

Б. З. Кауфман

ГАЛОПРЕФЕРЕНТНОЕ ПОВЕДЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРЭСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Галопреферентна поведінка деяких прісноводних безхребетних. Кауфман Б. З. — В результаті дослідження галопреферентної реакції у ряду видів прісноводних та едафобіонтичних безхребетних встановлено, що позитивну реакцію на невисоку соленисть виявляють переважно первинноводні, тобто такі, що мають безпосередніх морських предків, форми; негативну — вторинноводні та первиннопрісноводні організми з більш давньою адаптацією до життя у прісних водах. Еволюційні причини виявлення реакції галопреферентума є аналогічні до реакції термопреферентума.

К л ю ч о в і с л о в а: безхребетні, поведінка, прісні води, солоні води, галопреферентум.

Halopreferent Behaviour of Certain Invertebrates. Kaufmann B. Z. — A study of halopreferent behaviour in certain freshwater and edaphobiont invertebrates showed that positive response to low salinity displays mostly primary aquatic, i. e. those evolved directly from marine ancestors; negative — secondary aquatic and/or primary fresh water organisms with older adaptation for life in fresh waters. Evolutionary reasons for halopreferent response are considered to be analogous to those of thersopreferent behaviour.

К е у w o r d s: invertebrates, behaviour, fresh waters, salt waters, halopreferendum.

Галопреферентное поведение относится к наименее изученным преферентным реакциям беспозвоночных. Немногочисленные результаты исследований морских форм показывают, что в экспериментальных условиях далеко не всегда избирается та соленисть, при которой они обитают в настоящее время. Так, например, беломорские *Hydrobia ulvae* избирают в градиенте концентрации более высокие, чем в местах их обитания, соответственно 24 и 27‰ (Хлебович, Львова, 1975); олигохеты *Marionina preclitellochaeta*, отловленные в зоне 6‰, в эксперименте избирали 0,2—0,3‰ (Jansson, 1962). Аналогичные феномен отмечен и для некоторых ракообразных. Однако наиболее интересным представляется факт положительной реакции на соль ряда типично пресноводных форм, в частности *Daphnia magna* и *Cyclops* sp., отмеченный ранее (Постникова, 1938), но не подкрепленный, к сожалению, дальнейшими исследованиями. Вместе с тем, подробные и детальные исследования поведения подобных организмов могут дать важный материал для обсуждения возможных эволюционных предпосылок такой реакции. В связи с этим, нами было проведено изучение галопреферентума ряда пресноводных и эдафобионтных форм (список исследованных видов приведен в таблице).

Применялась методика, разработанная и описанная ранее (Хлебович, Львова, 1975; Тогобецкая, 1982), в которую какие-либо принципиальные изменения не вносились. Градиент создавался с помощью искусственной (Шубравый, 1983) и стандартной морской соли в концентрациях от 2 до 24 о/оо. Достоверных различий в поведении при использовании того или другого растворов выявить не удалось. В экспериментах с наземными формами в качестве субстрата использовали 4-миллиметровые слои фильтровальной бумаги, пропитанные растворами соли. Опыты проводили в интервале 9—12 ч в 3—4-кратных повторностях. На протяжении эксперимента поддерживалась постоянная температура и освещенность.

Результаты и обсуждение. Анализ поведения беспозвоночных, непосредственно не связанных в настоящее время с морской средой, в экспериментально созданном галоградиенте показывает, что в целом их можно разделить на 2 группы. Одну из них составляют животные, отрицательно реагирующие даже на минимальную из предлагаемых соленистей, другую — животные, активно избирающие ту или иную зону. Объяснить это чисто экологическими причинами нельзя. Представители обеих групп зачастую встречаются в одних и тех же биотопах. Кроме того, в случае положительной реакции значения преферентума для животных, относящихся к одному биоценозу могут различаться.

