Труды Зоологического института РАН
Приложение № 3, 2013, с. 201–206

УДК 594.32+591.157

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СОЛЁНОСТНОЙ АДАПТАЦИИ БЕЛОМОРСКИХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ *HYDROBIA ULVAE* (PENNANT, 1777) И *LITTORINA OBTUSATA* (LINNAEUS, 1758)

А.О. Смуров и А.Ю. Комендантов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: alexsmurov112004@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Во всем диапазоне потенциальной соленостной толерантности беломорских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777) и *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) изучена продолжительность акклимации к экспериментальным значениям солености в зависимости от первоначальной солености акклимации. В качестве исследуемой функции организма выбрана активность моллюсков, и полученные данные использованы для построения соленостных толерантных полигонов и оценки потенциальных соленостных диапазонов. Для описания процесса адаптации предложена оригинальная математическая модель. Показано, что время адаптации моллюсков к соленостям, близким к границам потенциального толерантного диапазона, невелико и составляет 1–3 дня при акклимации к высоким соленостям и 3–5 дней при акклимации к низким соленостям.

Ключевые слова: *Hydrobia ulvae, Littorina obtusata*, потенциальная толерантность, толерантный полигон, солёность, модель, продолжительность адаптации

DURATION OF THE SALINITY ADAPTATION OF *HYDROBIA ULVAE* (PENNANT, 1777) AND *LITTORINA OBTUSATA* (LINNAEUS, 1758)

A.O. Smurov and A.Ju. Komendantov

Zoological institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034, Staint Petersburg, Russia; e-mail: alexsmurov112004@mail.ru

ABSTRACT

In the whole range of potential salinity tolerance of littoral bivalve mollusks *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777) and *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) from the White Sea it was studied duration of acclimation to experimental values of salinity subject to initial acclimation salinity. As studied function of organism it was chosen activity of mollusks. Obtained data was used in order to make salinity tolerant polygons and to evaluate potential salinity ranges. Ion order to describe process of adaptation it was proposed original mathematical model. It is shown that time of mollusks adaptation to salinities close to the limits of potential tolerant range is short and is 1–3 days for acclimation to high salinity and is 3–5 days for acclimation to low salinity.

Key words: *Hydrobia ulvae, Littorina obtusata*, potential tolerance, tolerance polygon, salinity, mathemtical simulation of the salinity adaptation, duration of the salinity adaptaion

ВВЕДЕНИЕ

Продолжительность акклимации в зависимости от силы воздействия фактора была исследована в 1970-е годы на беломорском моллюске *Hydrobia ulvae* (Бергер, 1976; Кондратенков, 1976). В этих экспериментах гидробий, акклимированных к типичной солености поверхностного слоя воды Белого моря (23–26‰), переносили в более высокую (или низкую) соленость в пределах толерантного диапазона и тестировали их активность (Кондратенков, 1976; Бергер, 1976). Акклимация считалась завершенной, когда 50% (Бергер, 1976) или 100% (Кондратенков, 1976) моллюсков становились активными. Эти эксперименты показали, что длительность акклимации гидробий в различных соленостях не одинакова: она тем больше, чем сильнее новая соленость акклимации отличается от исходной. Этот вывод, полученный в исследованиях обоих авторов, породил два вопроса.

Во-первых, возможно ли выразить формулой зависимость между временем адаптации к измененной солености и тем, насколько эта соленость отличается от величины исходной солености акклимации? Во-вторых, сохранится ли обнаруженная указанными авторами закономерность – увеличение длительности процесса акклимации в результате увеличения разности между значениями солености, к которой были акклимированы моллюски и значением солености, в которую переносят животных, если проводить опыты с моллюсками, акклимированными к разным соленостям?

Решить эти проблемы можно, построив соленостный толерантный полигон, который показывает пределы адаптации вида и математическую модель, связывающую величину солености переноса и время адаптации внутри полигона. Эти соображения определили цель нашего исследования – оценить продолжительность адаптации организмов к изменению солености среды как функцию от первоначального значения солености акклимации во всем диапазоне потенциальной соленостной толерантности видов беломорских моллюсков *H. ulvae* и *Littorina obtusata*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа была выполнена в июне–августе 2005–2006 гг. на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН. Оба вида моллюсков, стандартизованные по размеру (возраст 2+), были собраны в бухте Круглой Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря с песчаной литорали и зарослей фукоидов. Сразу после сбора животные были помещены в аквариумы с аэрируемой морской водой соленостью 26‰, которые располагались в изотермической комнате при температуре 10±1 °С. Воду меняли ежесуточно. Во всех длительных (более суток) опытах *H. ulvae* кормили взвесью растертой кладофоры, а *L. obtusata* – кусочками таллома фукоидов.

