

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 575.4:577.4:591.1:59

О МИНИМАЛЬНЫХ СРОКАХ ЗАПУСКА ПРОЦЕССОВ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ

© 2005 г. В.Я. Бергер

Представлено академиком А.Ф. Алимовым 01.06.2004 г.

Поступило 16.06.2004 г.

Вопрос о завершении процессов фенотипической адаптации (акклимации) организма к факторам внешней среды довольно подробно и разносторонне освещен в литературе [1, 2, 6-11]. Не останавливаясь на его обсуждении, отметим лишь как более или менее общепринятый тот факт, что для завершения процесса акклимации организма к измененным абиотическим условиям требуется от нескольких суток до 2 недель [1, 7, 10]. Что касается запуска процессов акклимации, то этот вопрос до сих пор остается гораздо менее исследованным. В связи с этим автор поставил перед собой задачу определить минимальное время, достаточное для пуска механизмов фенотипической адаптации.

Работа выполнена в сентябре-октябре 2001-2003 гг. на Беломорской биологической станции имени академика О.А. Скарлато Зоологического института РАН. В экспериментах использованы интактные брюхоногие моллюски - литторины *Littorina saxatilis* (Olivier) и изолированные препараты жабр двустворчатых моллюсков - мидий *Mytilus edulis* L. Моллюски были собраны в губе Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) в отлив с камней на илисто-песчаной литорали (литторины) или с искусственных субстратов для культивирования мидий, находящихся в толще воды на глубине 1-2 метров. Температура и солёность воды в море во время сбора животных были соответственно 8-12°C и 24-26‰. Во всех экспериментах и контрольные и подопытные животные содержались при тех же температурах, а контрольные моллюски и при тех же солёностях морской воды. Подопытных животных помещали на разное время в воду, солёность которой была понижена до 14‰ путем разбавления морской воды пресной. Все использованные в опытах моллюски были насколько возможно стандартизованы по возрасту и размерам.

В экспериментах на литторинах в качестве тестируемого показателя функциональной активности была исследована скорость потребления кислорода. Для ее определения предварительно взвешенных моллюсков помещали на 2 ч в респирометры объемом 70 мл. Количество растворенного в воде кислорода определяли титрованием по методу Винклера. Скорость дыхания рассчитывалась по количеству потребленного кислорода, приходящегося на единицу влажной массы моллюсков за 1 ч. Затем ее пересчитывали по отношению к скорости потребления кислорода контрольными животными, принятой за 100%.

В экспериментах на мидиях через различные интервалы времени часть моллюсков извлекали из воды и с помощью скальпеля, введенного между створками раковины, производили перерезание аддуктора. После раскрытия створок препарировали по 6-8 жаберных полосок шириной 2-3 мм от каждого из 5-6 подопытных моллюсков. Отпрепарированные кусочки жабр переносили в чашки Петри, заполненные водой той или иной солёности. Через полчаса после этого с помощью секундомера и бинокулярного микроскопа МБС-9 при 20-кратном увеличении тестировали скорость движения отдельных кусочков жабр над миллиметровой бумагой, подложенной под чашку Петри. Затем ее пересчитывали в процентах от скорости движения препаратов жабр контрольных животных, принятой за 100%.

Схема опытов была следующей. Моллюски делились на две группы: контрольных и акклимируемых к пониженной солёности (14‰). Через различные интервалы времени у нескольких отобранных животных тестировали скорость потребления кислорода и скорость движения жаберных препаратов. Опыты продолжались до тех пор, пока скорости дыхания (литторины) и движения препаратов жабр (мидии) не возвращались к норме после первоначального угнетения, вызванного понижением солёности. Затем моллюски, акклимированные к воде солёностью 14‰, возвращались в неразведенную морскую воду и у них вновь периодически тестировали уровень функциональной активности так, как это описано

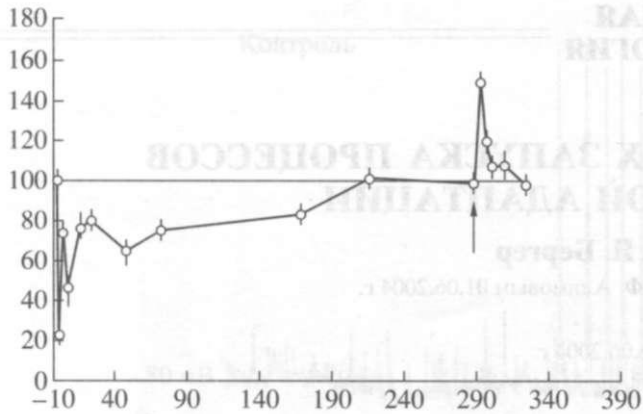


Рис. 1. Изменения скорости дыхания в процессе акклимации литторин к пониженной солёности (14‰) и последующей деакклимации. Ордината - скорость дыхания моллюсков, % от контроля; абсцисса - время, ч. Стрелкой отмечено начало деакклимации.