Подавляющее большинство беспозвоночных, активно проявляющих реакцию галопреферентума, являются первичноводными пресноводными животными, имеющими явно недавнее морское происхождение (таблица). К этой группе относятся исследованные ракообразные и, что очень важно, галопреферентное поведение проявляется не только у взрослых, но и у ювенильных особей этих беспозвоночных (например, *Streptocephalus torvicornis* — Кауфман, 1987). Такая активная реакция отмечена как у филогенетически разновозраст-

Значение галопреферендума у некоторых беспозвоночных

Halopreferendum values for Certain invertebrates

Вид	Средняя предпочитаемая соленость, ‰	Соленость, избираемая максимальным количеством особей, ‰	Примечание
<i>Dugesia lugubris</i>	3	3	
<i>D. tigrina</i>	0	0	
<i>Bradibaena fruticum</i>	3—4	3—4	наземные, Кауфман, 1988
<i>Viviparus viviparus</i>	0	0	там же
<i>Planorbarius corneus</i>	0	0	там же
<i>Lymnaea palustris</i>	0	0	там же
<i>Anisus spirorbis</i>	0	0	там же
<i>Costatella integra</i>	0	0	там же
<i>Pomacea paludosa</i>	0	0	там же
<i>Aeolosoma niveum</i>	0	0	
<i>Tubifex tubifex</i>	ок.1		Тогобещкая, 1982
<i>Lumbriculus variegatus</i>	0	0	Кауфман, 1986
<i>Enchytraeus albidus</i>	5	5	эдафобионт
<i>Lumbricus rubellus</i>	3	1,5	эдафобионт
<i>Daphnia magna</i>	3		Постникова, 1938
<i>Cyclops</i> sp.	3		там же
<i>Eucyclops serrulatus</i>	3—4	2,5—3	
<i>Scapholebris micronauta</i>	3	3	
<i>Moina macrocopa</i>	3	1,5	
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	4	2,5	Кауфман, 1987
<i>Caenestheria</i> sp.	2,5—3	2,5—3	
<i>Leptestheria dahalacensis</i>	2,5—3	2,5—3	
<i>Pontoporeia affinis</i>	5	5—6	
<i>Asellus aquaticus</i>	2	0—1,5	Кауфман, 1994
<i>Lepidurus apus</i>	3	1,5	
<i>Chironomus plumosus</i>	0	0	
<i>Sigara distincta</i>	2	0	имаго; Кауфман, 1987a
<i>Nemoura cinerea</i>	2	0	
<i>Hybomitra</i> sp.	1,5	0	
(прием. <i>H. bimaculata</i>)			
<i>Aedes communis</i>	1,5	0	личинки и куколки
<i>Culex p. pipiens</i>	1,5—2	0—1,5	личинки и куколки
<i>Calliphora vicina</i>	8	8	некрофаги
<i>Drosophila melanogaster</i>	6	5	некрофаги
<i>D. pseudoobscura</i>	5—6	5	некрофаги
<i>Helodes minuta</i>	4	7	
<i>Hirudo medicinalis</i>	4,7	4,7	гематофаги
<i>Herpobdella nigricollis</i>	6,7	4,5	гематофаги
<i>Hypoaspis aculeifer</i>	7	7	эдафобионт
<i>Uroseius</i> sp.	4—5	5	эдафобионт

Примечание: все насекомые исследовались на стадии личинки.

ных видов, так и у экологически существенно различающихся животных, например, щитней *Pontoporeia affinis*, обитателей временных водоемов, образующихся в результате таяния снега, и изопод *Asellus aquaticus* (Кауфман, 1994). Показатели солености, избираемой различными ракообразными, имеют, в целом, сравнительно небольшие различия, максимум же не превышает 5—6‰ (таблица). Анализ поведения изученных нами других беспозвоночных из этой группы позволяет предположить, что вообще максимальные значе-

ния нормальной галопрерферентной реакции для таких пресноводных форм соответствуют этим или несколько большим показателям солености.

При этом избираемая соленость может отличаться у систематически близких видов. К примеру, планарии *Dugesia lugubris* избирают зону 3‰, тогда как *D. tigrina* проявляют строгую негативную реакцию (Кауфман, 1985). Это соответствует естественному распространению этих турбеллярий: первый вид отмечен даже в солоноватых водах, второй — высокоадаптирован к пресным водоемам.

Как уже говорилось, к данной группе относятся преимущественно беспозвоночные, недавно вселившиеся в пресные воды. В этой связи особый интерес вызывает поведение пиявок, как преимущественно древних пресноводных животных. Одним из возможных объяснений их положительной реакции может быть следующее предположение. В эволюции этой группы происходил переход некоторых представителей в море, а затем — возврат в пресные водоемы (Лукин, 1976). Возможно, этим путем прошли предки изучавшихся нами видов пиявок, что обуславливает соответствующую прерферентную реакцию. Определенное значение может, видимо, иметь и специфика питания пиявок (гематофагия). Древнее пресноводное происхождение имеют и олигохеты (Финогенова, 1969; Тимм, 1983). Однако их эдафобионтные представители, *Enchytraeus albidus* и *Lumbricus rubellus*, в экспериментальных условиях положительно реагируют на соль, а зоны, избираемые первым видом, приближаются к максимальным значениям. В то же время, водные формы *Tubifex tubifex* (Тогобецкая, 1982) и *Lumbriculus variegatus* (Кауфман, 1986) галонегативны. Такие различия объясняются, по-видимому, теми же причинами, что и у пиявок.

