

**ЗАВИСИМОСТЬ СОЛЕННОСТНОЙ ТОЛЕРАНТНОСТИ ОТ УСЛОВИЙ
АККЛИМАЦИИ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ СОЛЕННОСТНОЙ
ТОЛЕРАНТНОСТИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ***<andrew_filippov@mail.ru>

Под толерантностью в экологии традиционно понимают способность организмов существовать в некотором диапазоне фактора. Известно, что под воздействием меняющихся условий окружающей среды толерантность организмов может существенно трансформироваться. Понятно, что изменчивость эта не бесконечна и имеет свои пределы. Максимально широкий диапазон фактора, в пределах которого возможно существование вида, принято называть его потенциальной толерантностью [8, 17, 18]. Знание диапазонов потенциальной толерантности видов имеет большое значение для решения как теоретических, так и практических задач (в частности, связанных с интродукцией новых видов или с оценкой возможного отклика видов и популяций на изменение условий обитания). При всей очевидной значимости этого показателя, количество видов животных и растений, для которых потенциальный толерантный диапазон в отношении какого-либо фактора хорошо изучен, остается ничтожно малым.

В морских экосистемах одним из ключевых факторов среды является соленость. Она играет определяющую роль в развитии многих видов водных беспозвоночных и ограничивает их распространение в лиманах и эстуариях. Отдельные аспекты соленостной адаптации и ионной регуляции водных организмов к настоящему времени достаточно хорошо изучены [см.: 3, 5]. Однако пределы адаптационных способностей (т.е. границы потенциальной толерантности) водных беспозвоночных по отношению к фактору солености определены для очень ограниченного числа широко распространенных форм. Связано это с известными методическими трудностями оценки этого показателя [см.: 12, 13].

Возможным подходом к оценке потенциальной толерантности может стать исследование зависимости границ толерантности от условий обитания. Замечено, что во многих случаях границы толерантности демонстрируют прямо пропорциональную зависимость от условий акклимации или обитания [2, 7, 18]. Если это так, то определить границы потенциальной эвригалинности не сложно. Соответствующие предложения и построения были нами высказаны ранее [13]. Тем не менее, характер зависимости границ толерантности от условий акклимации не всегда имеет однозначный характер [25, 27, 29]. В связи с этим представлялось целесообразным продолжить исследования зависимости границ толерантности от солености акклимации.

Известно, что значительная роль в адаптации осмоконформеров к колебаниям солености принадлежит устойчивости клеток [3, 6, 20 и др.]. Таким образом, представляет интерес изучение особенностей, соленостной адаптации данных организмов не только на организменном, но и на клеточном уровне, а также исследование соотношения показателей устойчивости на этих уровнях организации.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 04-04-49801_а).

© А. А. Филиппов, Н. А. Филиппова, 2006

Цель настоящей работы - оценить характер изменения границ толерантности на организменном и клеточном уровнях в зависимости от солёности акклимации, а также оценить возможность определения потенциальной толерантности животных с использованием выявленной зависимости.

Материал и методы исследования. Экспериментальные исследования проводили на нескольких видах двусторчатых моллюсков и ракообразных (табл. 1). Схема опытов во всех случаях была одной и той же: животных акклимировали в ходе одноактной акклимации к разным солёностям в максимально широком диапазоне фактора, после чего определяли границы их солёностной толерантности и анализировали зависимость этих границ от условий акклимации.

Таблица 1. Виды водных беспозвоночных, использованные в экспериментах и места их обитания

Объект	Места обитания	Организмы	Клетки
<i>Macoma balthica</i>	Белое море	+	+
<i>Macoma balthica</i>	Балтийское море	-	+
<i>Mytilus edulis</i>	Белое море	-	+
<i>Abra ovata</i>	Аральское море	-	+
<i>Abra ovata</i>	Каспийское море	-	+
<i>Hiatella arctica</i>	Белое море	+	-
<i>Pontoporeia affinis</i>	Балтийское море	+	-

Примечание. «+» - экспериментальные исследования на данном объекте проводились, «-» - экспериментальные исследования на данном объекте не проводились.

