



УДК 574.2+57.033

ИССЛЕДОВАНИЕ СЕРДЕЧНОЙ РИТМИКИ ТРЕХ ВИДОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ (*MYTILUS EDULIS* L., *MODIOLUS MODIOLUS* L. И *HIATELLA ARCTICA* L.) ПРИ ИЗМЕНЕНИИ СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ

И.Н. Бахмет^{1*}, В.Я. Бергер², А.Ю. Комендантов², А.О. Смуров² и В.В. Халаман²

¹Институт биологии Карельского научного центра, ул. Пушкинская, 11, 198910, Петрозаводск, Россия;
e-mail: igor.bakhmet@gmail.com

²Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия

РЕЗЮМЕ

В статье проводится сравнительный анализ влияния изменения солёности среды на реакцию 3 видов двусторчатых моллюсков Белого моря – *Mytilus edulis*, 1758, *Modiolus modiolus*, 1758 и *Hiatella arctica*, 1767. Для отслеживания реакции животных впервые была применена регистрация сердечной активности животных. Использованы пять солёностей – 15, 20, 25, 30 и 35‰. Первоначальный ответ на изменение солёности выражался в снижении сердечной ритмики у всех видов тестируемых моллюсков, за исключением *M. modiolus*. У этого вида при повышении солёности наблюдался достоверный рост сердечной активности. В течение 3–6 дней акклимации к новым условиям частота сердечных сокращений всех видов возвращалась к контрольным значениям. Смена солёности на первоначальную для отслеживания процесса деакклимации привела к резкому росту сердечной активности. В то же время у модиолусов, находившихся при повышенной солёности, была отмечена брадикардия. Результаты исследования обсуждаются с позиций эволюционной истории видов.

Ключевые слова: акклимация, деакклимация, сердечная активность, солёность, Bivalvia

INVESTIGATION OF THE CARDIAC ACTIVITY OF THREE SPECIES OF BIVALVIA (*MYTILUS EDULIS* L., *MODIOLUS MODIOLUS* L. AND *HIATELLA ARCTICA* L.) UNDER SALINITY CHANGES

I.N. Bakhmet¹, V.Ja. Berger², A.J. Komendantov², A.O. Smurov² and V.V. Khalaman²

¹Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaia Str. 11, 198910 Petrozavodsk, Russia, 198910; e-mail: igor.bakhmet@gmail.com

²Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaia Emb., 1, 199034 Saint Petersburg, Russia

ABSTRACT

In the manuscript the comparative analysis of three species of Bivalvia – *Mytilus edulis*, 1758, *Modiolus modiolus*, 1758 and *Hiatella arctica*, 1767 – under salinity changes was carried out. For the first time the registration of mussels cardiac activity to trace the reaction of organism was applied. Five types of salinity – 15, 20, 25, 30 and 35‰ – were used. The initial response to salinity change was a significant heart rate reduction with the exception of *M. modiolus*. In this species the increased cardiac activity was shown at high salinities. Change of salinity to the initial level to track the process of reacclimation led to sharp increase of cardiac activity. At the same time in *M. modiolus* the prominent bradycardia was marked. The results of investigations are discussed with respect to evolutionary history of the species.

Key words: acclimation, reacclimation, cardiac activity, salinity, Bivalvia

ВВЕДЕНИЕ

Многие виды морских моллюсков выработали в процессе эволюции механизмы, позволяющие им выживать в достаточно широких границах солености (Kinne 1967; Neufeld and Wright 1998). В первую очередь это характерно для литоральных животных, которые смогли заселить многие солоноватоводные водоемы и эстуарии рек (Хлебович 1974; Бергер 1986). Литоральные моллюски, независимо от того, обитают ли они на твердых субстратах как *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 или в мягком грунте (*Mya arenaria* Linnaeus, 1758) способны в течение двух недель выдерживать понижение солености до 0‰ (Хлебович и др. 1981).

Моллюски верхней сублиторали, например, *Modiolus modiolus* Linnaeus, 1758 и *Hiatella arctica* Linnaeus, 1767, живут при относительно постоянной солености 24–26‰ (Наумов 2006). Нами был проведен эксперимент по сравнению влияния воды различной солености на физиологическое состояние беломорских двустворчатых моллюсков из литоральной *M. edulis* и сублиторальной зон обитания – *M. modiolus* и *H. arctica*.