Для оценки тестируемой функции организма для *H. ulvae* была выбрана доля моллюсков с открытой крышечкой, для *L. obtusata* – доля моллюсков, прикрепившихся к субстрату. Перед серией опытов по исследованию продолжительности адаптации определяли толерантные диапазоны моллюсков для каждого значения солености акклимации согласно принятой методике – подсчитывали процент активных животных или животных с открытой крышечкой в тестовых соленостях через 2 часа после переноса. Значение тестовой солености считалось принадлежащим толерантному диапазону, если активность демонстрировали 100% моллюсков (Бергер, Горбушин, 2001). В каждом опыте использовали 95–140 особей. Если в процессе опыта животные погибали (в низких и высоких тестовых соленостях), то подсчитывали долю активных организмов от оставшихся в живых.

Для оценки верхней и нижней границы толерантности по показателю активности *H. ulvae* были использованы животные, акклимированные к солености 6, 12, 26, 40, 50, 60 и 70‰. Полученные данные использованы для построения соленостного толерантного полигона. При исследовании времени адаптации моллюсков, акклимированных к 6, 12, 26, 40, 50 и 60‰, переносили в ряд тестовых соленостей. Для аналогичных оценок верхней и нижней границы толерантности были использованы *L. obtusata*, акклимированные к солености 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 и 50‰. На основании полученных данных были построены соленостные толерантные полигоны. Адаптацию считали завершенной в случае, если 95 моллюсков из 100, участвовавших в опыте, открывали крышечку.

Для описания процесса адаптации нами предложена модель, связывающая величину солености переноса и время адаптации. Она соответствует следующей формуле:

$$t = a \cdot ch[\sqrt{S_t} + b] + c, \quad t \geq 0,$$

где t – время адаптации; a, b, c — коэффициенты, ch – гиперболический косинус (рис. 1).

Коэффициенты и их ошибки определяли методом наименьших квадратов. Для оценки степени соответствия предложенных моделей экспериментальным данным был использован коэффициент корреляции Пирсона. Необходимые расчеты проводили с помощью программы STATISTICA 7.0 для WINDOWS.

Для оценки времени завершения адаптации моллюсков во всем диапазоне потенциальной соленостной толерантности были использованы как реальные данные, так и данные, полученные путем расчетов по модели.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные по толерантным границам были использованы для построения толерантных полигонов, которые имеют форму, типичную для температурных и соленостных полигонов, близкую к шестиугольной (рис. 2, 3).

Предложенная нами модель оказалась пригодной как для описания процесса адаптации *H. ulvae*, так и для оценки времени адаптации *L. obtusata* при всех соленостях акклимации. Коэффициенты корреляции теоретических данных с опытными оказались высокими (0.90–0.98) и достоверными (p<0.05).

Нами было рассчитано время завершения адаптации гидробии во всем диапазоне соленостной потенциальной толерантности вида (см. рис. 2). Данные на этом рисунке ограничены толерантным полигоном, построенным ранее для данных по смертности моллюсков. Время завершения адаптации у гидробии, адаптированной к соленостям, близким к границам потенциального толерантного диапазона, невелико: 1–3 дня при акклимации к высоким соленостям и 3–5 дней при акклимации к низким соленостям. Время адаптации к высоким соленостям максимально у моллюсков, акклимированных к 10–29‰, а при

