

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ

На правах рукописи

КАШЕНКО
Светлана Дмитриевна

УДК 576.32:591.044.3:594.12

АДАПТАЦИИ К ТЕМПЕРАТУРЕ И ОПРЕСНЕНИЮ НЕКОТОРЫХ
ВИДОВ ХИТОНОВ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО НА РАЗНЫХ
СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

03.00.18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Владивосток
1937

Работа выполнена в Институте биологии моря ордена Трудового Красного Знамени Дальневосточного отделения АН СССР, г. Владивосток.

Научный руководитель: академик АН СССР, доктор биологических наук А.В.Жирмунский

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор О.И.Белогуров;
кандидат биологических наук, В.С.Левин

Ведущее учреждение: Зоологический институт АН СССР
(г. Ленинград)

Защита состоится "4" мая 1988 г. на заседании Специализированного совета по присуждению учёной степени кандидата наук К 003.66.01 при Институте биологии моря Дальневосточного отделения АН СССР по адресу: 690022 Владивосток, проспект Т ДВО АН С

С дис
ДВО АН С

Автор

Уче
Специали
кандидат

моря
библиотека

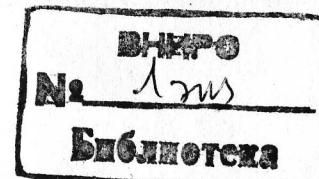
Гнездилова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблемы адаптации гидробионтов к абиотическим факторам среды представляют существенный интерес и для теории, и для практики (Жирмунский, 1966). Морские беспозвоночные из прибрежных зон моря на протяжении жизни подвергаются воздействию значительно изменяющихся в течение суток и в разные сезоны абиотических факторов среды, основными из которых являются температура и солёность морской воды. Всё возрастающее влияние антропогенных воздействий, приводящих к загрязнению морских акваторий, изменению их гидрологического и гидрохимического режимов (солёности, температуры, pH, содержания O_2 и др.) также ставит свои задачи перед исследователями. Большую роль в решении задач играет изучение реакций гидробионтов, в частности моллюсков, на изменение факторов внешней среды.

Моллюски - это очень разнообразный тип животных, обитающих как в морской и пресной водах, так и на суше. Наиболее древним, примитивным и мало эволюционировавшим морфологически классом считают хитонов. Хитоны, или панцирные моллюски (Polyplacophora), довольно многочисленная и широко распространенная на шельфе группа животных. Они играют немаловажную роль в прибрежных биоценозах. Это объект питания рыб, птиц, крабов, морских звёзд и таких важных промысловых животных как каланы. В Северной Америке и Азии, на Бермудских островах местные жители употребляют крупные виды хитонов в пищу. Ямамото (Yamamoto, 1956) отметил, что хитоны являются прекрасными индикаторами подходящих условий мест обитания для вселения гребешков при их разведении. Самую высокую выживаемость спата гребешков наблюдали в местах поселения хитонов. Интересна роль этих моллюсков, обитающих на устричниках. Они используют в пищу сине-зеленые водоросли, пронизывающие слой отмерших раковин, соскабливая этот слой. Таким образом, хитоны, вероятно, способствуют более быстрому введению в круговорот веществ, необходимых устрицам для построения раковины.

Известно, что способность морских моллюсков переносить значительные колебания факторов среды в местах с неустойчивым гидрологическим режимом обусловлена приспособлениями, осуществляемыми на организменном, клеточном и молекулярном уровнях организации. Панцирные же моллюски обитают от литорали до ультраабиссали (Жиренко, 1977). В мировой и отечественной литературе работ по экологии



и адаптациям хитонов к абиотическим факторам среды очень мало.

Цель нашей работы заключалась в изучении экологии и прежде всего температурных и соленостных адаптаций некоторых наиболее массовых видов хитонов из прибрежных вод залива Петра Великого. Хитоны – донные животные. Личинки же большинства панцирных моллюсков имеют пелагический период развития, в процессе которого они могут встречаться с опреснением морской воды.

Исходя из выше изложенного, были поставлены следующие задачи:

1. Исследовать отношение к высокой температуре хитонов на организменном и клеточном уровнях на разных этапах онтогенеза.
2. Изучить адаптации хитонов к опреснению внешней среды на организменном и клеточном уровнях на разных этапах онтогенеза.

Научная новизна. В результате проведенных исследований впервые изучены температурные и соленостные адаптации нескольких видов хитонов из залива Петра Великого на организменном и клеточном уровнях на разных стадиях онтогенеза. Обнаружены межпопуляционные различия по отношению к солености внешней среды у двух популяций одного вида хитонов. Впервые установлено, что диапазон солености, в котором возможен нормальный эмбриогенез хитонов, и толерантный диапазон их пелагических личинок, совпадают с толерантным диапазоном взрослых животных. Показано, что если во время размножения хитонов опреснение морской воды не будет опускаться ниже значений солености толерантного диапазона взрослых животных, эмбриогенез и личиночное развитие хитонов не будут испытывать значительных отклонений от нормы.

Научное и практическое значение. При изучении соленостных адаптаций хитонов на разных стадиях онтогенеза было обнаружено, что нижние пределы солености морской воды, при которых нормально проходят процессы эмбрионального и личиночного развития хитонов, совпадают с нижней границей соленостного толерантного диапазона взрослых животных, что подтверждается и для других моллюсков (литературные данные). Таким образом, определяя толерантный диапазон беспозвоночных по активности 100 % животных, можно получить информацию (в течение часа) о возможности акклиматизации моллюсков в новых гидрологических условиях (изменение солености в сторону опреснения), либо прогнозировать оседание личинок в аномальные годы (значительное и длительное опреснение во время нереста и личиночного развития). Эти данные могут иметь практическое значение

для рационального ведения марикультуры моллюсков с пелагическим типом личиночного развития.

