

УДК 575.4. : 577.4 : 591.1 : 594

© 1990

**ЭВОЛЮЦИЯ СОЛЕНОСТНЫХ АДАПТАЦИЙ
МОРСКИХ моллюсков***В. Я. Бергер, С. О. Сергиевский*

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Резюме

В статье обсуждаются представления о существовании у моллюсков двух относительно независимых систем адаптации к экстремальным и умеренным изменениям солености, имеющим в своей основе различные механизмы. Показано, что эволюционная дифференциация этих адаптивных систем выявляется на уровне фаунистических комплексов, отдельных видов в пределах одного рода и при сравнении различных фенотипов в пределах одной популяции моллюсков.

Введение

Л. А. Орбели, являющийся основоположником эволюционной физиологии, считал, что одной из основных задач в решении проблемы «функциональной эволюции» является выяснение вопроса о том, «в чем заключается эволюционный процесс и как он сложился, почему именно так протекал эволюционный процесс на основе тех функциональных превращений, которые возникли в живых организмах» [1, с. 161]. В связи с интересующей нас проблемой эволюционного становления и развития процессов адаптации моллюсков к солености среды эта задача может быть, в частности, сформулирована как необходимость анализа причин и факторов, определяющих эвригалинность моллюсков, т.е. их способность существовать в достаточно широком диапазоне солености благодаря развитию системы соленостных адаптаций. Попытка сравнительно-физиологического анализа, предпринятая в настоящей работе, базировалась как на собственном, так и на литературном материале, подобранном таким образом, чтобы рассмотреть и макро- и микроэволюционные изменения системы адаптаций моллюсков к солености.

**Распространение моллюсков
в водоемах различной солености**

Моллюски — преимущественно морские животные. Из 7 классов, выделяемых в пределах этого типа [2], только двустворчатые и брюхоногие имеют пресноводных представителей. Все остальные (Loricata, Solenogasters, Monoplacophora, Scaphopoda и Cephalopoda) — типично морские организмы, не переносящие значительных изменений солености и в подавляющем большинстве случаев не встречающиеся в солоноватых и гипергалинных водах. Границами

распространения эвригалинных морских видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков являются солёности от 5—8 ‰ до 75—80 ‰ [3—5]. В пределах столь широкого диапазона солёности малакофауна максимально богата в водоемах, солёность которых близка к обычной океанической, т.е. около 35 ‰. При опреснении среды обитания и (или) ее осолонении количество видов резко сокращается и предельно низких и (или) высоких солёностей достигает лишь очень небольшое число наиболее эвригалинных форм.

Анализ динамики изменения количества видов морских моллюсков в зависимости от уменьшения солёности, проведенный [6] на основании материалов монографии Голикова и Кусакина [7], свидетельствует о разнородности фауны брюхоногих литоральных моллюсков (рис. 1). Последняя состоит по крайней мере из двух компонентов. Типично морские элементы литоральной малакофауны не проникают, по-видимому, в биотопы с солёностью ниже 20—25 ‰. Более эвригалинные формы могут достигать в водоемах мезогалинного типа указанной выше «критической солёности» [8]. На наш взгляд, выявление в фауне литорали этих двух видовых комплексов свидетельствует о существовании двух принципиально различных систем адаптаций, детерминирующих степень эвригалинности изучаемых моллюсков.

Резистентность и толерантность моллюсков

Морские моллюски по-разному реагируют на изменения солёности в зависимости от величины внешнего воздействия. В диапазоне умеренных изменений этого фактора, не вызывающих срабатывания изолирующего рефлекса (захлопывание створок у *Bivalvia* или втягивание крышечки у *Gastropoda*),