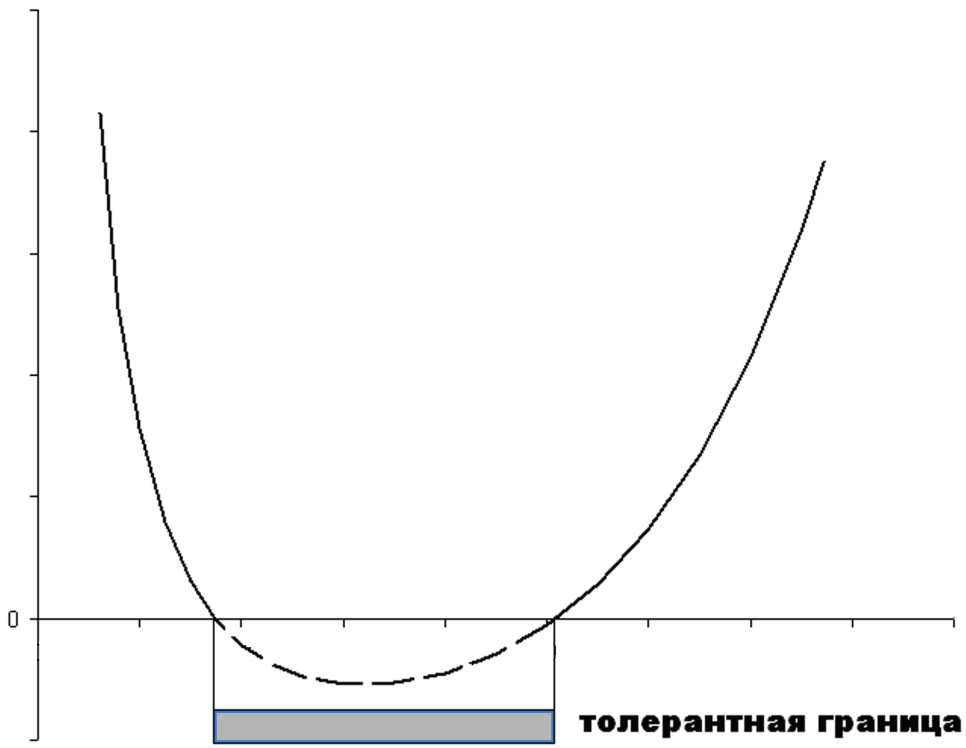

Рис. 1. Графическое представление модели соленостной адаптации. *По оси абсцисс* – тестовая соленость, ‰; *по оси ординат* – время адаптации, сут.

Fig. 1. Graph of salinity adaptation function. On an axis abscissa – test salinity, ‰; on an axis ordinate – time of adaptation, day.