Для оценки физиологического состояния была использована методика регистрации сердечной активности моллюсков. Многочисленными работами была показана достоверная зависимость изменения сердечной ритмики морских беспозвоночных от воздействия самых различных факторов: температуры (Samach et al., 2006); содержания кислорода (DePirro et al., 1999); питания (Santini et al., 1999) и т.п. Работ по изучению влияния солености на сердечную ритмику сравнительно немного (Braby and Somero 2006).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены на Беломорской биологической станции ЗИН РАН «Картеш». Моллюски *H. arctica* (длина раковины 22–29 мм) и *M. edulis* (длина раковины 54–58 мм) были собраны с обрастаний искусственных субстратов, а *M. modiolus* (длина раковины 60–75 мм) были собраны на глубине 5–10 м легководолазным методом. После очистки раковин моллюсков от эпибионтов к створкам были приклеены датчики в районе расположения перикарда. Затем животные были помещены в изотермическую комнату в

аквариумы объемом 20 л при температуре 10 °С и солености, характерной для поверхностных вод Белого моря (25‰).

В экспериментах с *M. edulis* моллюсков пересаживали в воду соленостью 15‰. Для *M. modiolus* и *H. arctica* применяли морскую воду соленостью 15, 20, 30 и 35‰. Для каждого вида часть животных служила контролем. Соленость воды, в которой содержали этих особей, не меняли. После смены солености сердечную активность моллюсков отслеживали в течение 9 дней. Затем для регистрации процесса деакклимации соленость во всех экспериментальных аквариумах меняли на первоначальную (25‰), и наблюдения продолжали в течение последующих 4 дней.

Сердечную активность измеряли по методу Депледжа и Андерсена (Depledge, Andersen, 1990). Сердечный ритм оценивали как количество сокращений в минуту (ударов/мин). Частоту сердечных сокращений (ЧСС) контрольных моллюсков брали за 100%, а у экспериментальных нормировали по отношению к контролю. Для сравнения значений ЧСС животных различных групп использовался критерий Колмогорова-Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средние показатели сердечной активности моллюсков до начала эксперимента представлены в таблице. ЧСС *M. modiolus* была достоверно ниже, чем у *H. arctica* и *M. edulis*.

При изменении солености сердечная активность мидий за 12 ч понижалась до 20% от контроля с последующим возвратом в течение 5 дней к прежним значениям. В процессе деакклимации первоначально было отмечено повышение ЧСС выше контрольных показателей в первый день с возвратом к исходному уровню на 4 день (рис. 1).

В эксперименте с *M. modiolus* и *H. arctica* изменение солености приводило к достоверному понижению ЧСС в первый день экспозиции во всех экспериментальных группах, однако у *M. modiolus*, перемещенных в воду соленостью 30 и 35‰, наблюдалась тахикардия (рис. 2, 3). В среде соленостью 30‰ сердечная активность достоверно возрастала через сутки после смены солености. В воде соленостью 35‰ повышение ЧСС происходило сразу после воздействия. В дальнейшем у моллюсков наблюдался возврат сердечной ритмики к контрольному уровню. У *H. arctica* во