выше. Возвращение в воду исходной солёности, называемое деакклимацией, производили не только на стадии завершения акклимационного процесса, но и на более ранних сроках (вплоть до 0.5 ч) после помещения моллюсков в воду пониженной солёности.

Все полученные данные обрабатывали статистически. На рисунках приведены средние арифметические из 6-8 (литторины) и 10-15 измерений (мидии) и 95%-ные доверительные интервалы.

В результате снижения солёности с 25 до 14‰ функциональная активность исследованных моллюсков значительно угнеталась уже через несколько часов после начала опытов. У литторин скорость потребления кислорода упала до 10-20% от исходного уровня (рис. 1,2). Скорость движения препаратов жабр мидии снизилась до 45% от исходной (рис. 3). Затем, спустя 10 ч (литторины) - 30 ч (мидии) началось восстановление функциональной активности моллюсков. Через 3-4 сут

скорость движения жабр мидии вернулась к первоначальному уровню, что свидетельствовало, исходя из исследованных показателей, о полной компенсации внешнего воздействия, т.е. о завершении процесса акклимации моллюсков к пониженной солёности. У литторин компенсация действия пониженной солёности была полностью завершена позже: через 8-10 сут.

Деакклимация моллюсков, предпринятая на разных этапах экспериментов, вызвала скачкообразное и относительно кратковременное увеличение обоих исследованных показателей функциональной активности, которые затем возвращались к исходному уровню. Во всех случаях амплитуда первоначального скачкообразного увеличения активности достигала 140-170% (скорость дыхания литторин) или 125-140% (скорость движения препаратов жабр мидии) от исходного уровня. В целом процесс деакклимации завершался за сроки не более 1-2 сут (рис. 1-3). Исключение составили только самые короткие из исследованных сроки начала деакклимации - 0.5 ч после помещения мидий в воду пониженной солёности. В этом случае достоверного скачка активности жабр мидии при начале деакклимации моллюсков не было выявлено (рис. 4). При этом следует подчеркнуть, что через 1 ч после снижения солёности достоверное скачкообразное увеличение скорости плавания жаберных препаратов было не только обнаружено (рис. 3), но, что показательно, оно не отличалось достоверно по амплитуде от аналогичных деакклимационных пиков активности при всех остальных сроках акклимации.

Зарегистрированные в этой работе изменения функциональной активности - первоначальное угнетение и последующая нормализация в процессе акклимации после помещения моллюсков в воду пониженной солёности и противофазные изменения при деакклимации (т.е. при возвращении в исходные солёностные условия) - были отмечены и раньше [1-7]. В общей форме они могут

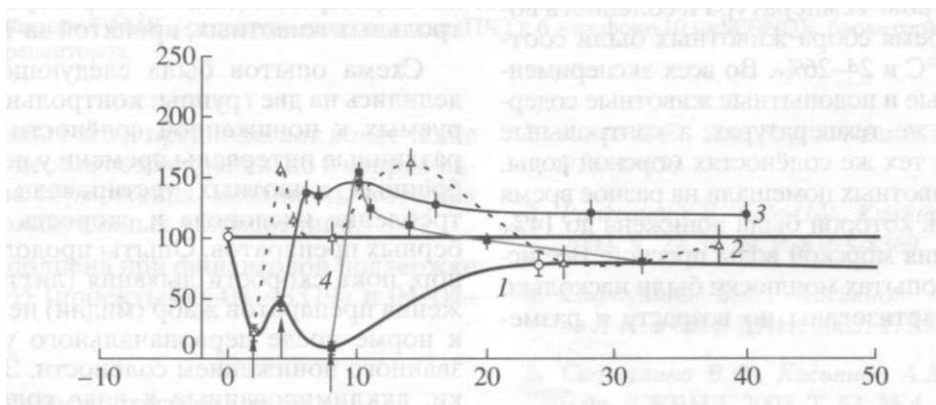


Рис. 2. Изменения скорости дыхания литторин при деакклимации на разных этапах. Обозначения те же, что на рис. 1. Стрелками отмечено начало деакклимации через 2 ч (2), 4 ч (5) и 8 ч (4) после помещения моллюсков в воду солёностью 14‰ (1).