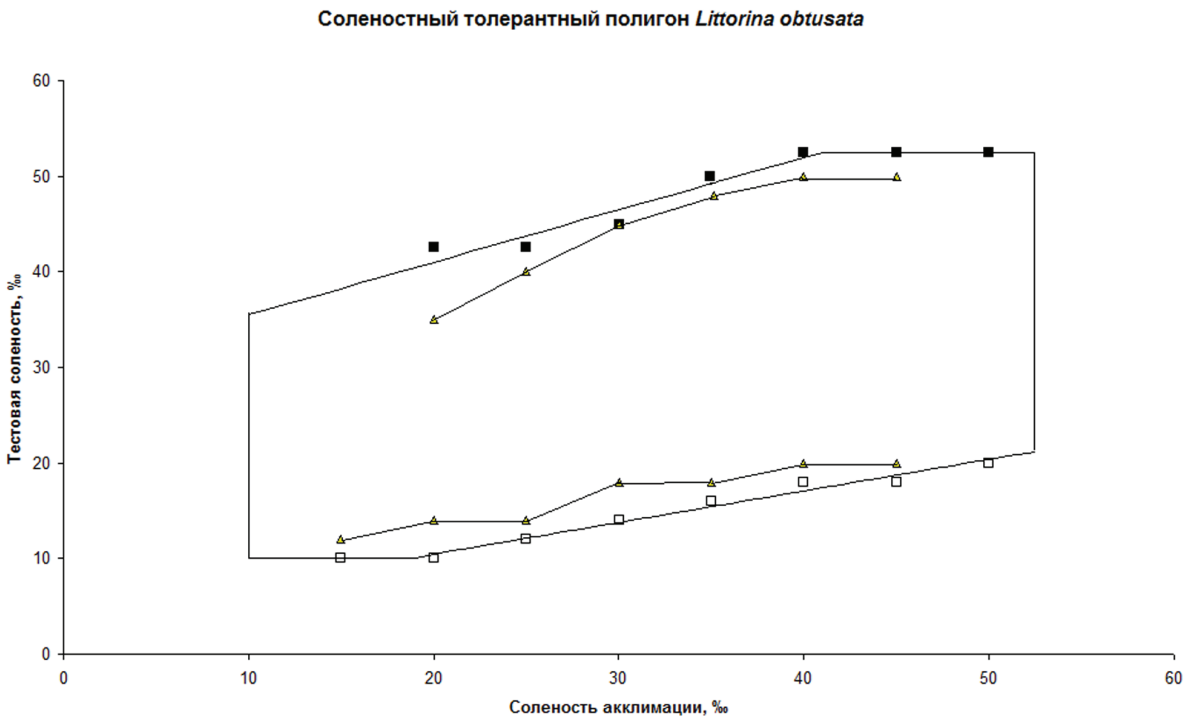

Рис. 2. Соленостный толерантный полигон *H. ulvae* и время ее адаптации. *По оси абсцисс* – тестовая соленость, ‰; *по оси ординат* – время адаптации, сут. *Числа внутри полигона* соответствуют времени адаптации, день.

Fig. 2. Salinity tolerance polygon of *H. ulvae*. On an axis abscissa – test salinity, ‰; on an axis ordinate – time of adaptation, day. *On an axis abscissa* – test salinity, ‰; *on an axis ordinate* – time of adaptation, day. *Values within polygon area* corresponding to adaptation time, days.

адаптации к низким соленостям – у моллюсков, акклимированных к 10–40‰, и составляет иногда более 12 дней. Границы полигона отражают солености, в которых погибает часть моллюсков. Некоторые из остальных моллюсков могут выжить и, соответственно, адаптироваться, однако время адаптации будет большим, чем это указано для области полигона.

В наших опытах *L. obtusata* выживали в диапазоне потенциальной толерантности от 10‰ до 52.5‰. Для этого вида толерантный диапазон, определенный по смертности, практически совпадает с полигоном, определенным по активности моллюсков (см. рис. 3).

В целом срок адаптации для литторин не превышал 4 суток. При больших временных интервалах адаптации часть или все моллюски погибали. По-видимому, данный результат связан с тем, что толерантная граница, определенная по активности моллюсков, очень близка к таковой, определенной по показателю смертности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полностью акклимированный моллюск должен вести «нормальный образ жизни», т.е. питаться и обладать способностью двигаться. Вероятнее всего, открывание крышечки – это первая стадия адаптации. Затем, когда восстанавливается тонус мышц, моллюск приобретает способность прикрепляться и передвигаться. Наши опыты показали, что после открытия крышечки моллюск не обязательно доживает до момента «начала движения»; открытие крышечки происходит и в летальных соленостях. По-видимому, используя такой функциональный параметр, как открытая (или закрытая) крышечка моллюска (как мы поступили с *H. ulvae*), тестируется, скорее, способность к осморецепции, регулирующей замыкание раковины, а не акклимация организма.

Из многочисленных литературных данных известно, что процесс адаптации, если время эксперимента значительно, идет и при летальных

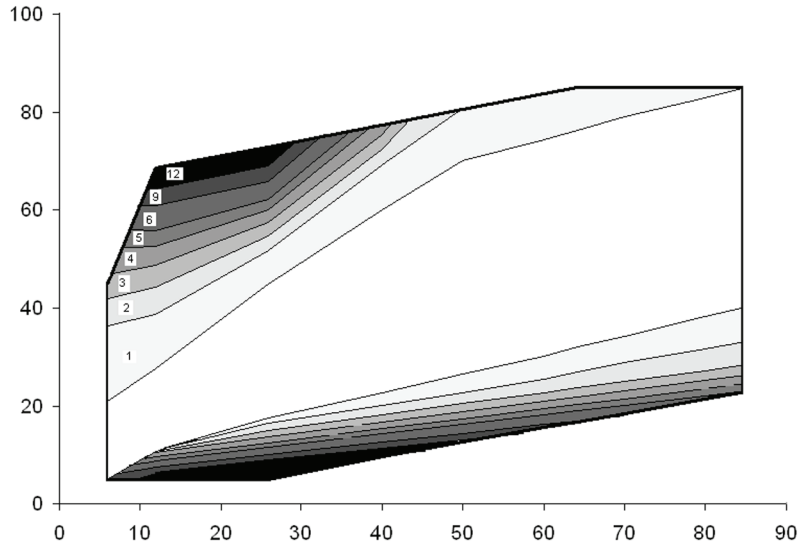

Рис. 3. Соленостный толерантный полигон *L. obtusata* и время ее адаптации. *По оси абсцисс* – тестовая соленость, ‰; *по оси ординат* – время адаптации, сут. *Линия внутри полигона* соответствует толерантной границе.