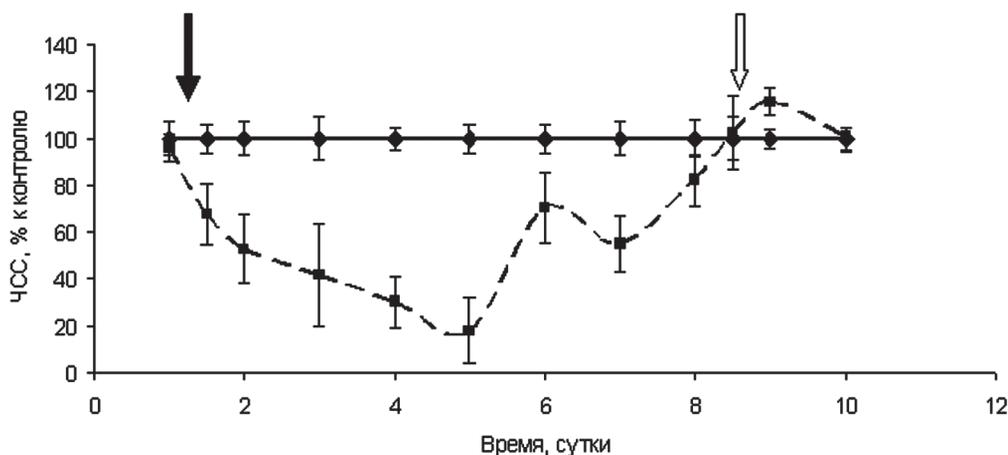


Рис. 1. Изменение ЧСС *Mytilus edulis* L. по отношению к контролю (25 промилле) при воздействии солености 15 промилле (черной стрелкой указано время воздействия пониженной солености; белой стрелкой – время переноса животных в первоначальную соленость).

Fig. 1. Change in the heart rate of *Mytilus edulis* L. relative to the control (25 promiles) at salinities of 15 promiles (black arrow points to a time of start of salinity changes; white arrow – return of the animals to the initial salinity level).

всех экспериментальных группах этот процесс завершался на 4–5 сутки после воздействия. У *M. modiolus*, находившихся в воде соленостью 15‰, нормализация сердечной деятельности при акклимации происходила на 6 сутки; у особей, содержащихся при солености 20‰, на четвертый, а при 30 и 35‰ – на третий день опыта (рис. 2, 3).

При возврате животных в первоначальную соленость изменения ЧСС моллюсков были самыми различными. Достоверный рост ЧСС наблюдался у *H. arctica*, помещенных в воду соленостью 15 и 20‰, и у *M. modiolus*, акклимированных к солености 15‰. Не было отмечено выраженных изменений ЧСС для *H. arctica* при солености 30 и 35‰ и для *M. modiolus*, акклимированных к солености 20‰. Понижение активности было зарегистрировано у *M. modiolus*, содержащихся при солености 30 и 35‰.

ОБСУЖДЕНИЕ

Понижение сердечной активности в результате резкого изменения параметров окружающей среды является закономерным ответом животных и отмечено при воздействии самых различных факторов (Shumway and Youngson, 1979; Santini et al., 1999; Rovero et al., 1999 и др.). Наряду с этим происходит процесс адаптации к изменившимся условиям, что требует определенного времени (Хлебович, 1981; Бергер, 1986). Изменение сердечной активности *M. edulis* полностью соответствует вышеуказанному процессу: первоначальное резкое падение ЧСС при понижении солености сменяется постепенным повышением вплоть до контрольного уровня. Рост ЧСС в процессе деакклимации также достаточно точно от-

Таблица. Средние показатели сердечной активности моллюсков до воздействия.

Вид моллюска	<i>Mytilus edulis</i>		<i>Hiatella arctica</i>		<i>Modiolus modiolus</i>	
	ЧСС, уд/мин	Амплитуда, В	ЧСС, уд/мин	Амплитуда, В	ЧСС, уд/мин	Амплитуда, В
Среднее	14.34	1.77	12.12	0.16	9.58	0.86
Стандартное отклонение	1.16	0.98	0.92	0.06	0.95	0.66

