Труды Зоологического института РАН
Приложение № 3, 2013, с. 144–150

УДК 574.24+595.771/772

СОЛЕНОСТНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ЛИЧИНОК ВИДОВ ДВОЙНИКОВ – *CHIRONOMUS BALATONICUS* DÉVAI ET AL. И *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (L.) (DIPTERA: CHIRONOMIDAE)

М.Ф. Маркиянова* и Е.Е. Ежова

Атлантическое отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, пр. Мира 1, 236022 Калининград, Россия; e-mail: markiyanovamarina@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Исследована соленостная резистентность видов-двойников *Chironomus balatonicus* и *Chironomus plumosus*. Показано, что диапазон соленостной устойчивости *C. balatonicus* (1–8.7‰) значительно шире, чем *C. plumosus* (до 1.7‰). Таким образом, несмотря на филогенетическую близость, *C. balatonicus* – эвригалинный солоноватоводный вид пресноводного происхождения, способный обитать как в пресных, так и в солоноватых олигогалинных водах, в то время как *C. plumosus* – типично пресноводный, стеногалинный, способный кратковременно переносить повышение солености до 1–2‰.

Ключевые слова: виды-двойники, соленостная устойчивость, хирономиды

SALINITY RESISTANCE OF LARVAE OF SIBLING SPECIES – *CHIRONOMUS BALATONICUS* DÉVAI ET AL. AND *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (L.) (DIPTERA: CHIRONOMIDAE)

M.F. Markiyanova* and E.E. Ezhova

Atlantic Branch of the P.P. Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Pr. Mira 1, 236022 Kaliningrad, Russia; e-mail: markiyanovamarina@gmail.com

ABSTRACT

Salinity resistance of sibling species *Chironomus balatonicus* and *Chironomus plumosus* is investigated. It is shown, the range of salinity resistance of *C. balatonicus* (1–8.7‰) is much wider, than C. plumosus's one (up to 1.7‰). Thus, despite on phylogenetic proximity of both sibling species, *C. Balatonicus* is euryhalinous brackishwater species of freshwater origin, inhabiting fresh and brackish oligohalinous waters, when C. plumosus is stenohalinous, typically freshwater one and only shortly tolerates salinity 1–2‰.

Key words: sibling species, salinity resistance, chironomids

ВВЕДЕНИЕ

Комплексное исследование вида, включающее анализ большинства критериев, является необходимым для составления его полного диагноза. Если кариологически и цитогенетически виды-двойники *Chironomus balatonicus* и *Chironomus plumosus* изучены уже достаточно полно, то данных о влиянии на них отдельных экологических факторов, полученных в натурных и экспериментальных исследованиях, недостаточно. Вероятно, это обусловлено необходимостью применения кариологического метода для видовой идентификации личинок, который практически не ис-

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

пользуется в рутинных гидробиологических исследованиях. Ввиду того, что личинки хирономид обоих видов составляют основу кормовой базы бентосоядных рыб в балтийских лагунах, важно уметь прогнозировать количественное развитие и пространственное распределение их популяций в условиях меняющейся солености. Наличие сведений о соленостных реакциях этих видов также позволило бы расширить представление о роли экологических факторов в процессах дифференциации видов-двойников рода *Chironomus.*

Популяции *C. plumosus* и *C. balatonicus* часто обитают симпатрично (Белянина и Логинова, 1993; Маркиянова, 2001а). Показано, однако, что в российской части Куршского залива обитает только *C. plumosus,* а Вислинского залива – только *C. balatonicus* (Максимова 1980; Маркиянова 2001б). Данные заливы во многом сходны, но значительно различаются по гидрологическому режиму и распределению солености. Южная (российская) часть Куршского залива по уровню солености соответствует пресным водам (0.04–0.17‰). Вислинский залив относят к солоноватоводным, средняя соленость вод варьирует по районам от 1.82 до 5.04‰ (Суставов, 1985). Возможно, причиной наблюдаемого распределения личинок является различная устойчивость этих близких видов к солености.