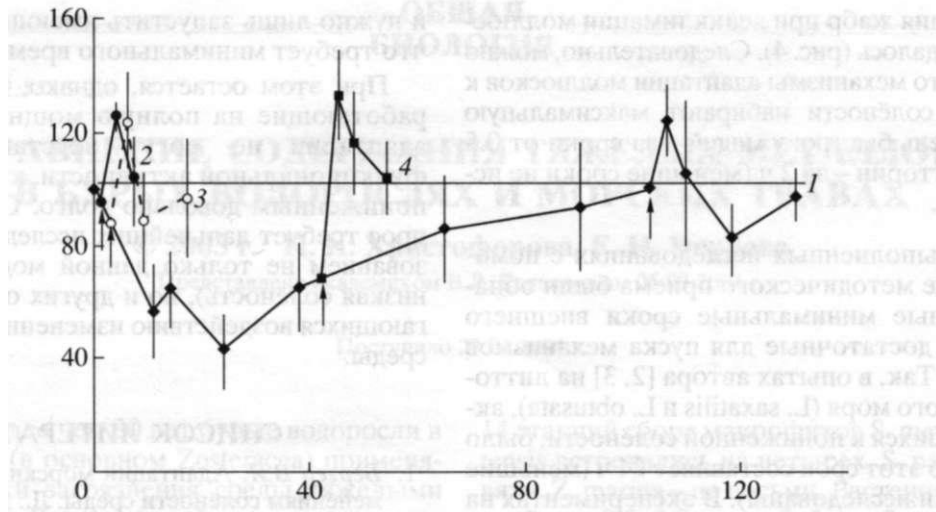


Рис. 3. Изменения скорости движения изолированных препаратов жабр мидий в процессе акклимации моллюсков к пониженной солёности (14‰) и последующей деакклимации. Ордината - скорость движения жабренных препаратов, % от контроля; абсцисса - время, ч. Стрелками отмечено начало деакклимации через 1 ч (2), 3 ч (3) и 42 ч (4) после помещения моллюсков в воду солёностью 14‰ (1).

быть объяснены следующим образом. На первых стадиях процесса акклимации моллюсков наблюдается резкое угнетение функциональной активности, вызванное эффектом понижения солёности. Не останавливаясь подробно на рассмотрении причин угнетения функциональной активности, рассмотренных ранее [9], отметим в качестве основных воздействие гидратации и потери ионов на работу клеточных и молекулярных механизмов. По мере акклимации, обычно по прошествии 12-24 ч, начинает проявляться деятельность механизмов, компенсирующих внешнее воздействие и постепенно нормализующих функциональную активность. К их числу следует отнести и волюморегуляцию клеток, и преобразования деятельности белоксинтезирующего аппарата, и индукцию новых изозимных фракций ряда ферментов, и многое другое [1,9]. Через несколько суток после снижения солёности происходит частичное или полное восстановление функциональной активности. При этом деятельность угнетающих факторов оказывается скомпенсированной механизмами адаптации, действующими противофазно. При возвращении моллюсков в исходные условия (деакклимация) факторы угнетения снимаются и система, в силу инерционности механизмов адаптации, реагирует резким всплеском функциональной активности. И только спустя некоторое время механизмы регуляции через цепь обратной связи вторично нормализуют функциональную активность, на этот раз путем ее снижения.

Если следовать логике этих рассуждений, то правомочно предположить, что амплитуда деакклимационного всплеска функциональной активности может служить мерилем мощности механизмов адаптации моллюсков к изменениям солёнос-

ти. Исходя из этого, при возвращении моллюсков в воду исходной солёности на разных этапах процесса их акклимации к пониженной солёности можно было ожидать, что величина деакклимационного роста функциональной активности будет снижаться по мере уменьшения сроков воздействия или, что то же самое, увеличиваться с ростом сроков акклимации по мере того, как адаптационные механизмы будут набирать свою мощь. Однако этого не произошло (рис. 1-3). Амплитуда деадаптационной активации и дыхания литторин и скорости движения препаратов жабр мидий была практически одинаковой на всех сроках начала деакклимации. Не были исключением и столь малые сроки воздействия пониженной солёности, как 2 ч (литторины) и 1 ч (мидий). И только после получасовой акклимации мидий к пониженной солёности достоверного скачка ско-

