантности исследованной популяции *P. affinis*.

Остается неясным, почему *P. affinis*, с одной стороны, формирующая массовые скопления в Балтийском море, с другой – широко распространенная в пресных водах, оказалась неспособной переносить низкую солёность балтийских вод. Причем в пресной воде (< 0.5‰) погибали рачки не только из исходной солёности (6‰), но и особи, акклимированные к достаточно низкой солёности (1.3‰). Не исключено, что в исследованном районе вид представлен популяцией, утратившей способность в должной мере осуществлять гиперосмотическую регуляцию, необходимую для существования животных в пресных водах. Подобное явление, когда среди эвригалинных форм наряду с исходными формами, способными существовать во всем диапазоне солёности, встречаются и преимущественно пресноводные, и преимущественно морские, известно как "генетические триады" (Khlebovich, Abramova, 2000).

Другое возможное объяснение связано с тем, что настройка осморегуляторных механизмов при перемещении рачков в пресную воду требует значительного времени и очень плавного снижения солёности. В пользу этого предположения, вероятно, свидетельствует тот факт, что после длительной акклимации к солёности 0.9‰ у рачков наблюдалась инвертированная реакция на солёность и появлялась способность достаточно хорошо переносить пресную воду (0.3‰). Однако не исключено, что парадоксальные результаты тестирования рачков из этой группы являются следствием синергизма экстремально низкой солёности и повышенной темпе-

ратуры воды в ходе тестирования. В любом случае вопрос нуждается в дальнейшем исследовании.

В целом результаты наших экспериментов и литературные данные свидетельствуют о том, что *P. affinis* – широко эвригалинный вид, способный переносить резкие колебания солености воды в широком диапазоне (для исследованной популяции, по крайней мере, в пределах от 1 до 20‰). Этим определяется широкое распространение данного вида в естественных и искусственных биотопах и его значительная роль в донных сообществах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л.: Наука. 1986. 214 с.
- Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.; Л.: Наука. 2000. 216 с.
- Кондратенков А.П. О потенциальной соленостной толерантности // XIV Тихоокеан. науч. конгр. (Хабаровск, август 1979): Тез. докл. Секц. Ф. М. 1979. С. 21–22.
- Филиппов А.А. К методам определения потенциальной соленостной толерантности водных беспозвоночных // Экология. 1998. № 4. С. 291–296.
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 1981. 136 с.
- Хлебович В.В., Кондратенков А.П. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска *Hydrobia ulvae* // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука. 1971. С. 37–38.
- Ярвекюльг А.А. Донная фауна восточной части Балтийского моря. Состав и экология распределения. Таллин: Валгус. 1979. 382 с.
- Khlebovich V.V., Abramova E.N. Some problems of crustacean taxonomy related to the phenomenon of *Horohalanicum* // Hydrobiologia. 2000. Vol. 417. P. 109–113.
- Segestråle S.G. Synopsis of data on the crustaceans *Gammarus locusta*, *Gammarus oceanicus*, *Pontoporeia affinis* and *Corophium volutator* (Amphipoda, Gammaridae) // Comment. Biol. Soc. Sci. Fenn. 1959. Vol. 20, no. 5. P. 1–23.