Результаты исследования могут быть также использованы в курсе зоологии беспозвоночных в высших учебных заведениях. **Тезис**

Основные положения, выносимые на защиту: 1) уровни устойчивости целых организмов, клеток и личинок изученных хитонов зависят от географического распространения и вертикального распределения моллюсков; 2) в экстремальных условиях более длительное переживание хитонов обеспечивают адаптации на организменном уровне (мощный перинтум), в условиях же длительных опреснений ведущую роль играет значительная осморезистентность клеток; 3) диапазон солености, в котором возможен эмбриогенез и личиночное развитие хитонов совпадают по своим значениям с толерантным диапазоном взрослых животных.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на семинарах Лаборатории физиологической экологии Института биологии моря (Владивосток, 1981–1987); на Восьмом Всесоюзном совещании по изучению моллюсков (Ленинград, 1987); на конференции Института биологии моря, посвященной двадцатилетию создания Отдела биологии моря (Владивосток, 1987); на научном заседании совместного семинара Лаборатории морских исследований и Беломорской биологической станции Зоологического института (Ленинград, 1987); на Экологическом семинаре Института биологии моря (Владивосток, 1987).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 3 работы, 4 работы находятся в печати.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Она изложена на 246 страницах, в том числе – 127 страниц машинописного текста, 33 рисунка и 12 таблиц. Список цитируемой литературы включает 420 работ, в том числе 157 иностранных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ К ОСНОВНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Одним из основных факторов, ограничивающих распространение донных беспозвоночных в море, является температура. Приспособление пойкилотермных водных животных к изменению температуры среды обитания идет двумя путями: выработка эвритермности, либо выбор места обитания с устойчивым температурным режимом или с диапазоном

температур, не приводящих к гибели.

Показателем отношения организмов к изменению температуры является их теплоустойчивость. Показано, что теплолюбивые виды более устойчивы к воздействию высоких температур, чем холодноводные. Установлено, что теплоустойчивость водных организмов может понижаться в холодные зимние месяцы и повышаться летом, а также изменяться при акклимации в лабораторных условиях. Изменение организменной теплоустойчивости водных беспозвоночных в соответствии с изменениями температурных условий обитания находится в зависимости от температуры внешней среды и, вероятно, носит приспособительный характер. Была обнаружена видоспецифичность этого показателя (Kiple, 1954; Fry, 1957; Жирмунский, 1959; Graenkel, 1968; Сергеева, 1974 и др.).

Изучение клеточной теплоустойчивости представителей разных популяций одного и того же вида, обитающих в различных температурных условиях и находящихся в одинаковом функциональном состоянии, показало, что она практически не различается. Обнаруженная консервативность этого показателя позволила использовать теплоустойчивость клеток как видовой признак (Ушаков, 1955-1964). В то же время оказалось, что теплоустойчивость гамет, зигот, ранних стадий дробления также является консервативным видовым признаком. Обобщив данные по теплоустойчивости клеток, Б.П. Ушаков (1963, 1964) и В.Б. Андроников (1965) пришли к выводу, что теплоустойчивость клеток имеет для вида приспособительное значение преимущественно на начальных этапах онтогенеза. На более поздних стадиях её приспособительный характер, по-видимому, утрачивается, а теплоустойчивость соматических клеток взрослого организма, отражающая температурные условия существования вида, есть следствие раннеэмбрионального приспособления.

Для морских животных общая солёность морской воды является одним из основных абиотических факторов. Наибольшее влияние на организмы солёность оказывает в зонах с неустойчивым гидрологическим режимом. Изменение солёности морской воды оказывает прежде всего осмотическое действие на обитателей моря. Пойкилоосмотики или осмоконформеры не имеют приспособлений для поддержания постоянного осмотического давления внутренней среды, но тем не менее многие из них обитают в условиях значительных колебаний солёности морской воды благодаря наличию разнообразных адаптаций к изменя-

щейся солёности.

Приспособление водных животных к абиотическим факторам среды осуществляется на разных уровнях организации - от организменного до молекулярного. Одни животные, свободно передвигающиеся, активно выбирают среду, необходимую для нормальной жизнедеятельности, другие, избегая контакта с опреснением, закапываются в песок. Прикрепленные и медленно передвигающиеся животные могут лишь какое-то время изолироваться от среды. Исследование роли поведенческой реакции изоляции привело к заключению, что это одна из адаптаций к резкому изменению солёности морской воды, приводящая к изоляции внутренней среды, для обеспечения выживания организма (Беллев, Зеллиман, 1950; Карпевич, 1955; Беллев, 1957; Васильева и др., 1960; Todd, 1964, и др.), но на ограниченное время. Однако, морские беспозвоночные могут переносить значительные понижения солёности и на довольно продолжительное время. Установлено, что клетки морских моллюсков обладают значительной устойчивостью к изменению солёности морской воды. Клеточная устойчивость коррелирует с условиями обитания животных и в определенных пределах может меняться при изменении солёности условий во внешней среде. Исследование клеточных реакций на изменение солёности внешней среды привело к выводу о том, что в адаптации к новой солёности принимают участие клеточные механизмы (Ильинская, Ушаков, 1952; Жирмунский, 1962, и др.). Последующими работами было показано, что при постоянном действии солёности происходят структурные перестройки белковых молекул в клетках. Высказано предположение, что активация синтетической деятельности клеток, после её угнетения, вероятно, может репарировать повреждение путём замены альтерированных макромолекул вновь синтезированными, а также переходом на ферменты и изоферменты, более приспособленные функционировать в новых солёностных условиях (Бергер и др., 1975; Бергер, 1986).

Пойкилоосмотики не способны к осморегуляции. Концентрация осмотически активных веществ в гемолимфе и внеклеточных жидкостях пассивно следует за изменениями солёности внешней среды. Существует ряд адаптаций, направленных на предотвращение значительных изменений объёма и ионного состава клеток, связанных с колебаниями солёности среды обитания. К таковым относятся способность клеток к аминокислотной изосмотической регуляции, которая является универсальной для клеток различных животных (Flockin, Schoffe -

niels, 1969; Lange, 1972; Gilles, 1975, 1979; Baginski, Pierce, 1977, и др.), а также изменение содержания воды и концентрации неорганических ионов в клетках (Наточин, Бергер, 1979; Natochin et al., 1979, и др.).

В ходе онтогенетического развития происходит увеличение эврибионтности животных от гамет до взрослых организмов. Более уязвимыми для морских беспозвоночных считаются эмбриональная стадия и оседание на субстрат. Таким образом, ранние стадии развития имеют ограниченные возможности приспособления к колебаниям солёности морской воды.

Хитоны относятся к пойкилотермным и пойкилоосмотическим животным. Это типичные морские организмы, не встречающиеся в пресных водах и не выдерживающие значительного опреснения внешней среды.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выбор объектов осуществлялся таким образом, чтобы исследовать адаптации хитонов филогенетически удалённых друг от друга, но обитающих в одних экологических условиях, а также хитонов, относящихся к одному виду, но населяющих биотопы, несколько различающиеся по температурному и солёностному режимам. Для проведения исследований были выбраны зал. Восток и Посёта (Японское море, зал. Петра Великого). Фауна хитонов в этих заливах близка. В зал. Посёта моллюски, обитающие в небольших бухтах, удалённых от выхода в открытое море, на глубине 1,5–2 м, могут испытывать действие значительных опреснений и на более продолжительное время, чем в зал. Восток. Температура воды летом в зал. Посёта, в местообитании хитонов, почти всегда на 2–3 °C выше, чем в местообитаниях хитонов в зал. Восток.