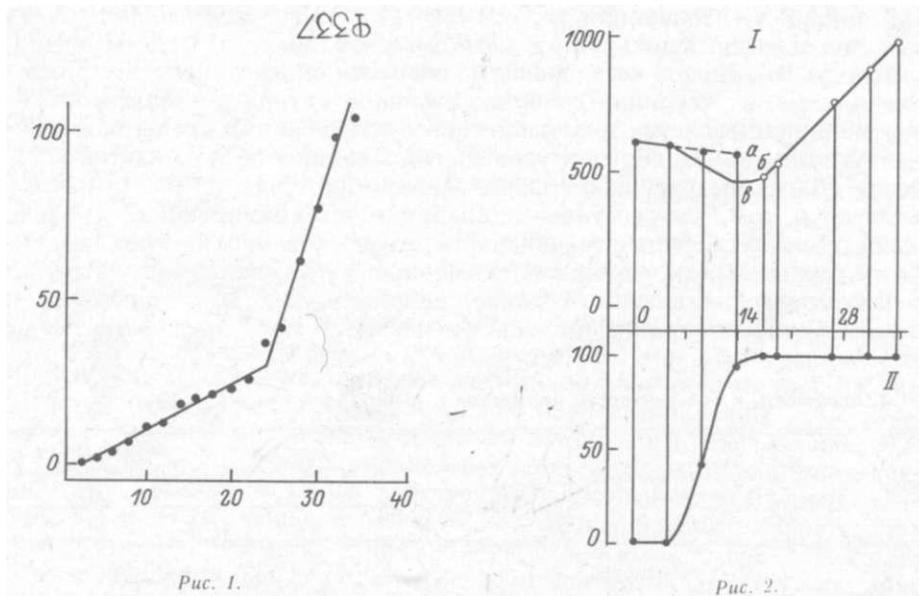


Рис. 1. Изменение количества видов литоральных брюхоногих моллюсков в зависимости от солёности среды (рассчитано по данным Голикова, Кусакина [6]).

По оси абсцисс — солёность (‰), по оси ординат — число видов.

Рис. 2. Осмолярность экстрависцеральной жидкости (I) и изменение количества активных *Littorina obtusata* (II), содержащихся 24 ч в воде различной солёности [11].

По оси абсцисс — солёность (‰), по оси ординат — осмолярность моллюсков (мОсм, а) и количество активных моллюсков (%), б, а — данные для «закрытых», б — «открытых» моллюсков, в — усредненные величины.

они сохраняют осмотическое равновесие со средой, быстро выравняваясь в этом отношении с последней, подобно другим осмоконформерам [9—11]. Большие отклонения солености от нормальных величин приводят к герметизации мантийной полости и подавлению водно-солевого обмена организма с внешней средой, в результате чего устанавливается и более или менее длительное время сохраняется неравновесное состояние — анизотония и анизотония (рис. 2).

Реакция осмо- и натриорецепторов моллюсков, вызывающая герметизацию мантийной полости [12], не является жесткофиксированной. В довольно значительных пределах, разных у отдельных видов, она может меняться, раздвигая диапазон активного (не изолированного от среды) существования при акклимации моллюсков к новым соленостным условиям в эксперименте или при их адаптации к сезонным изменениям этого фактора [6, II].

Изоляция от внешней среды, предохраняющая моллюсков от действия экстремальных (летальных) изменений солености, обеспечивает довольно высокий уровень устойчивости, характерный для ряда видов, преимущественно литоральных. При этом высокоэффективные изолирующие механизмы обладают неспецифическим действием, позволяя моллюскам переживать длительное время не только при экстремальном опреснении и (или) осолонении среды, но и, например, при обсыхании [13, 14].

В пределах диапазона соленостной толерантности, соответствующего зоне активного, не изолированного от среды состояния, ведущую роль играют иные механизмы адаптации, детерминированные присущей клеткам эвригалинных пойкилоосмотических форм пластичностью метаболических процессов.

Экспериментально показана способность моллюсков восстанавливать интенсивность энергетического и пластического обмена как на уровне интактного организма, так и у изолированных клеток [15, 16]. Деятельность этих адаптивных механизмов блокируется ингибиторами синтеза РНК и белка.

Толерантность моллюсков к изменениям солености определяется внутриклеточными механизмами регуляции содержания ионов натрия и хлора, модулирующими осмолярность клеток в соответствии с изменениями среды обитания и стабилизирующими таким образом уровень гидратации и объема клеток [17].