Отсутствие личинок *C. balatonicus* в пресноводном Куршском заливе, а *C. plumosus* – в солоноватоводном Вислинском позволило предположить различную степень эвригалинности у этих двух видов. Целью работы было определение соленостной резистентности личинок видов-двойников *C. balatonicus* и *C. plumosus* и диапазона солености, благоприятного для их существования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В эксперименте использованы личинки IV возраста двух видов-двойников: *C. plumosus* (Куршский залив Балтийского моря, пруд «Школьный», г. Калининград) и *C. balatonicus* (Вислинский залив Балтийского моря). Сбор материал был произведен в период с августа 2007 г. по апрель 2008 г.

Собранных животных выдерживали в течение 1 суток в исходной воде для выбраковки поврежденных особей. Эксперименты проводили при температуре 21 ˚С и искусственном освещении. Исследовали влияние солености 0, 1, 2, 5, 8, 12 и 18‰. Для приготовления экспериментальных сред использовали дистиллированную воду и морскую соль «Red Sea Salt», в качестве пресной воды – отстоянную водопроводную. Продолжительность эксперимента – 10 суток. Личинок помещали в воду экспериментальной солености без предварительной акклимации к условиям эксперимента, содержали в чашках Петри без субстрата. Во всех опытах количество личинок в пробе составляло 10 экз. Личинок не кормили. Воду меняли ежедневно. Показания снимали раз в сутки, подсчитывая живых личинок в каждой пробе. Гибель личинки определяли по прекращению двигательных реакций в ответ на механическое раздражение (укол иголкой).

В ходе эксперимента использованы следующие показатели: время наступления гибели 100% личинок при различной солености (LT_{100}), время наступления гибели 50% личинок при различной солености (LT_{50}), соленость, при которой за фиксированный период наблюдений наступала гибель 50% личинок при (LD_{50}). Показатели LT_{50} и LD_{50} определяли на основании графика методом медиан. Выживаемость личинок (%) в воде разной солености определяли по следующей формуле:$N=N_1\times100\%/N_0$, где N_1 – количество личинок при данной экспозиции, N_0 – исходное количество личинок в начале эксперимента. Границей устойчивости личинок к воздействию солености считали то ее значение, при котором на пятые сутки экспозиции выживало не более 50% личинок (LD_{50}). Личинок видов-двойников отбирали из водоемов, в которых обитает лишь один из видов – *C. balatonicus* из солоноватоводного Вислинского залива, *C. plumosus* – из двух пресноводных водоемов. Создать экспериментальную выборку животных необходимого объема из одного водоема (виды *C. balatonicus* и *C. plumosus* могут обитать совместно) практически невозможно, так как нельзя провести прижизненную идентификацию вида. Для *C. balatonicus* эксперименты были проведены в двух повторностях, для *C. plumosus* – в пяти (две с личинками из Куршского залива и три – из пруда «Школьный»). Анализ выживаемости личинок *C. plumosus* разных популяций не показал наличия достоверных отличий между ними, и поэтому в данной работе они объединены. Результаты обрабатывали статистически с помощью стандартных программ (Microsoft Excel

97). Определяли среднее значение выживаемости для нескольких повторностей и доверительный интервал при 95% уровне вероятности, значение которого приведены на рисунках.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выживаемость личинок *C. plumosus* в пресной воде (0.1‰) достоверно выше, чем выживаемость *C. balatonicus* (рис. 1). Гибель 50% особей (LT_{50}) *C. plumosus* происходит на 7-е сутки, личинок *C. balatonicus* – в течение 4 суток (см. табл. 1).