При написании работы использовалась система панцирных моллюсков, предложенная Я.И. Старобогатовым и Б.И. Сиренко (1975). Изучали температурные и солёностные адаптации пяти массовых видов хитонов: субтропического *Acanthochiton rubrolineata* (Lischke) и широко распространённого boreального *Cryptochiton stelleri* (Middendorff, 1847) из сем. *Acanthochitonidae*; субтропическо-низкобoreального *Ischnochiton hakodadensis* Pilsbry и низкобoreального *Lepidozona albrechti* (Schrenk) из сем. *Ischnochitonidae*, а также низкобoreального *Tonicella undosaerulea* Sirenko из сем. *Tonicellidae*. Исследованные виды хитонов различаются по глубинам обитания. *A. rubrolineata* поселяется до глубины 5 м; *I. hakoda* —

densis — до 28 м (у о. Монерон до 60 м); *L. albrechti* — до 25 м; *T. undosaerulea* — до 30 м; *C. stelleri* — до 55 м. Четыре вида, кроме *T. undosaerulea*, встречаются на литорали (Яковлева, 1952; Сиренко, 1976, 1980).

Эксперименты выполнялись на биологической станции Восток Института биологии моря с 1981 по 1985 гг. Животных отлавливали в зал. Восток и зал. Посёта из одних и тех же биотопов с глубины 1,5–2 м. Все моллюски, собранные при разных температурных и солёностных условиях, перед экспериментами содержались при температуре 20–22 °C и солёности 31–32,5‰ в течение 10–15 сут, каждый вид отдельно. В период акклимации и длительных экспериментов животных обеспечивали пищей. Воду аэрировали и меняли ежедневно. Акклимации не подвергались лишь животные, у которых определяли теплоустойчивость по сезонам года и хитоны *C. stelleri*, собранные на глубине 16–17 м при температуре 16 °C.

Теплоустойчивость моллюсков, клеток ресничного эпителия жабр и личинок определяли при различных постоянных высоких температурах. Уровень теплоустойчивости оценивали по времени от помещения исследуемого объекта в морскую воду заданной температуры до его гибели. По средним данным опытов строили полулогарифмические кривые зависимости времени переживания взрослых организмов, клеток и личинок от температуры. Для количественной характеристики теплоустойчивости использовали показатели t_1 и t_{10} (в °C) — высокие температуры, при которых объект исследования погибал за 1 или 10 мин (Жирмунский, 1960).

При исследовании адаптации хитонов к опреснению температура морской воды поддерживалась на уровне 20–22 °C. Воду пониженной солёности готовили путём разбавления морской воды из зал. Восток пресной водой (Карпевич, 1960).

Устойчивость взрослых организмов, клеток ресничного эпителия жабр, личинок и сперматозоидов тестировали по продолжительности их переживания от помещения в разбавленную морскую воду (от 32 до 0‰) до гибели. Устойчивость моллюсков к обсыханию определяли по их способности восстанавливать двигательную активность через сутки по возвращении их в морскую воду после пребывания от 2 до 7 ч вне воды.

Влияние опреснения на дробление оплодотворённых яйцеклеток, начало биения прототроха, выход сформировавшихся трохофор из яйцевых оболочек и личинок проводили путём наблюдения под биноклем.

Толерантность хитонов к изменению солёности тестировали по количеству моллюсков (в %), активных через 1 ч после помещения их в морскую воду различной солёности (от 32 до 0‰, с интервалом в 2‰). При часовой экспозиции животные проявляют своё отношение к определенной дозе фактора, но не успевают акклиматизироваться к новой солёности и изменить свою толерантность (Бергер, 1971, 1976).

Потенциальную солёностную толерантность определяли методом ступенчатой акклимации (Хлебович, Кондратенков, 1971).

У личинок трёх видов хитонов была исследована реакция на действие освещения. Трохофор помещали в затемнённые чашки Петри, освещённые с одной стороны. Распределение личинок по отношению к источнику света тестировали визуально.

Результаты экспериментов обрабатывались статистически.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Глава 3. ОТНОШЕНИЕ ХИТОНОВ, ИХ КЛЕТОК И ЛИЧИНОК К ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

Залив Петра Великого расположен на стыке субтропической и умеренной зон. С юга в него проникают тёплые воды Цусимского течения, а с севера – холодные воды Приморского течения, что наряду с другими факторами создаёт предпосылки многообразия животных различных биогеографической принадлежности, населяющих эту часть Японского моря.

Хитоны являются пойкилотермными животными, не способными регулировать температуру своего тела. Исследованные в нашей работе виды – эвритермные организмы обитают в широком диапазоне температур (от -1,8 до +20–25 °C) и относятся к различным биогеографическим группировкам.

3.1. Результаты исследования теплоустойчивости хитонов разных видов, имеющих различное географическое распространение, но собранных на одной и той же глубине, показали различное отношение моллюсков к действию высокой температуры (табл. I). Так, субтропический вид *A. rubrolineata* имеет более высокий уровень организменной теплоустойчивости по сравнению с другими видами, что связано с его более южным ареалом и более высокими температурами существования. Менее теплоустойчивыми оказались близкие между собой филогенетически, а также по географическому распространению субтропическо-низкобореальный вид *I. hakodadensis* и низкобореальный вид *L. albrechtii*. Они имеют приблизительно одинаковые уровни организмен-

ной устойчивости к нагреву.

Вертикальное распределение исследованных видов соответствует выявленным различиям их теплоустойчивости. Наиболее теплоустойчивые *A. rubrolineata* населяют верхние (до глубины 5 м), хорошо прогреваемые в летнее время слои воды в мелководных, удалённых от выхода в открытое море бухтах. Менее теплоустойчивые *I. hakodadensis* и *L. albrechtii* встречаются на глубинах до 20–30 м, т.е. могут обитать в более холодных водах.

Таким образом, прослеживается зависимость между теплоустойчивостью целых организмов, их широтным и вертикальным распределением и верхними температурами существования видов.