Сравнение близкородственных форм (например, видов р. *Littorina*) свидетельствует о том, что системы адаптаций, детерминирующие уровень осмотической резистентности и толерантности моллюсков, эволюируют независимо друг от друга. Виды, представленные преимущественно на литорали в полносоленых морских водоемах, такие, например, как *L. mandshurica* и *L. brevicula*, отличаются крайне высокой устойчивостью к опреснению среды

Устойчивость и толерантность моллюсков к пониженной солености [о]

Вид	Место сбора, соленость (‰)	Продолжительность жизни в пресной воде (сут)	Скорость потребления кислорода (% от контроля, $\bar{x} \pm S_x$) при солености (‰)	
			15	20
Японское море:				
<i>Littorina kurila</i>	32—33	16	37±4	76±4
<i>L. squalida</i>	32—33	12	30±3	65±3
<i>L. brevicula</i>	32—33	20	21±4	62±3
<i>L. mandshurica</i>	32—33	48	26±5	63±5
<i>L. sitchana</i>	Охотское море, 32	9	47±4	75±5
Белое море:				
<i>L. littorea</i>	25—26	18	32±4	—
<i>L. obtusata</i>	25—26	11	40±3	90±4
<i>L. saxatilis</i>	25—26	15	60±5	94±4

(см. таблицу). В то же время они гораздо хуже акклимируются к умеренным изменениям солености, чем такие виды, как *L. saxatilis*, *L. obtusata* и *L. littorea*, способные благодаря своей высокой осмотической толерантности проникать в водоемы пониженной солености. Очевидно, что дивергенция этих двух относительно независимых систем соленостных адаптаций происходила в процессе видообразования в различных биотопах. С одной стороны, это были места обитания с резкими, не ограниченными по времени изменениями солености, с другой — солоноватые водоемы, характеризующиеся постоянно пониженным содержанием солей, такие, например, как Балтийское море и различные эстуарии.

Популяционные аспекты адаптации

Для природных популяций самых разных организмов характерен высокий уровень полиморфизма, затрагивающий до 30 % локусов [18]. Анализ структуры адаптационного полиморфизма [19, 20] свидетельствует о существовании в популяциях «генералистов», «умеющих делать все понемногу» и «специалистов», «делающих немного, но хорошо». Для выявления гетерогенности популяций по этим адаптивным стратегиям методически удобно использование фенотипов-маркеров, связь которых с физиологическими особенностями организма детерминирована такими генетическими эффектами, как плейотропия и сцепление. Одним из весьма подходящих объектов для подобных исследований являются брюхоногие литоральные моллюски *Littorina obtusata*, характеризующиеся ярко выраженным полиморфизмом окраски, затрагивающим как цвет раковины, так и рисунок [21]. Можно выделить три основные группы: фены различного «цвета»: пурпурный (П), коричневый (К), оранжевый (О), пурпурно-оранжевый (ПО), желтый (Ж) и бесцветный (Б) — кальцинированная поверхность раковины; 2) фены «шашечности» — наличие пятен дополнительного пигмента (Ш) или их отсутствие (Н); 3) фены «полосатости» — наличие одной (П¹ или двух (П²) широких продольных полос другого пигмента или их отсутствие (П⁰). Используя полупозиционное обозначение фенотипов, можно охарактеризовать, например, пурпурные, шашечные и бесполосые литторины как ПНП⁰.

Сходство системы полиморфизма окраски раковины *L. obtusata* с таковыми у ряда других моллюсков, изученных генетически [2], а также данные по генетике других видов р. *Littorina*, позволяют предполагать наследственную обусловленность изменчивости окраски раковины исследованного нами вида. Эксперименты, выполненные в последнее время на Белом море [23, 24], показали существование значительных отличий ряда показателей соленостных адаптаций моллюсков, различающихся по окраске раковины.

Для выявления различий реакций на экстремальное снижение солености (зона резистентности) особей разной окраски помещали поштучно в дистиллированную воду, по изменению электропроводности которой судили о скорости потери солей, обусловленной большей или меньшей эффективностью герметизации мантийной полости. Минимальной скоростью потери солей обладали моллюски фенотипа ПНП⁰. Остальные фенотипы разбиваются на две группы со средней и максимальной скоростью потери солей (рис. 3).

Особь, характеризующиеся эффективными механизмами герметизации мантийной полости (ПНП⁰), отличаются и максимальной скоростью реагирования на изменения солености среды. При перенесении в дистиллированную воду они наиболее быстро втягивают крышечку раковины и также быстро переходят в активное состояние при возвращении в исходную морскую воду (25—26 ‰). Медленнее реагируют на аналогичные воздействия моллюски фенотипов ЖШП⁰ и ОШП⁰. Можно полагать, что эти различия скорости реагирования