Считается, что время, необходимое для полноценной акклимации организмов к изменившимся условиям среды, составляет около двух недель [17]. Поэтому в наших экспериментах животные акклимировались к различной солёности не менее двух-трех недель. Оценку границ толерантности на организменном и/или клеточном уровне проводили в сериях тестовых солёностей. Толерантный диапазон определяли по уровню активности организмов или клеток после суточной экспозиции в тестовой солёности. В опытах на интактных организмах оценивали уровень их активности (например, количество закопавшихся в грунт), в опытах на клетках - уровень активности клеток (по принятой 5-бальной шкале). В качестве показателя, характеризующего отношение организмов и клеток к солёности, был выбран 50%-ный отклик, который рассчитывался на основе сигмоидальной кривой дозы-отклика. Солёность, соответствующую 50%-ной активности (EC50), считали границей устойчивости. Более детально методика изложена в предыдущих работах [14-16].

Результаты исследования. Организменная устойчивость. Эксперименты показали, что у беломорских двусторчатых моллюсков *Hiatella arctica* границы толерантности менялись прямо пропорционально солёности акклимации. Характер этих изменений, хоть и с некоторым приближением, мог быть формализован прямыми линиями во всем исследованном диапазоне фактора (рис. 1).

У реликтовых балтийских бокоплавов *Pontoporeia affinis* зависимость границы толерантности от солёности акклимации фактически идеально описывалась прямой линией (см. рис. 1).

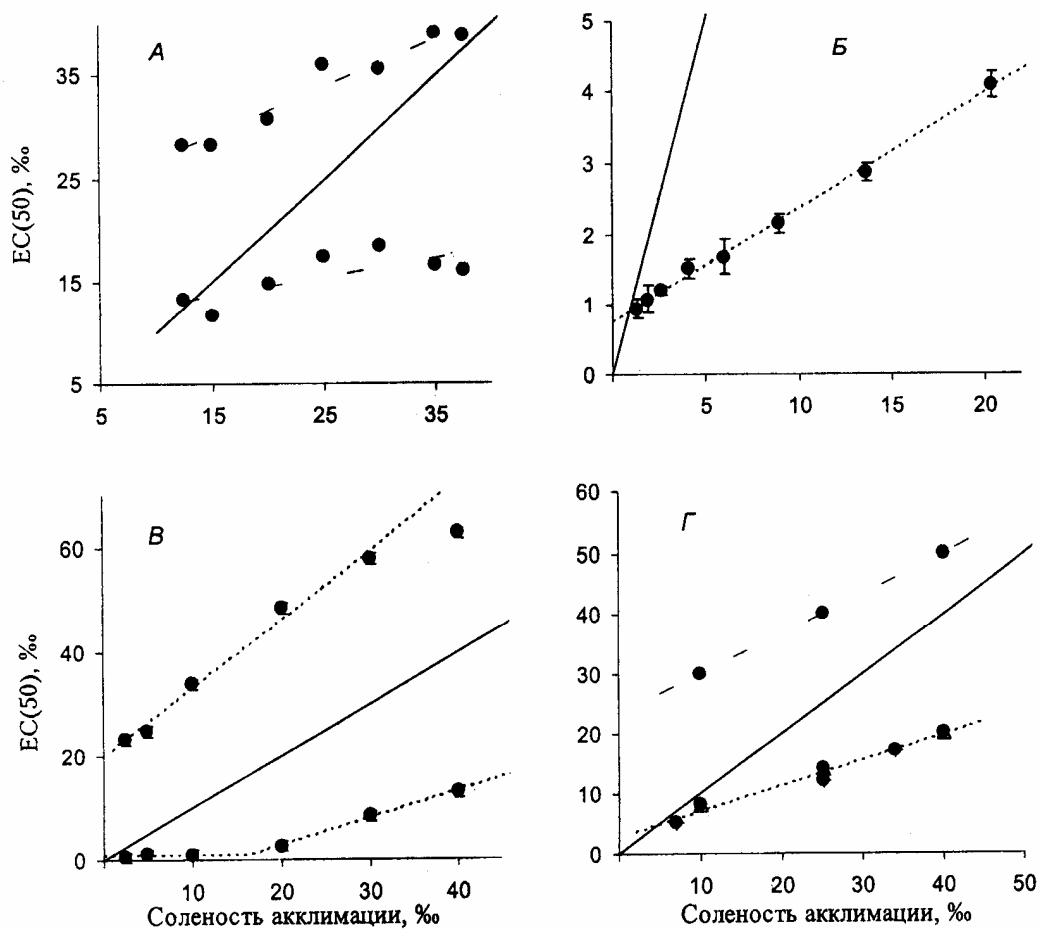


Рис. 1. Изменение толерантного диапазона интактных организмов в результате акклимации. Точки - границы толерантности, сплошная линия - линия изосмотичности; вертикальные линии - 95%-ные доверительные интервалы; А - *Hiatella arctica* ([16] с изм.); Б - *Pontoporeia affinis*; В - *Macoma balthica* ([15] с изм.); Г - *Mytilus edulis* из разных водоемов (обобщение данных из работ: [1, 4, 11, 19]).