Таблица I

Теплоустойчивость целых организмов, клеток и личинок хитонов из зал. Петра Великого

Вид, место сбора	Теплоустойчивость, °C					
	организмы		клетки		личинки (1 сут)	
	t ₁	t ₁₀	t ₁	t ₁₀	t ₁	t ₁₀
<i>I. hakodadensis</i> зал. Восток	43,0	40,4	41,1	38,6	40,4	38,3
<i>I. hakodadensis</i> зал. Посыета	42,8	40,2	40,7	39,2	-	-
<i>L. albrechtii</i> зал. Восток	42,6	40,4	41,0	38,0	40,7	38,2
<i>A. rubrolineata</i> зал. Посыета	45,6	43,1	43,5	42,0	44,2	42,0
<i>T. undosaerulea</i> зал. Восток	-	-	-	-	38,2	36,0
<i>C. stelleri</i> зал. Восток	-	-	35,9	33,5	-	-

3.2. Теплоустойчивость клеток имеет видовую специфичность, что позволяет использовать её как видовой признак (Ушаков, 1963; Жирмунский, 1966, и др.). При сопоставлении теплоустойчивости клеток хитонов разных видов выявляются значительные различия между ними по этому показателю. Закономерности, установленные на целых организмах, подтверждаются и на клеточном уровне (табл. I). *A. rubrolineata* обладают значительно более высоким уровнем теплоустойчивости клеток, чем остальные виды хитонов. Наименьшей теплоустойчивостью клеток обладает *C. stelleri*, широко распространённый высокобореальный вид, который имеет и более северный ареал. Приспособлен-

ность к более низким температурам среды обитания вынуждает его уходить на значительную глубину (16–17 м) в зал.Восток, где нет сильного прогрева воды летом. Промежуточное положение по теплоустойчивости клеток занимают *I.hakodadensis* и *I.albrechti* субтропическо-низкобореальный и низкобореальный виды, соответственно. Клеточная теплоустойчивость двух последних видов близка. Таким образом, виды хитонов, имеющих более южные ареалы имеют и более теплоустойчивые клетки, чем представители видов с более северным географическим распространением. Такая зависимость была показана на других беспозвоночных в работах К.Шлипера (Schlieper, 1960), Т.А. Джамусовой (1960), А.В.Жирмунского (1960а), А.В.Жирмунского и Цу Ли-цун (1960) и др., то есть выявленные различия в уровнях теплоустойчивости клеток, соответствуют различиям в температурных условиях обитания вида.

3.3. Сравнительное изучение отношения к высоким температурам целых организмов *I.hakodadensis* из разных мест обитания, акклиматизированным к одним и тем же температурным условиям, показало, что уровни теплоустойчивости разных популяций практически совпадают (табл. I). Сравнение теплоустойчивости клеток двух популяций *I.hakodadensis* также продемонстрировало близость этого показателя, хотя температура воды в летнее время в зал.Посьета всегда выше на 2–3 °C температуры воды в зал.Восток.

3.4. Исследования изменения организменной и клеточной теплоустойчивости в разные сезоны провели на самом массовом виде хитонов из зал.Восток – *I.hakodadensis*. Сравнение времени переживания как целых организмов, так и клеток хитонов этого вида при действии температуры 37 °C обрисовало картину изменения теплоустойчивости при изменении температуры воды в море.

Таблица 2

Время переживания (мин) целых организмов и клеток ресничного эпителия жабр *I.hakodadensis* при температуре 37 °C в разные сезоны и количество особей в преднерестовом состоянии, обнаруженное в эти же сроки

Месяц	Температура воды, °C	Целый организм	Клетки	Количество особей в преднерестовом состоянии, %
1	2	3	4	5
Февраль	-1,0	77,9±7,9	22,3±1,2	28,3 – самцы
Май	+7,3	90,6±6,1	не опред.	26,6 – самцы

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
24 июня	+15,6	76,3±7,4	21,0±1,4	нет
2 июля	+15,9	75,8±6,2	20,6±0,8	7,2 – самцы
16 июля	+20,0	78,4±6,4	19,4±0,8	41,7 – самцы
24 августа	+22,9	91,6±12,3	33,0±1,3	41,9 23,6 – самцы 18,3 – самки
14 сентября	+17,4	90,0±8,1	22,0±1,4	20,0 14,44 – самцы 5,55 – самки
30 октября	+ 3,2	81,1±8,2	23,6±1,7	23,7 – самцы

Постепенное уменьшение теплоустойчивости целых организмов с сентября до февраля, а затем её увеличение к маю происходило в соответствии с изменением температуры морской воды. В летние месяцы такого соответствия не наблюдалось. Лишь в конце августа, когда основной нерест уже прошёл, уровень организменной теплоустойчивости повысился по сравнению с другими летними месяцами. Изменения клеточной устойчивости к нагреву в разные сезоны незначительны, но наблюдается тенденция к её понижению в летние месяцы и резкое увеличение после окончания нереста (табл. 2).

Следует отметить, что сравнение теплоустойчивости целых организмов и клеток по сезонам при использовании показателя t_{10} не выявили значительных различий их устойчивости к высоким температурам. Вероятно, в данном случае использование t_{10} не совсем удачно, так как исследуемый объект, по-видимому, испытывает жестокое воздействие температуры в течение 10 мин. и возможные различия в устойчивости сглаживаются.

По заключению ряда авторов (Дрегольская, 1962, 1963; Пашкова, 1962, 1963; Ушаков, 1963, и др.) сдвиги теплоустойчивости ткани и клеток у пойкилотермных животных обусловлены изменением гормональной активности во время размножения. Понижение теплоустойчивости клеток, хотя и незначительное, отмечено ещё в конце июня, когда не было обнаружено ни одного хитона со значительно увеличенными гонадами (табл.2). По всей вероятности, в июне произошла резорбция половых продуктов, а затем начались активные процессы гаметогенеза, так как уже 2 июля было отмечено 7,2 %, а 16 июля – 41,7% хитонов – самцов с гонадами, готовыми к нересту. Можно предположить вслед за И.Н.Дрегольской (1963), что понижение теплоустойчи-

вости клеток *I.hakodadensis* в летнее время связано с уменьшением содержания белков во время образования половых продуктов, так же как у *Mytilus galloprovincialis* и *M.edulis*. В летние месяцы, когда идёт интенсивный рост гонад у *I.hakodadensis* происходит уменьшение теплоустойчивости не только клеток, но и целых организмов.

Следовательно, *I.hakodadensis* можно отнести к группе животных, у которых наблюдается связь теплоустойчивости как с сезонными изменениями температуры воды в море, так и с циклом размножения, что ярче проявляется на организменном уровне, чем на клеточном.