В солоноватых средах (соленость 2, 5, 8, 12, 18‰) выживаемость личинок *C. balatonicus* всегда имела более высокие значения, чем у *C. plumosus* (рис. 2, 3, 4; табл.), хотя в воде с соленостью 2‰ различие было недостоверным. В среде соленостью 5 и 8‰ характер кривых у данных видов существенно различается: выживаемость *C. balatonicus* остается постоянной (100%) в течение

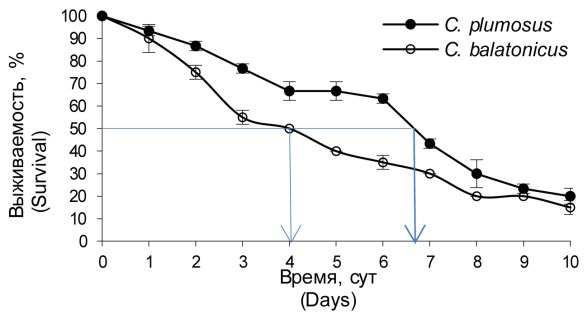


Рис. 1. Выживаемость личинок *C. plumosus* и *C. balatonicus* в среде соленостью 0,1‰. *Вертикальные стрелки* – LT_{50}. Здесь и далее: *вертикальные линии* – 95%-доверительный интервал.

Fig. 1. Survival of *C. plumosus* and *C. balatonicus* larvae in the experimental medium of 0,1‰. *Vertical arrows* – LT_{50}. Hereinafter: *vertical lines* – a range of 95 % confidence.

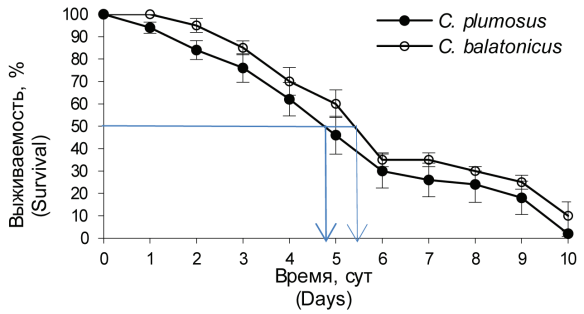


Рис. 2. Выживаемость личинок *C. plumosus* и *C. balatonicus* в среде соленостью 2‰. *Вертикальные стрелки* – LT_{50}.

Fig. 2. Survival of *C. plumosus* and *C. balatonicus* larvae in the experimental medium of 2‰. *Vertical arrows* – LT_{50}.

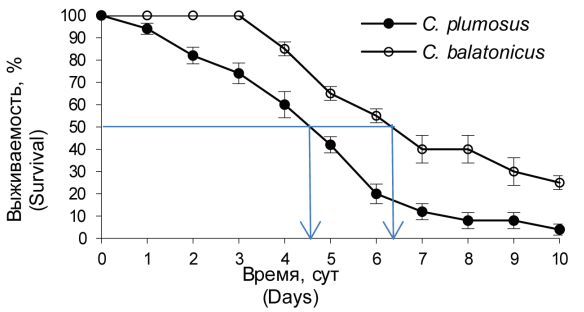


Рис. 3. Выживаемость личинок *C. plumosus* и *C. balatonicus* в среде соленостью 5‰. *Вертикальные стрелки* – LT_{50}.

Fig. 3. Survival of *C. plumosus* and *C. balatonicus* larvae in the experimental medium of 5‰. *Vertical arrows* – LT_{50}.

первых 2 или 3 суток, в зависимости от солености среды, затем плавно снижается. Выживаемость *C. plumosus* начинает падать сразу после начала опыта. Время гибели 50% особей (LT_{50}) при солености 2, 5 и 8‰ у *C. balatonicus* на 1–2 суток больше, чем у *C. plumosus* (см. табл.). В воде соленостью 12‰ личинки обоих видов полностью погибают в течение 5 суток (LT_{100}) (см. табл.). При воздействии

Таблица 1. Сроки гибели 50% (LT_{50})и 100% (LT_{100}) особей в средах различной солености и соленость (LD_{50}), при которой гибнут 50% личинок за 5 суток.

Table 1. Terms of death of 50% (LT_{50}) and 100% (LT_{100}) of individuals in environments of various salinity and salinity (LD_{50},) at which 50% of larvae in 5 days perish.