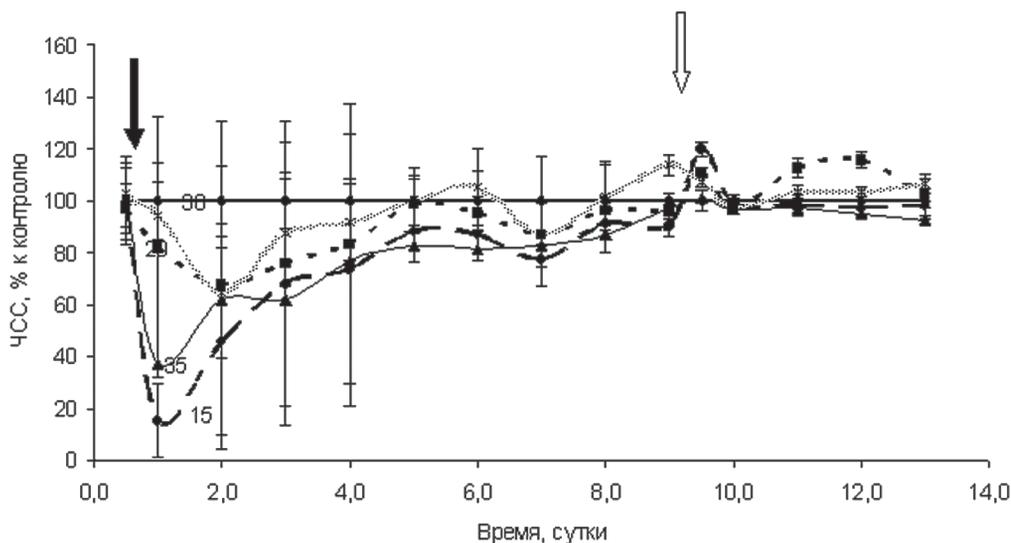


Рис. 2. Изменение ЧСС *Hiatella arctica* L. по отношению к контролю (25 промилле) при воздействии солёности 15, 20, 30 и 35 промилле (чёрной стрелкой указано время воздействия пониженной солёности; белой стрелкой – время переноса животных в первоначальную солёность).

Fig. 2. Change in the heart rate of *Hiatella arctica* L. relative to the control at salinities of 15, 20, 30 and 35 promilles (black arrow points to a time of start of salinity changes; white arrow – return of the animals to the initial salinity level).

ражает метаболические процессы, происходящие в организме (Бергер, 1986). В течение адаптации функциональная активность организма животных возвращается к первоначальному или новому стабильному уровню (Хлебович, 1981; Бергер, 1986). Таким образом, достигается компенсация воздействия фактора адаптационными механизмами. В момент переноса моллюсков в первоначальную солёность убирается фактор, ранее подавлявший функциональную активность. Соответственно, организм отвечает резким ростом уровня потребления кислорода, локомоторной активности и т.п. вследствие инерционности адаптационных механизмов (Бергер 1986; Berger and Kharazova 1997). Сходные результаты были получены для беломорских организмов использованием других методик (Хлебович, 1981; Бергер, 1986).

Стоит отметить, что возврат сердечной ритмики *H. arctica* к изначальному уровню при изменении солёности подтверждает способность к акклимации данного вида к диапазону в 15–35‰, что было установлено ранее с использованием других методик (Филиппов и др., 2003). Напротив, границы солёности, показанные в более ранних исследованиях для *M. modiolus*, отличаются

от наших результатов. К примеру, было отмечено, что закрытие створок раковин происходит уже при 20–22‰, а границы толерантного диапазона не превышают 27–41‰ (Pierce, 1970; Shumway and Youngson, 1979). Более того, *M. modiolus* атлантического побережья Северной Америки не выживал более трех дней при солёности 17–18‰ (Shumway, 1977). В нашем же эксперименте нижняя граница солёности, к которой успешно акклимировался *M. modiolus*, была 15‰. Причина расширения солёностного толерантного диапазона заключается, по-видимому, в долговременной адаптации и эволюционной истории данного вида моллюсков. Во время проникновения *M. modiolus* в Белое море (около 4000 лет назад) солёность воды в данном водоеме составляла около 30‰ (Наумов, 2006). Постепенное снижение солёности к современному уровню в 24–26‰ позволило моллюску, по-видимому, выработать механизмы адаптации к новым условиям.

Наиболее интересная реакция сердечной системы *M. modiolus* наблюдалась при повышенных солёностях, а именно – рост ЧСС при 30 и 35‰. При сходных условиях у других видов беломорских моллюсков – *Coryphella rufibranchialis*