3.5. Результаты исследования отношения к высокой температуре личинок хитонов разных видов в возрасте I сут выявили те же закономерности, что и у взрослых организмов (табл. I). Личинки *A.rubrolineata* оказались более устойчивыми к действию высокой температуры, чем личинки других видов. Наименее устойчивы к нагреву личинки *T.indosaegetulea*, что соответствует географическому распространению и вертикальному распределению хитонов этого вида. Промежуточное положение по этому показателю занимают личинки *I.hakodadensis* и *L.albrechti*. Их устойчивости к нагреву близки, что характерно и для взрослых животных. Следует отметить, что теплоустойчивость трохофор суточного возраста очень близка теплоустойчивости ресничного эпителия жабр этого же вида хитонов. Обнаружено соответствие между уровнями теплоустойчивости как у взрослых организмов, так и у их личинок показывает, что различия между видами по этому показателю проявляются уже на ранних стадиях развития (Светлов, 1960; Андроников, 1967), при том теплоустойчивость взрослых животных выше, чем теплоустойчивость их личинок.

3.6. Изучение отношения к нагреву личинок *I.hakodadensis* суточного и шестисуточного возраста показало увеличение теплоустойчивости по мере развития личинок, что В.В. Андроников (1967) объясняет дифференциацией клеток. У трохофор хитонов суточного возраста ($t_{10} - 38,3^{\circ}\text{C}$), имеющих только провизорные органы - прототрох и теменной орган, отдифференцирована только одна ткань - ресничный эпителий, которым покрыто всё тело трохофоры. У шестисуточных личинок, готовых к оседанию ($t_{10} - 39,3^{\circ}\text{C}$), сформированы нога и голова, щипки раковины, перинотум, а также внутренние органы, но ещё не отпали часть прототроха и теменной орган.

Глава 4. АДАПТАЦИИ ХИТОНОВ К ОПРЕСНЕНИЮ

Зал. Посыета и Восток, как уже отмечалось, несколько различают-

ся по температурным и солёностным характеристикам морской воды в летнее время. В местах обитания хитонов в районе устричника в зал. Посыета на глубине 1,5-2 м солёность может опускаться до $25^{\circ}/\text{oo}$ (иногда до $19^{\circ}/\text{oo}$) и держаться на этом уровне до полутора и более месяцев. В зал. Восток, в местах обитания хитонов, на той же глубине солёность не опускалась ниже $27-28^{\circ}/\text{oo}$.

4.1. Толерантный диапазон хитонов, определённый по активности 100 % животных, взятых из мест обитания при солёности $31-32^{\circ}/\text{oo}$, показал, что нижняя граница активности 100 % животных *A.rubrolineata* и *I.hakodadensis* из зал. Посыета совпадают и ограничиваются солёностью $22^{\circ}/\text{oo}$, а для *I.hakodadensis* и *L.albrechti* из зал. Восток - солёностью $24^{\circ}/\text{oo}$, что, вероятно, обусловлено особенностями солёностной обстановки в местах обитания хитонов. В диапазоне солёности, ограниченном зоной активности 100 % животных, а также частично в зоне солёности, переходной к экстремально низкой, в которой часть животных ещё сохраняют активность, возможна нормальная жизнедеятельность организмов (Бергер, 1976а). Тем не менее определение толерантности моллюсков ещё не даёт возможности судить об отношении организмов к изменениям солёности морской воды. В летнее время в прибрежных участках моря колебания солёности могут значительно превышать пределы границ солёностного толерантного диапазона обитающих здесь беспозвоночных.

4.2. Организменные механизмы играют большую роль в приспособлении моллюсков к опреснению. У части из них развит комплекс поведенческих реакций, обеспечивающих их изоляцию от внешней среды. Наиболее устойчивые к опреснению *A.rubrolineata* имеют более мощный, мускулистый пояс (перинотум), который даёт возможность хитонам более плотно присасываться к субстрату и увеличивать герметизацию мантийной борозды. У *I.hakodadensis* перинотум уже и менее мускулистый, что является, по-видимому, одной из причин меньшей его устойчивости к резкому снижению солёности. В начале хитоны прижимают перинотумом мантийную борозду к ноге и прекращают доступ воды к жабрам, а затем плотно присасываются к субстрату. То, что панцирные моллюски используют подобную герметизацию от среды при неблагоприятных условиях, подтверждает их способность переносить временное обсыхание. *I.hakodadensis* из зал. Восток переживает 3-4 ч без воды, *A.rubrolineata* - до 6 ч, а *I.hakodadensis* из зал. Посыета - до 5 ч. У хитонов может слегка подсохнуть нога, но жабры в мантийной борозде при этом не повреждаются, так как попав в воду, хитоны через какой-то промежуток времени начинают активно двигаться. Нижняя часть

перинотума (гипонотум), которой панцирные моллюски прижимаются к субстрату, в большей или меньшей степени бывает покрыта спикулами, поэтому морская вода может проникать к мягким тканям нсти и мантии. Если опреснение не приводит к осмотическому шоку из-за слабо развитой способности к изоляции, хитоны, стараясь избежать неблагоприятных условий, уползают, либо, свернувшись, скатываются с камней в более глубокие места.

Таким образом, при экстремальных изменениях солёности морской воды значительную роль в выживании хитонов, вероятно, играют поведенческие реакции. Можно предположить, что у *I. hakodadensis* из зал. Посьета более совершенны поведенческие реакции изоляции от среды, по сравнению с этим же видом из зал. Восток, обитающем в более стабильных условиях. У хитонов, чаще испытывающих неблагоприятные изменения окружающей среды (солёности, температуры, осушения), развивается более мощный, мускулистый перинотум, который обеспечивает более длительное переживание моллюсков в экстремальных условиях, но ограниченное время.

4.3. Устойчивость целых организмов (рис. 1) *A. rubrolineata* и *I. hakodadensis* из зал. Посьета практически одинакова в диапазоне солёности от 0 до 6‰, но значительно отличается от таковой у *I. hakodadensis* из зал. Восток. Начиная с солёности 8‰, резко возрастает время переживания моллюсков, что указывает на действие адаптационных механизмов, которые, однако, лишь частично обеспечивают приспособление к повреждающему фактору. Эти данные согласуются с выводами В.В. Хлебовича (1974) о том, что существующий барьер солёности 5-8‰ является критическим пределом выживаемости пойкилоосмофилов.