Вид (Species)	LT_{50}, (сут.) (days) при (at) 0,1‰	LT_{50}, (сут.) (days) при (at)2‰	LT_{50}, (сут.) (days) при (at) 5‰	LT_{50}, (сут.) (days) при (at) 8‰	LT_{100}, (сут.) (days) при (at) 12‰	LT_{100}, (сут.) (days) при (at) 18‰	LD_{50},‰ за 5 суток (in 5 days)
C. plumosus	7-е	5-е	5-е	4-е	5	2	1,7
C. balatonicus	4	6-е	7-е	6-е	5	4	1; 8,7

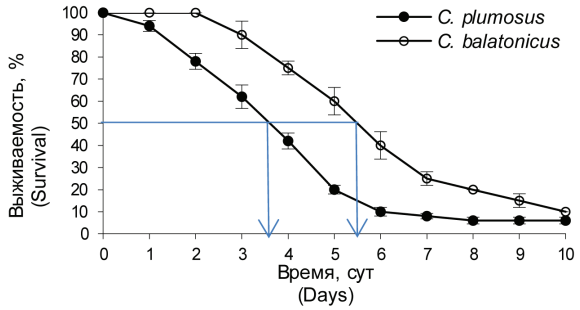


Рис. 4. Выживаемость личинок *C. plumosus* и *C. balatonicus* в среде соленостью 8‰. *Вертикальные стрелки* – LT_{50}.

Fig. 4. Survival of *C. plumosus* and *C. balatonicus* larvae in the experimental medium of 8‰. *Vertical arrows* – LT_{50}.

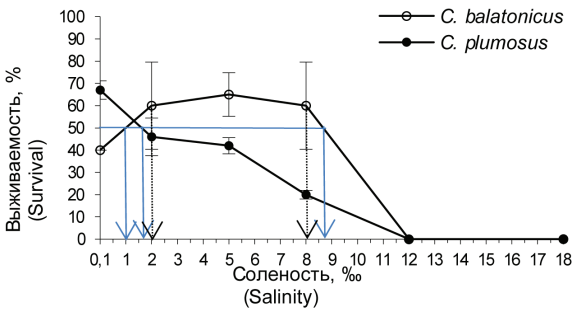


Рис. 5. Выживаемость личинок *C. plumosus* и *C. balatonicus* в средах с различной соленостью при пятисуточной экспозиции. *Вертикальные сплошные стрелки* – $LD_{50,}$ прерывистые – границы толерантного диапазона.

Fig. 5. Survival of *C. plumosus* and *C. balatonicus* larvae in the different experimental media within 5 days. *Vertical solid arrows* – $LD_{50,}$ dashed arrows – borders of salinity tolerance range.

самой высокой экспериментальной солености (18‰) LT_{100} *C. plumosus* составило 2 суток, LT_{100} *C. balatonicus* – 4 суток (см. табл. 1).

При 5-суточной экспозиции выживаемость личинок *C. balatonicus* в экспериментальных средах с соленостью более 2‰ достоверно выше, чем личинок *C. plumosus,* а при солености менее 2‰ – наоборот (рис. 5). Границы диапазона соленостной устойчивости (LD_{50}) для *C. balatonicus* – примерно 1.0–8.7‰, для *C. plumosus* – верхняя граница солеустойчивости приходится на 1.7‰. Нижнюю границу в данном эксперименте выяснить не удалось, очевидно, для вида с максимальными значениями солеустойчивости в области низкой минерализации требуется большая дробность экспериментальных сред с соленостью ниже 2‰.

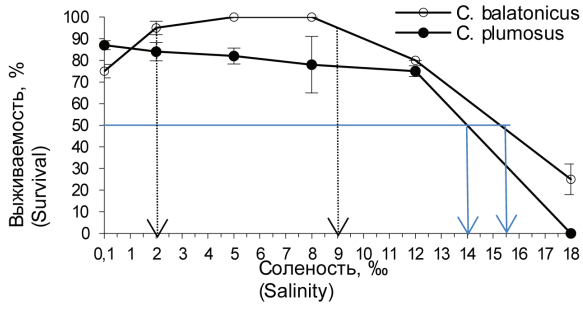


Рис. 6. Выживаемость личинок *C. plumosus* и *C. balatonicus* в средах с различной соленостью при двухсуточной экспозиции. *Вертикальные прерывистые стрелки* – $LD_{50,}$ сплошные – границы толерантного диапазона

Fig. 6. Survival of *C. plumosus* and *C. balatonicus* larvae in the different experimental media within 2 days. *Vertical solid arrows* – $LD_{50,}$ dashed arrows – borders of salinity tolerance range.