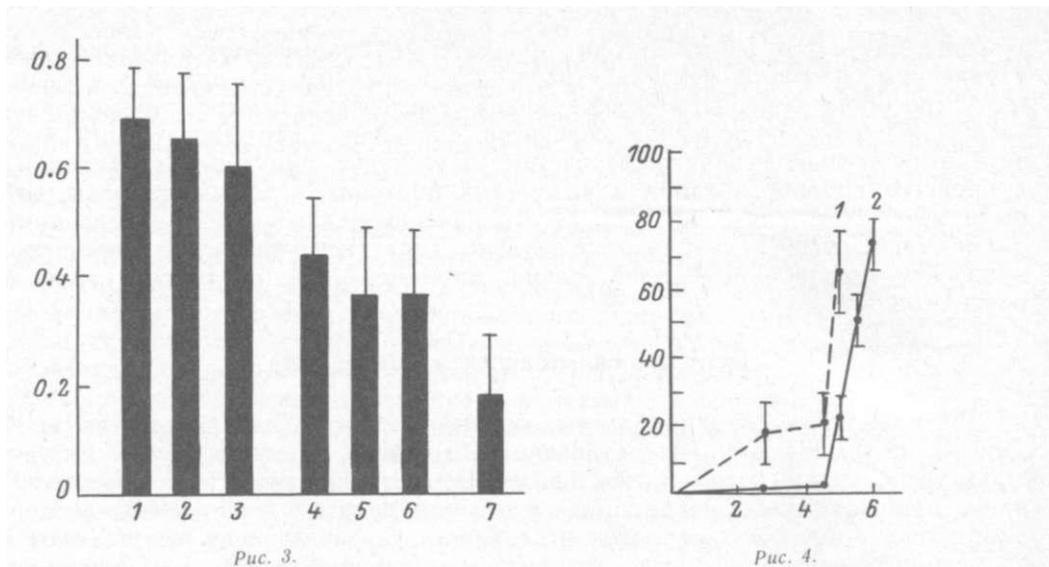


Рис. 3. Скорость потери солей особями *Littorina obtusata* с различными фенотипами окраски раковины [24].

По вертикали — скорость потери солей в дистиллированной воде (мг NaCl/г · ч). Фенотипы окраски раковины: 1 — КШП⁰, 2 — ОШП⁰, 3 — ПШП⁰, 4 — ОШП², 5 — ПШП¹, 6 — ЖШП⁰, 7 — ПНП⁰.

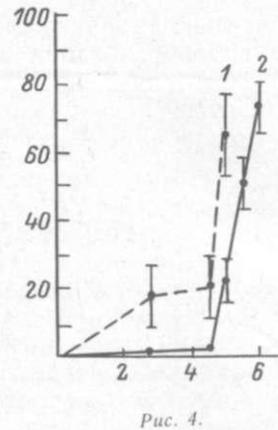


Рис. 4. Темпы смертности особей *Littorina obtusata* разных фенотипов в пресной воде [24].

По оси абсцисс — продолжительность пребывания в пресной воде (сут), по оси ординат — количество погибших моллюсков (%). Фенотипы окраски раковины: 1 — ЖШП⁰, 2 — ПНП⁰.

моллюсков на изменения солености обусловлены особенностями их рецепторного аппарата.

Обнаруженные различия коррелируют и с устойчивостью к экстремальному опреснению среды особей различной окраски раковины. Наименьшие темпы смертности при помещении в пресную воду были отмечены в группе моллюсков с фенотипом ПНП⁰. Максимальная смертность характерна для фенотипов ЖШП⁰ (рис. 4). Данные этих экспериментов позволяют предположить, что различия фенотипов по устойчивости к опреснению среды могут иметь селективное значение.

Сравнение реакций литторин на умеренные изменения солености (диапазон толерантности) выявило обратную картину. Так, например, в воде соленостью от 8 до 16 ‰ доля активных особей фенотипа ЖШП⁰ была гораздо выше, чем у фенотипа ПНП⁰. Аналогично этому интенсивность дыхания моллюсков фенотипа ПНП⁰ была минимальной в начальном этапе процесса акклимации к пониженной солености (12—16 ‰), для которого характерно угнетение энер-

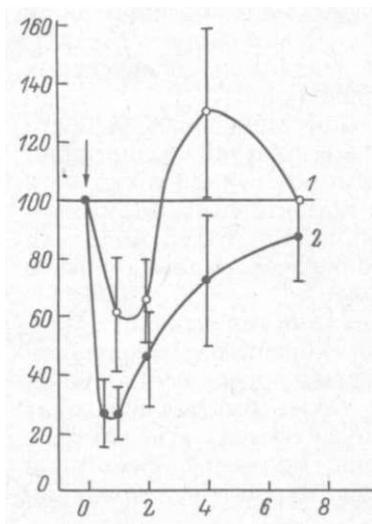


Рис. 5. Изменение интенсивности дыхания *Littorina obtusata* в процессе акклимации к солености 12 ‰ [23].