4.4. Клеточные физиологические адаптации, как считают К. Шлипер и Г. Тиде (1975), являются ведущими в адаптивных функциональных перестройках для многоклеточных организмов при изменении солёности. Различия в устойчивости к опреснению организмов хитонов, вероятно, также обусловлены разными уровнями осмотической устойчивости клеток (рис. 2). Клеточная осмотическая устойчивость *A. rubrolineata* значительно выше таковой у *I. hakodadensis* и *L. albrechtii* из зал. Восток, которые очень близки (поэтому кривая устойчивости клеток *L. albrechtii* на рис. 2 не приводится), что можно объяснить различными солёностными условиями обитания этих хитонов в преднерестовый и нерестовый периоды. В то же время клеточная устойчивость посетского *I. hakodadensis* очень близка *A. rubrolineata*, так как они обитают в одинаковых экологических условиях, связанных с длитель-

ными опреснениями в летние месяцы. Это приводит к адаптации моллюсков, основанных на обратимых изменениях как энергетического, так и пластического обмена (Бергер и др., 1970; Бергер, Харазова, 1971; Бергер, Луканин, 1972, и др.).

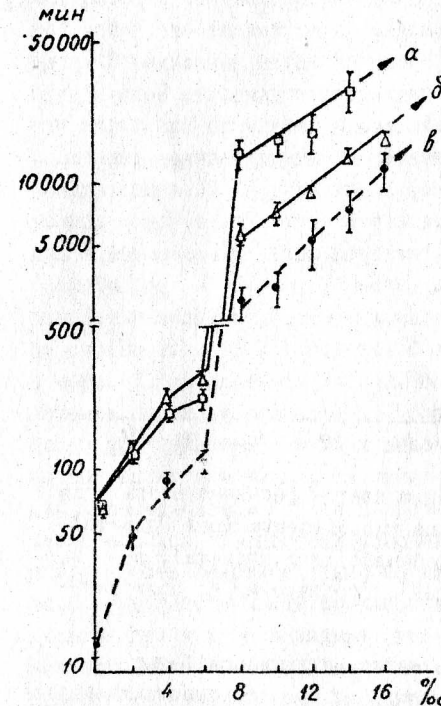


Рис. 1. Устойчивость к опреснению целых организмов хитонов: α - *Acanthochiton rubrolineata* (зал. Посьета), β - *Ichnochiton hakodadensis* (зал. Посьета), γ - *I. hakodadensis* (зал. Восток). По оси абсцисс - солёность, ‰; по оси ординат - время переживания, мин, шкалы логарифмическая.

О том, что хитоны обладают значительной адаптационной пластичностью метаболических процессов в клетках, говорит их способность к репарации первоначального повреждения на фоне сохраняющегося внешнего раздражителя. Н.Б. Ильинская и Б.П. Ушаков (1962), Г.А. Джамусова (1968), А.В. Жирмунский (1962) и другие, исследуя явление двойной потери функции, показали, что репарация повреждения - это проявление действия клеточных адаптивных механизмов. По этому показателю хитоны значительно различаются. При экстремальных изменениях солёности наиболее высокий уровень компенсаторных процессов, направленных на репарацию повреждения, выявляется у *A. rubrolineata*. В то время как при солёности 8‰ клетки *A. rubrolineata*

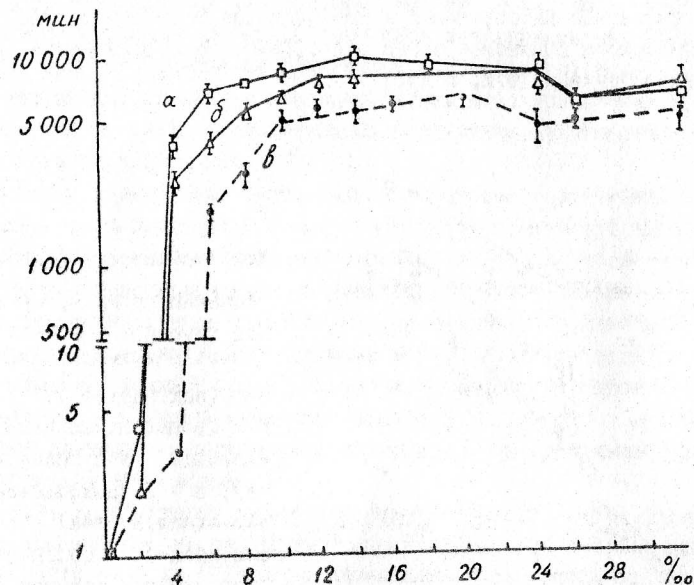


Рис. 2. Устойчивость к опреснению клеток ресничного эпителия жабр. а - *Acanthochitona rubrolineata* (зал.Посьета), б - *Ichnochiton hakodadensis* (зал.Посьета), в - *I. hakodadensis* (зал.Восток). Обозначения на осях как на рис. 1.

не прекращают мерцательного движения, а лишь ослабляют его, *I. hakodadensis* из зал.Восток затрачивают на восстановление двигательной функции клеток в два раза больше времени, чем *I. hakodadensis* из зал.Посьета. При солёности 4‰ клетки *I. hakodadensis* и *I. albrechti* из зал.Восток утрачивают способность к репарации и гибнут, но *A. rubrolineata* восстанавливают мерцательное движение клеток в 1,5 раза быстрее, чем *I. hakodadensis* из зал. Посьета.

Следует отметить, что слом кривой и выход на плато клеточной осмотической устойчивости хитонов приходятся на разные значения солёности морской воды (рис.2) и совпадают с теми значениями, при которых впервые отмечается значительное ослабление двигательной активности клеток ресничного эпителия жабр. Слом кривой у клеток *A. rubrolineata* приходится на 6‰, у *I. hakodadensis* из зал.Пось-

ета - на 8‰, у *I. hakodadensis* и *I. albrechti* из зал.Восток - на 10‰, что также указывает на большую устойчивость к опреснению посъетских форм.

4.5. Изучение потенциальной солёности толерантности хитонов было необходимо, так как в процессе исследований выявлены различия резистентности к опреснению целых организмов, а также клеточной устойчивости как между видами, так и между популяциями одного вида. Определение потенциальной солёностной толерантности методом ступенчатой акклимации позволяет установить пределы фенотипических адаптаций популяций и выявить таким образом генетически закрепленные межпопуляционные различия (Хлебович, Кондратенков, 1971; Кондратенков, 1976). Пределами фенотипических адаптаций у исследованных хитонов являются: для *A. rubrolineata* - солёность 10‰, для *I. hakodadensis* (зал.Посьета) - 12‰, для *I. hakodadensis* (зал.Восток) - 14‰. То есть, наибольшей потенциальной эвригиалинностью обладают *A. rubrolineata*, наименьшей - *I. hakodadensis* из зал.Восток, что согласуется с вертикальным распределением видов в море. *I. hakodadensis* из зал.Посьета занимает промежуточное положение по этому показателю. Обнаруженные физиологические различия у представителей разных видов, видимо, являются следствием генотипических адаптаций. Различия, отмеченные у особей двух популяций *I. hakodadensis* из зал.Посьета и Восток, обитающих в несколько различающихся солёностных условиях только в летнее время, вероятно, могут носить фенотипический характер и отражать значительную адаптационную пластичность организмов.