При 2-суточной экспозиции получены несколько иные показатели соленостной устойчивости (LD_{50}) для обоих видов: у *C. plumosus* – до 14‰, у *C. balatonicus* – до 15.5‰.

На графиках резистентности при 2- и 5-суточной экспозиции (рис. 5, 6) для *C. balatonicus* отчетливо выделяются зоны плато, в пределах которых смертность не отмечена – 2–9‰ и 2–8‰ соответственно. Для *C. plumosus* подобного интервала солеността нет, поскольку с 1 суток и до конца эксперимента во всех экспериментальных средах происходит гибель особей. Хотя соленостный толерантный диапазон обычно «оценивается диапазоном 100% выживаемости» (Хлебович, 2012), а на графике 5-суточной экспозиции таких значений нет, зона плато (см. рис. 5) практически совпадает с диапазоном толерантности, выделенном на основе графика резистентности по данным 2-суточной экспозиции тех же экспериментальных выборок (см. рис. 6). Таким образом, толерантный соленостный диапазон изучаемых видов – область значений солености, в которой «сохраняются или могут быть восстановлены основные показатели физиологической активности» (Хлебович, 2012), оценен нами как 2.0–8.7‰ для *C. balatonicus,* для *C. plumosus*—предположительно от 0.1 до величины менее 1.7‰ (LD_{50}) (рис. 5). Для уточнения границ толерантного диапазона *C. plumosus* (очевидно, очень узкого) необходим эксперимент с более дробными значениями солености экспериментальных сред (от 0 до 2‰).

ОБСУЖДЕНИЕ

Показатели выживаемости (LT_{100}, LT_{50}, LD_{50}) у личинок *C. plumosus* выше, чем у *C. balatonicus,* только в пресной воде (0.1‰). Диапазон соленостной устойчивости *C. plumosus* находится в пределах 0.1–14.0‰ при краткой экспозиции (до 2 суток), 0.1–1.7‰ – при более длительной экспозиции, а толерантный соленостный диапазон, исходя из границ резистентности при 5-суточной экспозиции, окажется несколько уже. Таким образом, личинки *C. plumosus* характеризуется низкой устойчивостью в отношении фактора солености и могут быть отнесены к типично пресноводным стеногалинным видам. Диапазон соленостной устойчивости личинок *C. balatonicus* достаточно широк и составляет 1–15.5% при кратких экспозициях и 1– 8.7‰ – при более длительных. В средах соленостью 5–18‰ доля выживших особей и другие показатели выживаемости (LT_{100}, LT_{50}, LD_{50}) у личинок *C. balatonicus* выше, чем у *C. plumosus*, что также указывает на более высокую степень эвригалинности *C. balatonicus.* Толерантный диапазон для изученной популяции данного вида (из солоноватоводного Вислинского залива) – 2–8.7‰.

Ранее соленостная устойчивость была изучена у 3 видов рода – личинок *Chironomus salinarius, Chironomus agilis* (вид-двойник из *plumosus* группы) и *Chironomus riparius* (Виноградов и Шобанов, 1990). *C. salinarius* как обитатель соленых вод наиболее устойчив к действию высоких соленостей, LD_{100} при двухсуточной экспозиции составляет 60–80‰. Показатели соленостной устойчивости для *Chironomus agilis* и *Chironomus riparius* довольно близки к нашим данным. При двухсуточной экспозиции LD_{50} у этих видов – 15–16‰ (*C. plumosus* –14‰, у *C. balatonicus* – 15.5‰), LD_{100} у *C. agilis* и *C. riparius* – 20‰ (*C. plumosus* – 18‰). Данные для *C. salinarius, C. agilis* и *C. riparius* при более длительной экспозиции отсутствуют.