Вторую группу составляют преимущественно первичнопресноводные (упоминавшиеся выше олигохеты) и вторичноводные (личинки и имаго насекомых) беспозвоночные. Среди последних имеются виды, способные нормально существовать и развиваться в солоноватых и даже полносоленых водах (необходимо отметить, что большинство насекомых не обитает, как правило, при солености выше 2,5 ‰, за исключением личинок некоторых двукрылых, веснянок и некоторых других, преимущественно высокоспециализированных форм (Pearse, 1950), однако это практически не отражается на их прерферентных, в отличие от резистентных, реакциях.

Вместе с тем среди изученных нами личинок насекомых есть и обладающие позитивной реакцией — трясинник *Helodes minuta*, *Drosophila melanogaster*, *D. pseudoobscura*, *Calliphora vicina*. Объяснить причины поведения первого вида в настоящее время затруднительно, поскольку он практически не изучен, известна лишь способность его личинок поглощать хлориды преимущественно через кишечник, а не через анальные бугорки (Проссер, Браун, 1967), что, возможно, каким-то образом связано с отмеченной особенностью галопрерферендума. У остальных прослеживается связь с особенностями среды обитания: питание и существование в разлагающихся остатках растительного и животного происхождения, обладающих повышенным содержанием солей. Интересно, что содержание хлоридов в гемолимфе личинок *Drosophila* ниже, чем в частности, кровососущих комаров (соответственно 20 и 35—40% общей осмотической концентрации (Проссер, Браун, 1967), что, по-видимому, в определенной степени компенсируется особенностями условий обитания и связанными с этим поведенческими реакциями. Повышенная минерализация среды обитания объясняет и выработку, по-видимому, как и в первом случае — вторичной, положительной реакции у эдафобионтных гамазовых (*Hypoaspis aculeifer*) и уроподовых (*Uroseius* sp.) клещей, и особенности их поведения имеют, таким образом, очевидную экологическую обусловленность.

Особый интерес представляет изучение галопрерферентного поведения

пресноводных моллюсков. По результатам экспериментов они должны быть отнесены ко второй группе, так как обладают негативной реакцией. В отличие от них, наземные гастроподы *Bradibaena fruticum* и *Deroceras reticulatum* (Кауфман, 1990) активно избирают зону 3-4‰. Причины этого феномена уже разбирались нами ранее (Кауфман, 1988). На данном примере очень удобно рассмотреть сопряженность изменений среды обитания и преферентной реакции.

Проникновение моллюсков в пресные воды происходило различными путями. Наиболее простой — непосредственное проникновение через опресненные участки литоральной зоны. Он характерен, например, для живородки *Viviparus viviparus*. Второй, значительно более сложный, состоял из нескольких этапов: выход через освоение литорали на сушу, а затем — переход в пресные водоемы. Такой путь прошли предки современных Pulmonata (Старобогатов, 1970). На первой стадии, то есть при выходе на сушу, у предковых форм сохранялась положительная реакция на невысокую концентрацию соли, подтверждением чего и может служить поведение *Bradibaena fruticum* и *Deroceras reticulatum*. По-видимому, выход моллюсков на сушу происходил в местах с повышенной минерализацией, что существенно облегчало первичную адаптацию и согласуется с современным распространением наземных гастропод. На втором этапе, при переходе в пресные водоемы, позитивная реакция галопреферендума исчезает окончательно.

Несмотря на отсутствие промежуточного этапа в эволюции первичноводных моллюсков, реакция галопреферендума у взрослых особей этих видов также не проявляется. Вместе с тем личинки Viviparidae и ряда других групп (например, Unionidae) не способны развиваться в пресной воде, что послужило одной из причин появления у этих животных живорождения (первые) или личиночного паразитизма (вторые) (Хлебович, 1974). Адаптационная стратегия этих форм, таким образом, подразумевала кардинальное изменение взрослых животных, сохраняя специфически выраженную реакцию галопреферендума, реализуемую за счет изменений материнского организма (живорождение) или образа жизни (паразитизм) у консервативных личинок. Известным подтверждением сказанному может служить сравнительный анализ солевой резистентности одного из наиболее уязвимых звеньев — сперматозоидов. Выяснилось, что у наземных моллюсков продолжительность их движения максимальна при 6‰, а у вторичноводных — при 4‰ (Хлебович, Луканин, 1970), что аналогично снижению значений галопреферендума от наземных к вторичноводным формам. Интересно, что весьма близкий путь адаптации к пресной воде характерен и для ряда других организмов, включая и развитие у них живорождения, в частности у полихет семейства Nereidae (Хлебович, 1974). Это дает основания предполагать, что реакция галопреферендума проявляется у них сходным образом. Следовательно, пресно-первичноводные организмы, имеющие морское происхождение, обладают положительной галопреферентной реакцией.