Если принять во внимание, что в осенне-зимний период и первую половину весны хитоны *I. hakodadensis* двух исследуемых популяций обитают на одной глубине, в одинаковых температурных и солёностных условиях, можно предположить, что фенотипические солёностные адаптации хитонов закладываются на ранних стадиях развития, так как преднерестовый период и нерест приходятся на время значительных и длительных опреснений в зал.Посьета в летнее время. Это, вероятно, является причиной возникновения фенотипических адаптаций на самых ранних этапах онтогенеза. Согласно данным О.Кинне (Kinne, 1962), такие адаптации сохраняются на протяжении всей жизни организма, независимо от последующих изменений экологической обстановки.

Глава 5. ВЛИЯНИЕ ОПРЕСНЕНИЯ НА ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ЛИЧИННОЕ РАЗВИТИЕ ХИТОНОВ

Известно, что понижение солёности морской воды угнетающе дей-

стствует на репродуктивные процессы морских беспозвоночных, их эмбриональное и личиночное развитие. Нерест у исследованных видов хитонов в зависимости от температуры морской воды происходит с конца июля до начала сентября. В летние месяцы в зал. Посыета и Восток отмечаются значительные колебания солёности из-за выпадения большого количества осадков. Изменяющаяся солёность морской воды непосредственно воздействует как на гаметы, так и на оплодотворённые яйцеклетки и личинки хитонов, так как оплодотворение у изученных видов хитонов наружное и все последующие стадии развития проходят вне организма.

5.1. Исследование устойчивости к опреснению внешней среды сперматозоидов *I. hakodadensis* и *L. albrechti* обнаружило высокую устойчивость мужских гамет хитонов. В диапазоне солёности от 32 до 16‰ они сохраняли двигательную активность на уровне контроля в течение 2 сут, а продолжительность жизни как в контроле составила около 3 сут при 32-10‰. По наблюдениям за нерестом хитонов в аквариуме отмечено, что первыми нерестятся самцы и нерест повторяется через 1 сут после первого выведения половых продуктов в воду в одной и той же группе животных. Это, вероятно, и выработало способность сохранять двигательную активность мужских гамет в течение длительного времени. Второй причиной сохранения двигательной активности сперматозоидов может быть пространственная разобщённость самцов и самок.

Обнаруженная высокая устойчивость сперматозоидов хитонов, по-видимому, характерна для многих морских моллюсков (Хлебович, Луканян, 1967; Хлебович, 1974, 1977). Можно предположить, что высокая устойчивость мужских гамет хитонов выработалась в силу того, что они могут встречаться со значительными колебаниями солёности морской воды.

5.2. Для определения влияния опреснения на эмбриональное развитие хитонов в опыт брали дробящиеся яйцеклетки *A. rubrolineata* из зал. Посыета, *I. hakodadensis* и *L. albrechti* из зал. Восток на стадии четырёх бластомеров при температуре 22°C. Полученные данные показали, что все три исследованных вида на эмбриональной стадии обладают сходным отношением к действию пониженной солёности. Однако на этом фоне удастся выявить и некоторые видовые особенности. Угнетающее действие опреснения проявляется в снижении темпов дробления при значительных понижениях солёности. В диапазоне солёности, совпадающим с толерантным диапазоном взрослых животных (определяемого по активности 100 % животных) скорость дробления по мере оп-

реснения при достижении 8 бластомеров вначале снижалась, а к стадии 16 и 32 бластомеров приблизительно приходила к первоначальной (как между первым и вторым дроблением, около 20 мин). Эмбриональная стадия развития у хитонов завершается формированием личинок-трохофор в яйцевых оболочках и их выходом в водную толщу.

У всех трёх видов хитонов темпы развития - формирование трохофор и их выход из яйцевых оболочек, как и в контроле, зафиксированы в диапазоне солёности от 32 до 28‰ включительно. При этих же значениях солёности наблюдается и наибольший процент выхода личинок от общего количества оплодотворённых яиц. Отсюда можно заключить, что солёности, при которых развитие не испытывает отклонений от нормы, являются оптимальными.

В воде солёностью от 14 до 0‰ у исследованных видов хитонов дробление не происходило. При солёности от 8 до 0‰ большинство яиц погибало после разрыва яйцевых оболочек. Дробящиеся яйцеклетки, помещённые на стадии 4 бластомеров в опреснённую морскую воду, начинали набухать при солёности 22‰. Этот процесс усиливался по мере разбавления морской воды. Но на фоне пониженной солёности происходила и нормализация объёма оплодотворённых яйцеклеток: у *A. rubrolineata* - при 18‰, в то время как у *I. hakodadensis* и *L. albrechti* - при 20-22‰ и выше.

Различия были отмечены и на завершающей стадии эмбриогенеза - выходе трохофор из яйцевых оболочек. Так, у *A. rubrolineata* эмбриональное развитие завершилось при солёности 22‰, а у *I. hakodadensis* и *L. albrechti* из зал. Восток - при 24‰. Таким образом, эмбриональная стадия развития у исследованных видов хитонов отличается значительной стеногалинностью, что характерно и для многих других морских беспозвоночных.

5.3. Влияние опреснения на личиночную стадию развития хитонов изучалось в двух сериях опытов. В первой серии у личинок, полученных после воздействия опреснения на эмбриональное развитие, метаморфоз и оседание закончились у всех трёх видов хитонов в диапазоне солёности, совпадающем с зоной активности 100 % взрослых животных: у *A. rubrolineata* - при 32-22‰, у *I. hakodadensis* и *L. albrechti* - при 32-24‰. То есть, в том случае, если воздействие опреснения испытывали оплодотворённые яйцеклетки хитонов и вышедшие впоследствии из них личинки, эмбриональное и личиночное развитие ограничивалось диапазоном солёности, совпадающим с толерантным диапазоном взрослых животных.