Известно, что экспериментальные границы соленостной толерантности и резистентности всегда более широки, чем соленостные границы экологического распространения видов (Карпевич, 1960; Хлебович, 1974). Поскольку нами не была проведена ступенчатая акклимация в широком диапазоне соленостей, полученные данные не отражают в полной мере адаптивные способности видов *C. plumosus* и *C. balatonicus* в отношении солености.

Сведения об экологических соленостных границах для изучаемых видов малочисленны. Несмотря на обилие исследований зообентоса в регионах, где обитают оба вида, достоверные данные о встречаемости личинок *C. plumosus* и *C. balatonicus* в том или ином водоеме отсутствуют, так как в большинстве работ личинки хирономид определены лишь до рода. Получить необходимую информацию можно также из статей по цитогенетике и кариосистематике этих видов-двойников, но, как правило, в них приведены лишь списки с названиями водоемов и мест сбора материала без описания гидрохимических условий (Шобанов, 1994; Петрова и др., 1996; Голыгина и Кикнадзе, 2001). Из имеющихся данных можно заключить, что почти все исследованные популяции *C. plumosus* и *C. balatonicus* обитают в пресных водоемах разного типа. Только в статье Арндта (1994) приводятся сведения об обитании в солоноватоводной лагуне Дарсс-Цингст обоих видов. Эта лагуна представляет собой цепь заливов, в которых соленость вод меняется от 1‰ (залив Саалер) до 8–12‰ (залив Грабов). Распределение каждого вида в отдельности не приводится, указано лишь, что они обитают в диапазоне соленостей от 1‰ (залив Саалер) до 5‰ (залив Бартер). Основываясь на результатах нашего эксперимента, можно предположить, что личинки *C. plumosus*, имеющие более низкую степень соленостной резистентности и толерантности, могут обитать лишь в тех частях залива, где соленость не превышает 2‰. В районах с характерной соленостью 2–8‰ следует ожидать присутствие только личинок *C. balatonicus.*

В Вислинском заливе Балтийского моря личинки *C. balatonicus* обитают в районах, где средняя соленость вод не превышает 5‰, а максимальная достигает 8‰. Полученные в опыте кривые соленостной резистентности данного вида хорошо согласуются с тезисом о том, что в бесприливных морских акваториях с выраженным плавным градиентом солености, границы экологического распространения видов близки к физиологическим пределам адаптации к соленостному фактору (Хлебович, 1974, 2012).

Вид *C. balatonicus* относится к *plumosus* – группе видов-двойников, в которой *C. plumosus* рассматривается как анцестральный. Показано, что процесс симпатрического видообразования в этой группе шел в основном за счет фиксации

парацентрических инверсий (Кикнадзе и др., 1996). В кариотипе *C. balatonicus* в гомозиготном состоянии зафиксирована сложная перицентрическая инверсия (хромосома CD), что сильно выделяет его среди других видов-двойников и дифференцирует его от *C. plumosus.* Эта отдаленность подтверждается генетико-биохимическим анализом (Филиппова и др., 1990). Кроме этого, кариофонд *C. balatonicus* – самый большой среди изученных видов рода *Chironomus* (Кикнадзе, 2008). Учитывая полученные результаты, можно заключить, что цитогенетическая межвидовая дифференцированность находит подтверждение в некоторых аспектах экологии, в частности в различной степени соленостной резистентности и толерантности видов-двойников.

Мы полагаем на основании описанных экспериментальных данных, что *C. balatonicus* является типичным лимногенным солоноватоводным видом, процесс дифференциации которого от анцестрального пресноводного *C. plumosus* происходил сопряженно с геологической эволюцией прибрежных морских, эстуарных, лагунных, лиманных и других солоноватоводных бассейнов.