В экспериментах на беломорских двустворчатых моллюсках *Macoma balthica* изменение границ толерантности происходило прямо пропорционально солености акклимации только в пределах ограниченных участков исследованного диапазона (см. рис. 1). Для нижней границы толерантности пропорциональная зависимость наблюдалась при акклимации моллюсков в диапазоне от 20 до 40‰. После акклимации к более низким соленостям устойчивость моллюсков к пониженной солености практически не менялась. Верхняя граница толерантности демонстрировала линейную зависимость от солености акклимации в диапазоне от 2,5 до 30‰. При 40‰ граница толерантности существенно отклонялась от этой зависимости.

Клеточная устойчивость. Изменение границ клеточной устойчивости для беломорских моллюсков *M. balthica* происходило прямо пропорционально солености акклимации во всем исследованном диапазоне (рис. 2). Результаты экспериментов идеаль-

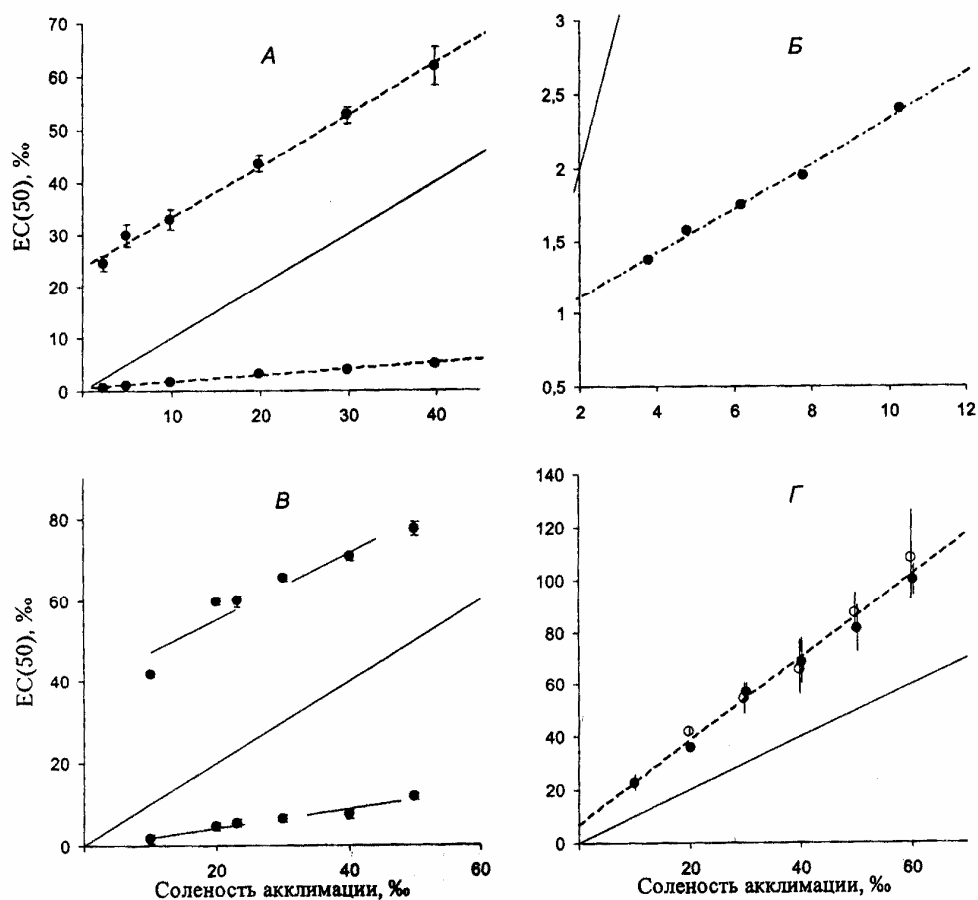


Рис. 2. Изменение границ устойчивости мерцательного эпителия в результате акклимации. Точки - границы устойчивости; сплошная линия - линия изоосмотичности; вертикальные линии - 95%-ные доверительные интервалы. А - *Macoma balthica* из Белого моря ([15] с изм.); Б - *Macoma balthica* из Балтийского моря; В - *Mytilus edulis* из Белого моря; Г - *Abra ovata* из Каспийского (темные точки) и Аральского морей (светлые точки) ([14] с изм.).