По оси абсцисс — время (сут), по оси ординат — скорость потребления кислорода (% от контроля). Моллюски фенотипа: 1 — ПНП⁰, 2 — ЖШП⁰. Стрелка — момент помещения литторин в воду пониженной солености, прерывистая линия — уровень дыхания контрольных (26 ‰) моллюсков.

гетического обмена организма [6, II]. Особи фенотипа ЖШП⁰ характеризовались гораздо большей стабильностью скорости потребления кислорода при умеренном понижении солености (рис. 5).

Таким образом, можно заключить, что адаптированность моллюсков к экстремальному опреснению среды не связана с приспособленностью к умеренному понижению солености: более устойчивые особи фенотипа ПНП⁰ обладают меньшей соленостной толерантностью, чем фенотипы ЖШП⁰. На наш взгляд, это свидетельствует о расхождении систем адаптации к экстремальному и умеренному снижению солености на внутривидовом уровне.

Следует отметить, что достаточно высокая (хотя и меньшая, чем у ПНП⁰) устойчивость к опреснению фенотипов ПШП⁰ и КШП⁰ коррелирует с их приспособленностью к действию других факторов (устойчивость к паразитам, термостабильность и др.) [25]. По-видимому, эти фенотипы следует отнести к разряду «генералистов», тогда как особи с окраской раковины типа ПНП⁰ являются узкоспециализированными формами, приспособленными лишь к экстремально низкой солености.

Описанные выше морфофункциональные отличия особей с разной окраской раковины имеют важное значение для распределения моллюсков в местах обитания с разным соленостным режимом. Анализ структуры популяций *L. obtusata*, проведенный как по литературным материалам, так и на основе коллекций Зоологического института АН СССР и Музея естественной истории (Лондон), показывает, что в Северной Атлантике при океанической солености (30–35 ‰) доля особей фенотипа ПНП⁰ не превышает 1 %, а у «ярких» фенотипов достигает 50 % и более. В Белом море при нормальной для него солености, т.е. при 24–26 ‰ (например, в губе Чула Кандакшского зал.), основу фенотипа популяций составляют два фенотипа «генералистов» ПШП⁰ и КШП⁰, на долю которых суммарно приходится от 60 до 80 % частоты встречаемости. Довольно часто обнаруживаются «яркие» фенотипы (ОШП⁰, ЖШП⁰, П¹ и П²), тогда как доля встречаемости такого «специалиста» как ПНП⁰ составляет 5–13 %.

В куту Кандакшского зал. (р-н Северного Архипелага) при солености, пониженной до 16–18 ‰, встречаемость «ярких» фенотипов падает до 10–15 %, а доля фенотипа ПНП⁰ стабильно составляет 20–25 %. В эстуарии р. Кереть на пределе проникновения вида особи с фенотипом ПНП⁰ обнаруживаются в 50–55 % случаев, тогда как «яркие» литторины оказываются крайне редкими [25, 26].

Описанное изменение структуры популяций *L. obtusata* хорошо соответствует результатам экспериментов по изучению отношения отдельных фенотипов к изменениям солености. Опреснение среды обитания сопровождается увеличением концентрации наиболее устойчивых узкоспециализированных форм типа ПНП⁰ и уменьшением доли менее приспособленных «ярких» фенотипов.

Таким образом, поддержание полиморфизма окраски раковины обеспечивает физиологическую гетерогенность популяций по системам соленостных адаптаций. По-видимому, одним из путей эволюции является преобразование структуры популяций за счет изменения частот различных фенотипов. Можно полагать, что дальнейшие перестройки структуры популяций могут быть основным механизмом эволюционного формирования межвидовых различий адаптивных реакций морских моллюсков на изменения солености среды обитания.