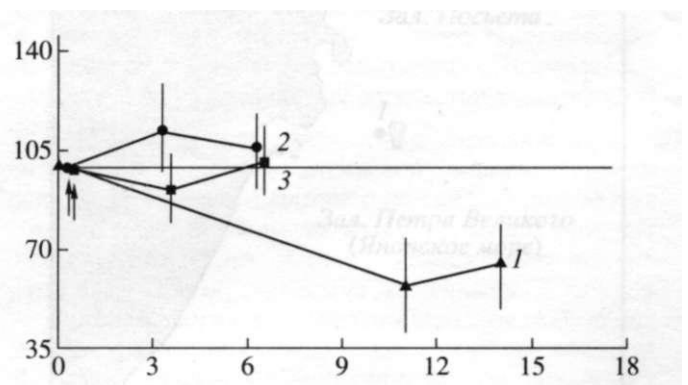


Рис. 4. Изменения скорости движения препаратов жабр мидий при акклимации моллюсков к солёности 14‰ (1) и их деакклимации через 15 (2) и 30 мин (3). Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

рости движения жабр при деакклимации моллюсков не наблюдалось (рис. 4). Следовательно, можно заключить, что механизмы адаптации моллюсков к пониженной солёности набирают максимальную мощность очень быстро: у мидий - за сроки от 0.5 до 1 ч, а у литторин - за 2 ч (меньшие сроки не исследовались).

В ранее выполненных исследованиях с помощью этого же методического приема были обнаружены разные минимальные сроки внешнего воздействия, достаточные для пуска механизмов акклимации. Так, в опытах автора [2, 3] на литторинах из Белого моря (*L. saxatilis* и *L. obtusata*), акклимировавшихся к пониженной солёности, было показано, что этот срок составляет 24 ч (меньшие сроки не были исследованы). В экспериментах на моллюсках *Hydrobia ulvae* из Белого моря установлено, что для запуска механизмов акклимации к пониженной солёности требовалось не менее 6 ч [4]. Деадаптационная активация процессов синтеза РНК и белка в клетках разных тканей головожаберных моллюсков *Coryphella rufibranchialis* из Белого моря, также акклимировавшихся к пониженной солёности, наблюдалась уже через 1 ч после начала акклимации [5].

Таким образом, обнаруженные в данной работе минимальные сроки запуска механизмов фенотипической адаптации моллюсков к снижению солёности среды приближаются к таковым, указанным раньше для моллюсков других видов. По-видимому, адаптивные механизмы готовы к работе и для их активации достаточно пуска некоего "устройства", срабатывающего в ответ на изменение солёности. Иными словами, система как бы преадаптирована к изменениям во внешней среде

и нужно лишь запустить имеющиеся механизмы, что требует минимального времени.

При этом остается, однако, неясным, почему работающие на полную мощность механизмы адаптации не могут восстановить уровень функциональной активности, который остается пониженным довольно долго. Ответ на этот вопрос требует дальнейших исследований с использованием не только данной модели (моллюски-низкая солёность), но и других объектов, подвергающихся воздействию изменений иных факторов среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бергер В.Я.* Адаптации морских моллюсков к изменениям солёности среды. Л.: Наука. 1986. 218 с.
2. *Бергер В.Я.* В кн.: Вопросы теории адаптации. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1987. С. 13-30.
3. *Бергер В.Я., Луканин В.В., Лапшин В.В.* // Экология. 1970. Т. 5. С. 69-72.
4. *Кондратенков А.П., Хлебович В.В.* // Биология моря. 1980. Т. 8. В. 5. С. 48-52.
5. *Харазова А.Д., Ростова В.В.* В кн.: Солёностные адаптации водных организмов. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1976. С.142-156.
6. *Хлебович В.В.* Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 135 с.
7. *Хлебович В.В., Бергер В.Я.* // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. № 1. С. 11-25.
8. *Шлипер К.* В кн.: Клетка и температура среды. М.: Л.: Наука, 1964. С. 129-134.
9. *Berger V.Ja., Kharazova A.D.* // Hydrobiologia. 1997. V. 7. P. 1-12.
10. *Schlieper C.* // Kiel. Meeresforsch. 1960. Bd. 16. H. 2. S. 180-185.
11. *Segal E.* // Amer. Zool. 1961. V. 1. P. 235-244.