но ложились на прямую линию. Такая же картина наблюдалась и для всех других исследованных организмов: балтийской макомы, беломорской мидии, абры из Каспийского и Аральского морей (см. рис. 2).

Соотношение устойчивости на уровне клеток и целого организма. Проведенные исследования показали, что границы клеточной устойчивости существенно отличались от границ организменной устойчивости (табл. 2). Кроме того, во всех случаях, когда у подопытных организмов оценивались и клеточная и организменная устойчивость, зависимости этих показателей от солености акклимации существенно различались (рис. 3).

Таблица 2. Границы соленостной устойчивости *Macoma balthica*, акклимированных к 20‰, тестируемые по различным показателям и их 95%-ные доверительные интервалы (‰)

Показатель	Нижняя граница		Верхняя граница	
	Средняя	Дов. интервал	Средняя	Дов. интервал
Выживаемость	2,4	2,3-2,6	47,7	46,7-48,8
Активность	2,5	2,2-2,8	48,7	47,9-49,4
Клеточная устойчивость	3,1	2,9-3,3	43,6	42,0-45,1

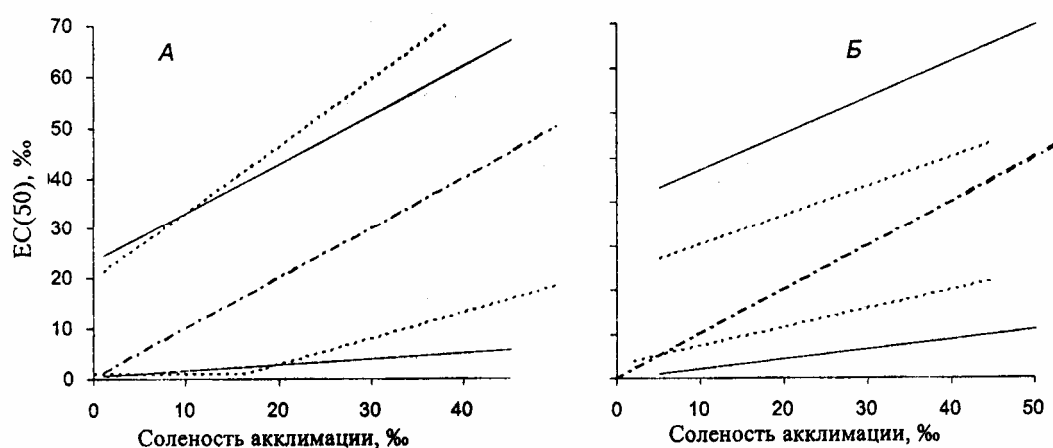


Рис. 3. Изменение клеточной и организменной устойчивости в результате акклимации. Пунктир - границы толерантности интактных организмов; сплошные линии - границы клеточной устойчивости; штрих-пунктир - линия изоосмотичности; А - *Macoma balthica*; Б - *Mytilus edulis*.

Обсуждение результатов исследования. Уровни активности моллюсков в тестовых растворах достаточно хорошо соответствовали уровням выживания моллюсков в ходе долгосрочных экспериментов (см. табл. 2). Таким образом, активность моллюсков можно считать адекватным критерием для определения границ толерантности организмов, а использование данного критерия в экспериментальных работах, как выполненных ранее, так и представленных в рамках настоящей статьи, является вполне оправданным.

Как было показано в ходе наших экспериментов, характер смещения границ организменной толерантности по отношению к солености акклимации имел линейный характер, по крайней мере, на отдельных участках исследованного диапазона. Последнее достаточно хорошо согласуется с литературными данными [2, 3, 7, 9, 10, 18, 23, 25-29].

Зависимость толерантности от условий обитания (или акклимации) обычно изображают на графике в виде «полигона толерантности» [22]. Литературные данные и результаты наших исследований свидетельствуют о том, что соленостный полигон толерантности имеет форму шестиугольника (рис. 4). Характерной его чертой является то,