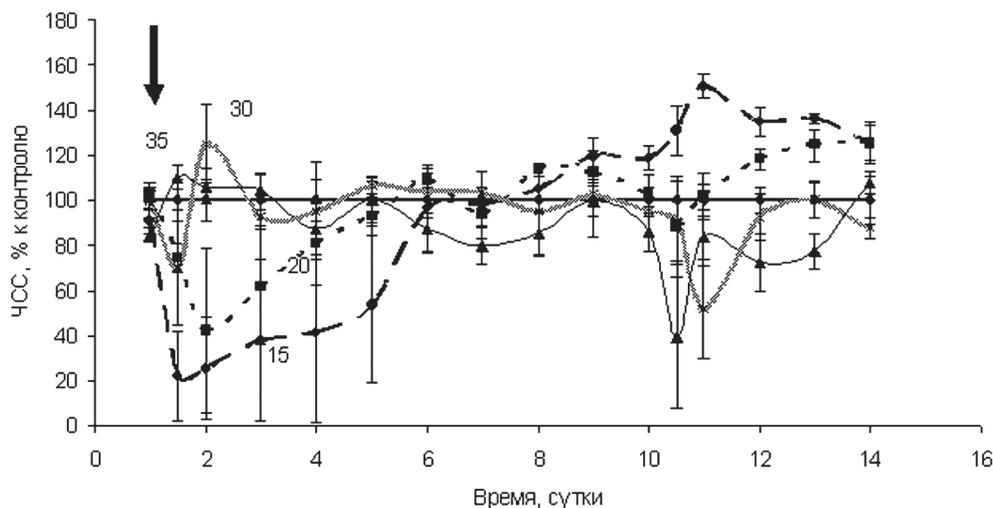


Рис. 3. Изменение ЧСС *Modiolus modiolus* L. по отношению к контролю (25 промилле) при воздействии солености 15, 20, 30 и 35 промилле (черной стрелкой указано время воздействия пониженной солености; белой стрелкой – время переноса животных в первоначальную соленость).

Fig. 3. Change in the heart rate of *Modiolus modiolus* L. relative to the control at salinities of 15, 20, 30 and 35 promiles (black arrow points to a time of start of salinity changes; white arrow – return of the animals to the initial salinity level).

Johnston, 1832, *Hydrobia ulvae* Pennant, 1777 и *M. edulis* – напротив, наблюдалось снижение уровня потребления кислорода (Кондратенков, Хлебович, 1980; Харазова, Ростова, 1976; Berger, 2005). Можно предположить, что повышенная соленость более комфортна для *M. modiolus*, чем типичная беломорская соленость в 25‰. Это допущение основывается на пониженной дисперсии ЧСС при воздействии повышенной солености по сравнению с другими экспериментальными группами. Известно, что стрессовое воздействие ведет к повышению внутригрупповой вариабельности самых различных показателей (Graham et al., 1993; Leung and Forbes, 1996; Sukhotin et al., 2003). Еще одним доказательством предположения о более комфортных условиях повышенной солености может служить изменение сердечной активности *M. modiolus* в процессе деакклимации. В экспериментальных группах с пониженной соленостью как у *H. arctica*, так и у *M. modiolus* при возврате животных в прежнюю соленость наблюдалась характерная картина повышения сердечной активности. Напротив, у *M. modiolus*, акклиматизированных к повышенной по сравнению с исходной солености, при возврате к прежним условиям было отмечено достоверное

повышение ЧСС. Данный ответ сердечной системы выглядит как процесс типичной акклимации к новым условиям.

Причина подобной реакции *M. modiolus* на повышенную соленость и отсутствие ее у *H. arctica* пока неизвестна. Одно из возможных объяснений заключается в эволюционной истории видов. Палеонтологические исследования показали, что *M. modiolus* проник в Белое море около 4000 лет назад, т.е. в субатлантическое время. *H. arctica* же появилась в данном водоеме намного раньше – около 6000–7000 лет назад (позднее пребореальное время) (Говберг, 1960; Наумов, 2006). Закономерно предположить, что 4000 лет оказалось недостаточно для потери «генетической памяти» *M. modiolus* о первоначальной среде обитания, однако это предположение требует дальнейшей проверки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят коллектив Беломорской биологической станции ЗИН РАН «Каргеш» за содействие в работе. Исследование было поддержано РФФИ (№ 04-04-49801-а).