Таким образом, результаты наших исследований и литературные данные свидетельствуют о том, что, несмотря на филогенетическую близость видов-двойников *C. balatonicus* и *C. plumosus*, они значительно различаются по соленостной устойчивости и толерантности. *C. balatonicus,* в отличие от *C. plumosus* – эвригалинный вид, способный обитать как в пресных, так и в солоноватых олигогалинных водах. Очевидно, в составе бентоса солоноватоводных заливов Балтийского моря, в тех районах, где соленость колеблется от 2 до 8‰, из крупных хирономид рода *Chironomus* следует ожидать присутствие личинок именно *C. balatonicus.* Личинки *C. plumosus* достаточно стеногалинны, являются типично пресноводными и могут распространяться в солоноватые воды не далее солености 1.7‰.

ЛИТЕРАТУРА

Белянина С.И., Логинова Н.В. 1993. Кадастр порядков дисков в политенных хромосомах видов *Chironomus* группы *plumosus.* I. Кариофонд *Chironomus balatonicus. Цитология*, **35**(4): 87–91.

Виноградов Г.А., Шобанов Н.А. 1990. Особенности натриевого обмена личинок рода Chironomus при различных соленостях и pH среды. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **26**(3): 308–315.

Голыгина В.В., Истомина А.Г., Ракишева А.Ж., Кикнадзе И.И. 1996. Новые последовательности дисков политенных хромосом в кариофонде хирономиды *Chironomus balatonicus. Цитология*, **38**(8): 869–883.

Голыгина В. В, Кикнадзе И.И. 2001. Кариофонд вида *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) в Палеарктике. *Цитология,* **43**(5): 507–519.

Карпевич А.Ф. 1960. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну. *Труды Азовского института рыбного хозяйства*, **1**(1): 3–313.

Кикнадзе И.И., Истомина А.Г., Гундерина Л.И. и др. 1996. Кариофонды хирономид криолитозоны Якутии: Триба Chironomini. Новосибирск: Наука, 166 с.

Кикнадзе И.И. 2008. Роль хромосомного полиморфизма в дивергенции популяций и видов в роде *Chironomus. Зоологический журнал*, **87**(6): 686–701.

Максимова Ф.Л. 1980. Инверсионный полиморфизм природных популяций *Chironomus plumosus L.* Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. *Труды Зоологического института АН СССР*, **95**: 31–39.

Маркиянова М.Ф. 2001а. Инверсионный полиморфизм природных популяций трех видов двойников *plumosus* группы (*Chironomus plumosus, Chironomus balatonicus, Chironomus muratensis*) из водоемов Калининградской области. // Тезисы докладов XXXII научной конференции. Калининград, с. 18–19.

Маркиянова М.Ф. 2001б. К вопросу о видовом составе хирономид Вислинского залива. // **В.П. Дедков** (ред.). Теоретические и прикладные аспекты экологии биологии: Межвузовский сборник статей. Калининград, с. 58–61.

Петрова Н.А., Ильинская Н.Б., Кайданов, Л.З. 1996. Адаптивный характер инверсионного полиморфизма у мотыля *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) пространственное распределение инверсий по ареалу. *Генетика*, **32**(12): 1629–1642.

Филиппова. М.А., Кикнадзе И.И., Гундерина Л.И. 1990. Генетическая изменчивость и генентическая дифференциация видов группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). *Генетика*, **26**(5): 863–873.

Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Ленинград: Наука, 236 с.

Хлебович В.В. 2012. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). Санкт-Петербург. 143 с.

Шобанов Н.А. 1994. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L) (Diptera, Chironomidae) IV. Внутри и межпопуляционный полиморфизм. *Цитология,* **36**(11): 1129–1144.

Суставов Ю.В. 1985. Гидрологические условия. // **Ф.С. Терзиев и др.** (ред.). *Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР*, **1**(3), Ленинград: Гидрометеоиздат, с. 47–49.

Arndt E.A. 1994. Struktur und Dynamik des Makrozoobenthos in der Darß-Zingster Boddenkette im Laufe der letzten 25 Jahre unterbesonderer Berücksichtigung der Makrozoobenthos – Entwicklungim Saaler Bodden von 1986–1990. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, **2**: 93–120.