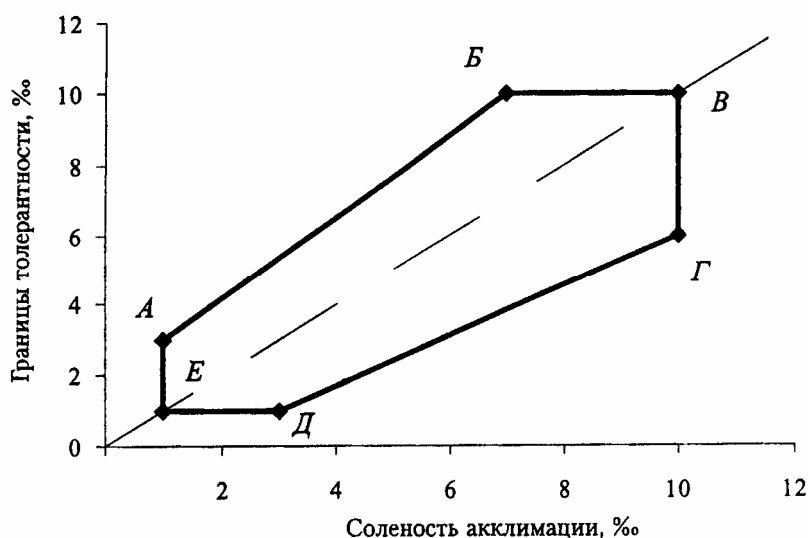


Рис. 4. Схема изменения толерантности организмов под влиянием акклимации (описание в тексте)

что границы толерантности изменяются прямо пропорционально условиям акклимации в определенном диапазоне фактора (отрезки *А-Б* и *Г-Д* на рис. 4). После того как граница толерантности достигнет «потолка», отражающего пределы адаптационных способностей организма, она остаётся постоянной и более под влиянием акклимации не меняется (отрезки *Б-В*, *Д-Е* на рис. 4). В некоторых случаях эти участки неизменной устойчивости очень малы или вовсе отсутствуют, и тогда линейная зависимость наблюдается во всем исследованном диапазоне фактора. Таким образом, солёностный полигон толерантности имеет форму, сходную с таковой полигона толерантности, полученного в отношении температуры [21, 24]. Надо отметить, что на это обстоятельство исследователи указывали и ранее [7].

Учитывая указанные особенности полигона толерантности, можно предположить, что у многих организмов, обитающих на границах ареала (на пределе адаптационных способностей) границы толерантности могут совпадать с границами потенциальной толерантности.

Что касается возможности определения границ потенциальной толерантности по выявленной линейной зависимости границ устойчивости от условий акклимации [13], приходится признать, что такая оценка может быть корректной только в том случае, когда эта зависимость сохраняется во всем диапазоне потенциальной толерантности. Поскольку априори мы не можем гарантировать соблюдения этого условия, предложенный метод можно использовать только для приближенной оценки границ адаптационных возможностей.

Как было показано в экспериментах на изолированном эпителии, границы клеточной устойчивости во всех случаях были линейно связаны с условиями акклимации. Кроме того, характер этой зависимости существенно отличался от такового, выявленного для интактных организмов. Очевидно, что показатели клеточной активности, по крайней мере в том виде, в каком они определялись в ходе наших экспериментов, не могли быть использованы для корректной оценки возможностей адаптации на уровне организма.

Выводы. 1. Соленостный «полигон толерантности» имеет форму, сходную с таковой полигона толерантности, полученного в отношении температуры. Характерной чертой этого полигона является то, что границы толерантности изменяются прямо пропорционально условиям акклимации, но только в определенном диапазоне фактора. После того, как граница толерантности достигнет «потолка», отражающего пределы адаптационных способностей организма, она остается постоянной и более под влиянием акклимации не меняется. 2. Границы устойчивости клеточного эпителия демонстрируют практически идеальную линейную зависимость от условий акклимации во всем исследованном диапазоне фактора. 3. Зависимость границ толерантности от условий акклимации может быть использована только для ориентировочной оценки потенциальной толерантности организмов, тогда как характеристики клеточной устойчивости не могут быть использованы для корректной оценки потенциальной толерантности на организменном уровне.

Авторы признательны сотрудникам МБС СПбГУ и ББС ЗИН РАН за оказанное содействие в проведении экспериментальных работ.

Summary

Filippov A. A., Filippova N. A. Salinity tolerance as a function of ambient salinity and possibility of the potential salinity tolerance estimation in aquatic invertebrates.