Ранее (Кауфман, 1985) рассматривалась реакция термопреферендума, значения которого у ряда видов не совпадают с температурными параметрами в их естественных местообитаниях. В связи с этим нами высказывалось предположение о проявлении изначально сформированной, фоновой, реакции вида на температуру, т.е. выбор зоны, в известной степени отражающей термические условия формирования вида. Эволюционные особенности животных, входящих в состав двух выделенных по отношению к солености групп позволяют предположить, что и в случае галопреферендума наблюдается аналогичный феномен. Эта аналогия подкрепляется еще и тем, что реакция галопреферендума у некоторых видов слабо зависит от условий предварительного содержания (Jansson, 1962), факт, отмеченный и для термопреферендума. Причины и

механизм проявления как термо-, так и галопререферендумов неясны. Сравнение избираемой тем или иным видом солености с соленостью его внутренней среды показывает, что эти величины довольно близки, следовательно одной из причин такой реакции может быть потенциальная возможность выравнивания осмотического давления (Беляев, 1950 и др.). Однако наиболее очевидный положительный эффект в данном случае достигается у животных, которых по нашей классификации можно отнести к первой группе, что, по-видимому, связано с их эволюционной историей. Особенности поведения пиявок, по сравнению с другими первично-пресноводными организмами, можно в известной степени объяснить возможностью снижения энергозатрат, идущих на поддержание солевого баланса организма, поскольку питание кровью сдвигает солевой баланс между организмом и средой.

Очень сложен вопрос о механизмах закрепления галопререферентной реакции. Длительный период существования в измененных условиях (при другом термическом режиме, более низкой или высокой солености) должен, казалось бы, изменить и реакцию на фактор среды. Однако в данном случае наблюдается лишь определенная корректировка. Избираемая соленость незначительно отклоняется (в сторону максимума) от значений критической солености. Наиболее приемлемое объяснение предполагает теория действия "дремлющих генов" и "фенотипических окон" (Цукеркандль, Полинг, 1964; Лабас, Хлебович, 1974, 1976). Согласно этой теории, возможно функционирование генов, возникших в ходе эволюции в ответ на действие определенного фактора или его дозы, а затем при изменении условий существования перешедших в неактивное состояние, но сохранившихся в геноме. Высказывалось предположение, что пробуждение дремлющих генов может провоцироваться возвращением в древний покинутый биотоп (Лабас, Хлебович, 1976). Подтверждением может служить обнаруженное сохранение термозависимых ферментов, вновь начинающих функционировать при возврате к прежним условиям (Хочачка, Сомеро, 1977). Изучение же гало- и термопререферентного поведения показывает, что проявление изначальных реакций может стимулироваться и стрессовыми условиями эксперимента (Кауфман, 1985).

В связи с этим становится понятной и причина незначительных различий избираемой в градиенте солености. Заселение пресных водоемов морскими формами могло осуществляться только через единый для всех промежуточный этап — освоение распресненных участков, соленость которых близка к пререферентной. Наглядным примером тому может служить морской ледниковый реликт Йольдиевого моря *Pontoporeia affinis*, происхождение, история и физиологические особенности которого исследованы достаточно полно (Виноградов, 1973). Общность условий становления различных групп современных пресноводных животных обусловила сходство черт их галопререферентного поведения.

Таким образом, результаты проведенных исследований галопререферендума, равно как термопререферендума (Кауфман, 1985) позволяют предположить возможность закрепления в геноме и последующего проявления некоторых пререферентных реакций, отражающих условия происхождения и становления вида. Подтверждением тому может служить способность ряда беломорских беспозвоночных, имеющих баренцевоморское происхождение, акклиматизироваться к солености, соответствующей условиям предкового водоема, или адаптация пресноводного *Gammaracanthus lacustris* — к полносоленой морской воде, среде обитания его непосредственного предка *G. loricatus* (Хлебович, 1981).