Заканчивая анализ изложенного материала, следует отметить, что дифференциация систем приспособления к экстремальным и умеренным изменениям солености выявляется на разных уровнях: организменном, популяционном, видовом и подвидовом. Однако это не означает невозможности одновременного развития и сосуществования обеих адаптивных стратегий на каждом из указанных уровней биологической интеграции. В зависимости

от конкретной ситуации прогрессивного развития может достигать та и (или) другая система адаптации, обеспечивая моллюскам возможность существования в водоемах с различным гидрологическим (соленостным) режимом.

Список литературы

- [1] Орбели Л. А. Избр. тр. М.; Л., 1961. Т. 1. — (2) Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1975. — [3] Johansen A. // Randers Fjorde Naturhistorie. Copenhagen, 1918. P. 393—444. — [4] Freeman R. F., Rigler F. H. The responses of *Scrobularia plana* (Da Costa) to osmotic pressure changes // J. Mar. Biol. U. K. 1957. Vol. 36. N 3. P. 553—567. — [5] Lassig J. The distribution of marine and brackish water lamellibranches in the northern Baltic area // Commentar. Biol. 1965. Vol. 28(5). N 1. P. 1—41. — [6] Бергер В. Я. Адаптация морских моллюсков к изменениям солености среды. Л., 1986. — [7] Голиков А. Н., Кусакин О. Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л., 1976. — [8] Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974. — [9] Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, 1939. — [10] Беляев Г. М. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1957. Т. 8. С. 321—353. — [11] Бергер В. Я. О приспособлениях к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков // Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976. С. 69—111. — [12] Наточин Ю. В. Реакция мидий на отдельные изменения осмотической концентрации и солености среды // Ж. общ. биол. 1966. Т. 27. № 14. С. 473—479. — [13] Голиков А. Н., Смирнова Н. Ф. Устойчивость некоторых видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков губы Чупа (Белое море) к экстремальным воздействиям в связи с проблемой эволюции резистентности // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974. С. 307—319. — [14] Бергер В. Я., Луканин В. В. О механизме вертикального распределения беломорских моллюсков *Mytilus edulis* L. и *Littorina saxatilis* (Olivi) // Промысловые двустворчатые моллюски — мидии и их роль в экосистемах. Л., 1979. С. 16—18. — [15] Бергер В. Я., Луканин В. В., Лапшин В. В. Дыхание некоторых литоральных беломорских моллюсков в процессе акклимации к изменениям солености среды // Экология. 1970. Т. 5. С. 69—72. — [16] Бергер В. Я., Харазова А. Д. Исследование субстациональных изменений и синтеза белка в процессе адаптации некоторых беломорских моллюсков к пониженной солености среды // Цитология. 1971. Т. 13. № 10. С. 1299—1308. — [17] (Наточин Ю. В., Бергер В. Я., Хлебович В. В. и др.) Natochin Ju. V., Berger V. Ja., Khlebovich V. V. et al. The participation of electrolytes in adaptation mechanisms of intertidal molluscs cells to altered salinity // Comp. Biochem. Physiol. 1979. Vol. 63A. N 1. P. 115—119. — [18] Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978. 555 с. — [19] Креславский А. Г. Экологические структуры популяций и организация изменчивости // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1984. Т. 89. Вып. 5. С. 50—63. — [20] Сергиевский С. О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Вопросы теории адаптации. Л. С. 41—58. — [21] Сергиевский С. О. Анализ фенотипической структуры одной аномальной популяции *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1984. Вып. 3. С. 96—102. — [22] Clarke B. Some contributions of snails to the development of ecological genetics // Ecological genetics: the interface. New York; Heidelberg; Berlin, 1978. P. 159—170. — [23] Бергер В. Я., Сергиевский С. О. Различия адаптивных реакций на изменения солености среды у особей *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia), отличающихся по окраске раковины // Биол. моря. 1986. № 1. С. 36—41. — [24] Сергиевский С. О., Бергер В. Я. Физиологические различия основных фенотипов окраски раковины брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* // Биол. моря. 1984. № 2. С. 36—44. — [25] Сергиевский С. О. Комплексный анализ полиморфизма (на примере брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* L.) // Ж. общ. биол. 1987. Т. 48. С. 675—686. — [26] Сергиевский С. О. Фенотипическая структура популяций брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* (L.) в эстуарии реки КЕРЕТЬ (Белое море) // Биол. моря. 1985. № 3. С. 44—53.

Поступила 15 II 1990

EVOLUTION OF SALINITY ADAPTATIONS IN MARINE MOLLUSCS

V. Ya. Berger, S. O. Sergievskii

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences, Leningrad