Fig. 3. Salinity tolerance polygon of *L. obtusata*. *On an axis abscissa* – test salinity, ‰; *on an axis ordinate* – time of adaptation, day. *Line within polygon area* corresponding to tolerant boundaries.

значениях фактора (обзор Alderdice, 1971). Соответственно, можно утверждать, что процессы, обеспечивающие устойчивость организма к действию летальных факторов, и механизмы, связанные с адаптацией функции, могут не совпадать. Наши результаты служат подтверждением этого положения.

Расчеты по предложенной нами модели хорошо соответствуют данным опытов как для моллюсков, у которых оценивали долю экземпляров с открытой крышечкой, так и для тех, где оценивали долю экземпляров, прикрепившихся к субстрату.

Модель, связывающая величину солености переноса и время адаптации, имеет две особенности. Во-первых, для описания процесса адаптации к изменению солености надо рассчитывать лишь одно уравнение. Во-вторых, время адаптации в областях солености, близкой к толерантной границе, остается конечным. Последнее положение хорошо согласуется с современными представлениями об адаптации (Хлебович, 1981; Бергер, 1986).

Модель дает еще одну интересную возможность – оценивать толерантный диапазон по показателю активности. Точки, где функция равна «2 ч», практически совпадают с полученными нами толерантными диапазонами; коэффициенты корреляции – 0.97 для верхней границы ($p<0.05$) и 0.95 для нижней границы ($p<0.05$).

При величинах солености акклимации 14–26‰ время адаптации у *H. ulvae* к соленостям ниже толерантной границы, тестируемой по активности, увеличивается примерно на сутки с понижением тестовой солености на 1‰. Время, которое проходит до начала гибели моллюсков в низких соленостях (около 2 недель), приблизительно совпадает с продолжительностью максимального поверхностного весеннего распреснения на Белом море (Бабков, 1982). Таким образом, увеличение времени адаптации к понижению солености морской воды в сущности представляет собой реакцию изоляции от влияния окружающей среды.

Предложенная нами модель также хорошо описывает продолжительность адаптации *L. obtusata* к изменению солености среды. Оценки времени адаптации этого вида согласно предложенной модели оказались пригодными для оценки времени адаптации при всех соленостях акклимации.

В целом срок адаптации для литторин не превышал 4 суток. При больших временных интервалах адаптации часть или все моллюски погибали. По-видимому, данный результат связан с тем, что толерантная граница, определенная по активности моллюсков, очень близка к таковой, определенной по показателю смертности.

Полученные нами результаты для *L. obtusata* сильно отличаются от аналогичных результатов для *H. ulvae*. У этого вида при соленостях акклимации 10–35‰ толерантный диапазон активности значительно отличается от диапазонов смертности, а также время адаптации может превышать 2 недели.

ЛИТЕРАТУРА

Бабков А.И. 1982. Краткая гидрологическая характеристика губы Чупа Белого моря.// Экологические исследования перспективных объектов марикультуры фауны Белого моря. – Л. С. 3–24.

Бергер В.Я. 1976. О приспособлении к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков // Соленостные адаптации водных организмов. Исследование фауны морей. Т. 17. С. 59–111.

Бергер В.Я. 1986. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды // Исследование фауны морей. Т. 32. Вып. 40. – Л: Наука. 214 с.

Бергер В.Я., Горбушин А.М. 2001. Толерантность и резистентность брюхоногих моллюсков *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* из Белого моря к абиотическим факторам среды // Биология моря, Т. 27. № 5. С. 357–362.

Кондратенков А.П. 1976. Анализ межпопуляционных различий *Hydrobia ulvae* (Gastropoda) методом ступенчатой акклимации // Соленостные адаптации водных организмов. Исследование фауны морей. Т. 17. С. 124–131.

Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. – Л.: Наука. 136 с.

Alderdice D.F. 1971. Factor combinations // Ed. O. Kinne. Marine Ecology. Vol. 1. Environmental factors. Part 3. Wiley-Interscience, London. P. 1659–1722.