- Белыев Г. М. Осморегуляторные способности низших ракообразных материковых вод // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1950. — 2. — С. 194—213.
- Виноградов Г. А. Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1973. — 21 с.
- Кауфман Б. З. Возможное эволюционное значение реакции термопреферендума пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. — 1985. — 46, N 4. — С. 509—515.
- Кауфман Б. З. Преферентное поведение *Lumbriculus variegatus* Mull (Oligochaeta). — Киев, 1986. — 9 с. — Деп. в ВИНТИ N 6629-B86.
- Кауфман Б. З. Преферентное поведение некоторых гидробионтов при изменении среды обитания // Гидробиол. журн. — 1987. — Вып. 6, N 23. — С. 66—70.
- Кауфман Б. З. Некоторые особенности преферентного поведения *Sigara distincta* Fieber, 1848 (Hemiptera, Corixidae) // Биол. внутр. вод : Информ. бюл. — 1987а. — N 76. — С. 49—60.
- Кауфман Б. З. Гало-преферентное поведение брюхоногих моллюсков и некоторые особенности их эволюции // Притоки Онежского озера. — Петрозаводск, 1988. — С. 29—32.
- Кауфман Б. З. Некоторые особенности преферентного поведения слизня сетчатого *Deroceras reticulatum* // Зоол. журн. — 1990. — 69. вып. 7. — С. 145—147.
- Кауфман Б. З. Гало- и рН-преферентное поведение водяного ослика *Asellus aquaticus* и некоторые аспекты эволюции вида // Вестн. зоологии. — 1994. — N 4/5. — С. 76—80.
- Лабас Ю. А., Хлебович В. В. Генная регуляция и эволюция // Отчетная науч. сессия по итогам работ 1973 г. : Тез. докл. — Л., 1974. — С. 17—18.
- Лабас Ю. А., Хлебович В. В. "Фенотипическое окно" генома и прогрессивная эволюция // Соленостные адаптации водных организмов. — Л., 1976. — С. 4—25.
- Лукин Е. И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Пиявки. — Л., 1976. — 484 с. — (Фауна СССР; Т.1).
- Постникова Л. К. К методике изучения предпочитаемой температуры и солености водными животными // Зоол. журн. — 1938. — 17, вып. 2. — С. 342—344.
- Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. — М., 1967. — 766 с.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. — Л., 1970. — 372 с.
- Тимм Т. Э. О происхождении и филогенезе водных олигохет // Водные малощетинковые черви : Материалы 4 Всесоюз. симпоз. — Тбилиси, 1983. — С. 109—113.
- Тогобецкая Л. Т. Избирательность *Tubifex tubifex* по отношению к концентрации растворов соли // Гидробионты в загрязненной среде. — Фрунзе, 1982. — С. 41—46.
- Финогенова Н. П. Олигохеты бассейна Понто-Каспия (низовья и эстуарные образования некоторых рек, Черное, Азовское и Каспийское моря) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1969. — 20 с.
- Цукеркандль Э., Полинг Л. Молекулярные болезни, эволюция и генная разнородность // Горизонты биохимии. — М., 1964. — С. 148—173.
- Хочска П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. — М., 1977. — 398 с.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. — Л., 1974. — 236 с.
- Хлебович В. В. Аклиматизация животных организмов. — Л., 1981. — 136 с.
- Хлебович В. В., Луканин В. В. Выживаемость сперматозоидов некоторых моллюсков в морской воде разной солености // Докл. АН СССР. — 1970. — 192, N 1. — С. 203—204.
- Хлебович В. В., Львова Т. Г. Соленостный преферендум беломорской *Hydrobia ulvae* // Зоол. журн. — 1975. — 54, вып. 2. — С. 175—180.
- Шубравый О. И. Аквариум с искусственной морской водой для содержания и разведения примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* и других мелких беспозвоночных // Там же. — 1983. — 62, вып. 4. — С. 618—621.
- Jansson B.-O. Salinity resistance and salinity preference of two oligochaetes *Aktedrillus monospermathecus* Knollner and *Marionina preclitellochaeta* n.sp. from the intescial fauna of marine sandy beaches // Oikos. — 1962. — 13, N 2. — P. 293-305.
- Pearse A. S. The emigrations of animals from the sea. — New-York, 1950. — 211 p.

Институт биологии Карельского научного центра РАН
(185610 Петрозаводск)

Получено 20.02.95