ЛИТЕРАТУРА

- Бергер В.Я.** 1986. Адаптации морских моллюсков к изменению солености salinity changes. Ленинград: Наука, 214 с.
- Говберг Л.И.** 1960. Распределение моллюсков в осадочных породах Онежского залива. *Океанология*, **8**: 666–679.
- Наумов А.Д.** 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. С.-Петербург: ЗИН РАН, 367 с.
- Федяков В.В.** 1988. Двустворчатые моллюски Сосновостровского района (Белое море, Кандалакшский залив). // **А.Н. Голиков** (ред.) Экосистемы бентоса юго-восточной части Кандалакшского залива и прилегающих вод Белого моря. *Исследование фауны морей*. **38**(46): 142–162.
- Филиппов А.А., Комендантов А.Ю., Халаман В.В.** 2003. Соленостная толерантность беломорского моллюска *Hiatella arctica* (Bivalvia, Heterodonta). *Зоологический журнал*, **82**: 913–918.
- Хлебович В.В.** 1974. Критическая соленость биологических процессов. Наука: Ленинград, 236 с.
- Хлебович В.В.,** 1981. Акклимация животных организмов. Наука: Ленинград, 136 с.
- Хлебович В.В., Яковишина Л.А., Комендантов А.Ю.** 1981. Изменение содержания электролитов в мантийной жидкости и гемолимфе беломорской мидии при длительном опреснении внешней среды. *Биология моря*, **2**: 86–89.
- Berger V.Ja. and Kharazova A.D.** 1997. Mechanisms of salinity adaptations in marine molluscs. *Hydrobiology*, **355**: 115–126.
- Berger V.Ja.** 2005. On the minimal terms of triggering the processes of phenotypic adaptation. *Doklady Biological Sciences*, **400**: 57–60.
- Braby C.E. and Somero G.N.** 2006. Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *Journal of Experimental Biology*, **209**: 2554–2566.
- Camacho J., Qadri S. A., Wang H. and Worden M.K.** 2006. Temperature acclimation alters cardiac performance in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Comparative Physiology, A* (192): 1327–1334.
- Depledge M.H. and Andersen B.B.** 1990. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **96**: 474–477.
- Gardner J.P.A. and Thompson R.J.** 2001. The effects of coastal and estuarine conditions on the physiology and survivorship of the mussels *Mytilus edulis*, *M. trossulus* and their hybrids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **265** (2): 119–140.
- Graham J.H., Freeman D.C. and Emlen J.M.** 1993. Developmental stability: a sensitive indicator of populations under stress. In: Landis W.G., Hughes J.S., Lewis M.A. (eds) *Environmental Toxicology Risk Assessment ASTM*, Philadelphia: 137–168.
- Pirro M.D., Cannicci S. and Santini G.** 1999. A multifactorial experiment on heart rate variations in the intertidal crab *Pachygrapsus marmoratus*. *Marine Biology Research*, **135**(2): 341–345.
- Kinne O.** 1967. Physiology of estuarine organisms with special reference to salinity and temperature: general aspects. In: Lauff G.H. (eds), *Estuaries, American Association for the Advancement of Science*, Washington: 525–540.
- Leung B. and Forbes M.** 1996. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effect of trait type as revealed by meta-analysis. *Ecoscience*, **3**: 400–413.
- Neufeld D. and Wright S.** 1998. Effect of cyclical salinity changes on cell volume and function in *Geukensia demissa* gills. *Journal Experimental Biology* **201**: 1421–1431.
- Pierce S.K.** 1970. Water balance in the genus *Modiolus* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae): osmotic concentrations in changing salinities. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **36**: 521–533.
- Rovero F., Hughes R.N. and Chelazzi G.** 1999. Cardiac and behavioural responses of mussels to risk of predation by dogwhelks. *Animal Behaviour*, **58**(4): 707–714.
- Santini G., De Pirro M. and Chelazzi G.** 1999. In situ and laboratory assessment of heart rate in a Mediterranean limpet using a noninvasive technique. *Physiology and Biochemistry of Zoology*, **72**: 198–204.
- Shumway S.E.** 1977. Effect of salinity fluctuation on the osmotic pressure and Na⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ ion concentrations in the hemolymph of bivalve molluscs. *Journal Marine Biology*, **41**: 153–177.
- Shumway S.E. and Youngson A.** 1979. The effects of fluctuating salinity on the physiology of *Modiolus demissus* (Dillwyn *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **40**: 167–181.
- Sukhotin A.A., Lajus D.L. and Lesin P.A.** 2003. Influence of age and size on pumping activity and stress resistance in the marine bivalve *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **284**: 129–144.