Experimental investigation of salinity tolerance as a function of ambient salinity was undertaken for several bivalve and crustacean species. The response of organisms to ambient salinity changes differed from that of cells. The possibility to use the above mentioned approach for the potential salinity tolerance estimation is discussed

Литература

1. Беляев Г. М., Чугунова М. Н. Физиологические различия между баренцегоморскими и балтийскими мидиями // ДАН СССР. 1952. Т. 85. № 1. С. 233-236.
2. Бергер В. Я. О приспособлении к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков // Исследование фауны морей. Т. 17. № 25. Л., 1976. С. 59-112.
3. Бергер В. Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л., 1986.
4. Бергер В. Я., Луканин В. В. Адаптивные реакции мидии Белого моря на изменение солености среды // Исследование мидии Белого моря. Л., 1985. С. 4-21.
5. Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М., 2000.
6. Жирмунский А. В. Реакция клеток мерцательного эпителия мидий и актиний на повышение солености // Журн. общ. биол. 1962. Т. 23. № 2. С. 119-126.
7. Кондратенков А. П. Анализ межпопуляционных различий *Hydrobia ulvae* методом ступенчатой акклимации // Исследование фауны морей. Т. 17. № 25. Л., 1976. С. 124-131.
8. Кондратенков А. П. О потенциальной соленостной толерантности // XIV Тихоокеанский научный конгресс (Хабаровск, август 1979): Тез. докл. Секции F, М. Хабаровск, 1979. С. 21-22.
9. Кондратенков А. П. Способы определения потенциальной соленостной толерантности гидробии и мидии из Белого моря // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море. Л., 1985. С. 13-22.
10. Луканин В. В. Изменения обмена и диапазона активности у беломорских мидий при акклимации к различным соленостям // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л., 1971. С. 36-37.
11. Луканин В. В., Турина В. И. Адаптивные реакции мидии из Белого моря на изменение температуры и солености внешней среды // Биология Моря. 1977. № 2. С. 46-50.
12. Филиппов А. А. К вопросу о солеустойчивости донных организмов Аральского моря // Труды ЗИН. Т. 262. СПб., 1995. С. 65-102.
13. Филиппов А. А. К методам определения потенциальной соленостной толерантности водных беспозвоночных // Экология. 1998. № 4. С. 291-296.
14. Филиппов А. А. Устойчивость двустворчатых моллюсков *Abra ovata* из Каспийского и

Аральского моря к повышенной солености // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 1999. Вып. 2 (№ 11). С. 3-10. 15. Филиппов А. А. Адаптивные способности беломорских *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae) к изменению солености среды обитания // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 7. С. 771-775. Филиппов А. А., Комендантов А. Ю., Халаман В. В. Соленостная толерантность беломорского моллюска *Hiatella arctica* (Bivalvia, Heterodontata) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 8. С. 913-918. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов. Л., 1981. 18. Хлебович В. В., Кондратенков А. П. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска *Hydrobia ulvae* // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л., 1971. С. 37-38. 19. Хлебович В. В., Станкявичус А. Б. Пределы ступенчатой адаптации к опреснению *Macoma balthica*, *Mytilus edulis* и *Mya arenaria* из восточной части Балтийского моря // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л., 1979. С. 33. 20. Шлипер К., Туде Г. Приспособление морских животных к абиотическим факторам среды // Биология моря. 1975. № 6. С. 3-25. 21. Brett J. R. Some lethal temperature relations of Algonquin Park fishes // Publ. Ontario Fisheries Res. Lab. 1944. Vol. 63. P. 1-49. 22. Comparative Animal Physiology / Ed. by Prosser C. L. Philadelphia, 1973. 23. Damgaard R. M., Davenport, J. Salinity tolerance, salinity preference and temperature tolerance in the high-shore harpacticoid copepod *Tigriopus brevicornis* // Marine biology. 1994. Vol. 118. P. 443-449. 24. Hart J. S. Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater fishes // Publ. Ontario Fisheries Res. Lab. 1952. Vol. 72. P. 79. 25. Orlova M. I., Khlebovich V. V., Komendantov A. Yu. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russian J. Aquatic Ecology. 1998. Vol. 7, P. 17-28. 26. Pora E. A. Problemes de physiologie animale dans la Mer Noire // Bul. Inst. Oceanogr. (de Monaco). 1946. N° 903. P. 1-43. 27. Smurov A. O. On the methods for salinity tolerance estimation of ciliates // Protistology. 2000. Vol. 1. P. 123-131. 28. Smurov A. O., Fokin S. I. Resistance of *Paramecium* species (Ciliophora, Peniculia) to salinity of environment // Protistology. 1999. Vol. 1. P. 43-45. 29. Smurov A. O., Fokin S. I. Use of salinity tolerance data for investigation of phylogeny of *Paramecium* (Ciliophora, Peniculia) // Protistology. 2001. Vol. 2. P. 130-138.

Статья поступила в редакцию 6 апреля 2006 г.