В другой серии опытов оказалось, что трохофоры *A. rubrolineata* и *I. hakodadensis*, прошедшие эмбриогенез и вышедшие из яйцеклеток при солёности 22°/оо, могут выносить значительные понижения солёности. И хотя угнетающее действие опреснения отражалось на поведении личинок, осмотической устойчивости, способности к метаморфозу в более низких солёностях, в диапазоне солёности, совпадающим с толерантным диапазоном взрослых животных, процессы развития заканчивались одновременно с личинками в контроле. Для *A. rubrolineata* нижняя граница солёности, при которой процессы развития личинок не испытывали заметного угнетения, ограничивались 22°/оо, для *I. hakodadensis* — 24°/оо. Толерантный диапазон личинок суточного возраста, определённый по их двигательной активности, также совпадал с толерантным диапазоном взрослых особей.

При более значительном опреснении развитие личинок угнеталось, что сказывалось как на внешней морфологии, так и на поведенческих реакциях. Тем не менее личинки *A. rubrolineata* выживали и проделывали метаморфоз при солёности 14°/оо, а личинки *I. hakodadensis* — при 16°/оо, в то время как взрослые формы этих видов выживали при 16 и 18°/оо, соответственно. Обнаруженная высокая осмотическая устойчивость личинок хитонов, прошедших эмбриональное развитие в нормальных условиях, связана, по-видимому, с тем, что трохофоры хитонов фотопозитивны, что детерминирует их временный выход в слой воды, где они могут встречаться с опреснением. Значительную устойчивость к низкой солёности ранних личиночных стадий как *A. aurita* (Луканин, 1976), так и *M. edulis* (Ярославцева и др., 1986) авторы объясняют экологическими особенностями прохождения разных онтогенетических стадий морскими беспозвоночными. Подобного рода объяснение применимо и к исследованным нами видам хитонов.

Высокая устойчивость сперматозоидов хитонов обусловлена тем, что они распространяются в толще воды и могут встретиться с опреснением. Яйцеклетки всегда находятся на поверхности субстрата. Снабжённые хорионом они могут сцепляться друг с другом или с неровностями субстрата, либо парить над поверхностью дна, поэтому эмбриональная стадия проходит в более стабильных солёностных условиях по сравнению с теми, в которые могут попадать свободно плавающие личинки на ранних стадиях развития. С формированием раковинных щитков и перинотума личинки переходят к донному образу жизни в более стабильных условиях солёности.

Способность изученных моллюсков на ранних стадиях развития переносить значительные изменения солёности внешней среды очевидно

определяется соответствующими механизмами. Можно предположить, что реакция исследованных ранних онтогенетических стадий хитонов на понижение солёности частично обусловлена наличием у них клеточных механизмов адаптации. Клетки ресничного эпителия, покрывающего тело трохофоры в возрасте I сут, могут компенсировать повреждающее действие опреснения, о чём свидетельствует обнаруженное нами восстановление двигательной активности ресничного эпителия после первоначального осмотического шока. Следует отметить, что самые высокие солёности, в которых наблюдали временную остановку мерцательного движения ресничек, совпадают с нижними границами толерантного диапазона взрослых животных.

Следовательно, можно полагать, что если во время нереста хитонов солёность морской воды не будет опускаться ниже толерантного диапазона взрослых особей, эмбриональное и личиночное развитие хитонов не будет испытывать значительных отклонений от нормы. Вероятно, этот вывод можно считать общим для донных морских беспозвоночных с внешним оплодотворением и пелагическим типом личиночного развития. Подтверждением этого положения могут служить некоторые работы, в которых проводились параллельные исследования устойчивости к опреснению как ранних стадий развития, так и взрослых организмов морских беспозвоночных (Amemiya, 1928; Broekema, 1941; Nagabhushanam, Gopala Krishna Murti, 1967; Ярославцева и др., 1986).

5.4. Исследовалась способность к оплодотворению и дальнейшему развитию у хитонов *A. rubrolineata* из зал. Посёта и *I. hakodadensis* из зал. Посёта и зал. Восток, подвергавшихся воздействию опреснения в преднерестовом состоянии. Хитоны не способны эффективно изолироваться от внешней среды во время длительных летних опреснений и поэтому испытывают воздействие пониженной солёности на процессы гаметогенеза. Проведённый эксперимент показал, что после акклимации к пониженной солёности хитонов, находившихся в преднерестовом состоянии, оплодотворение у более эвригалинного вида *A. rubrolineata* прошло при минимальной солёности 16°/оо, у *I. hakodadensis* из зал. Посёта и Восток — при 18°/оо, что совпадает с максимальным опреснением, при котором выживали взрослые животные. Эмбриогенез и личиночное развитие также прошли при более сильном опреснении, чем у хитонов, не подвергавшихся акклимации к опреснению. Следует отметить, что у *I. hakodadensis* из зал. Посёта выход личинок прошёл при несколько большем понижении солёности, чем у

этого же вида из зал. Восток, что говорит о его больших адаптивных возможностях к существованию в опресненных условиях.

Хотя процессы развития моллюсков проходят в ограниченном диапазоне солёности, этот диапазон может несколько смещаться в ту или иную сторону, в зависимости от изменений условий обитания.

Можно полагать, что приспособление моллюсков к изменяющейся солёности морской воды в преднерестовом состоянии носит характер фенотипической адаптации, что даёт возможность пройти процессам оплодотворения, эмбриогенеза, развития личинок в новых солёных условиях. По данным Г. Дэвиса (Davis, 1958), изменения солёности во время созревания гамет у самок влечёт за собой и изменение оптимальной солёности, при которой происходит эмбриональное развитие моллюсков впоследствии. Вероятно, что диапазон солёности, в котором будет идти эмбриогенез — самая уязвимая стадия онтогенеза, ограничится и новым толерантным диапазоном взрослых животных во время размножения.

ВЫВОДЫ

Исследовались адаптации к температуре и солёности пяти массовых видов хитонов из прибрежных вод залива Петра Великого Японского моря на организменном и клеточном уровнях на разных онтогенетических стадиях.

1. При исследовании отношений хитонов к высокой температуре показано, что уровни теплоустойчивости целых организмов, их клеток и личинок зависят от географического распространения и вертикального распределения моллюсков, которые определяют верхние температурные условия существования видов. Различия между видами по этому показателю проявляются уже на ранних стадиях развития.

2. По отношению к нагреву целых организмов, клеток ресничного эпителия жабр и личинок изученные моллюски располагаются в ряд по мере убывания этого показателя, что согласуется с их географическим распространением и вертикальным распределением:

Acanthochiton rubrolineata > *Ischnochiton hakodadensis* =
Lepidozona albrechti > *Tonicella undocerulea* > *Cryptochiton stelleri*.

3. Установлено, что у хитонов субтропическо-низкобореального вида *I. hakodadensis* наблюдается связь теплоустойчивости целых организмов и клеток как с сезонными изменениями температуры воды в море, так и с циклом размножения этих моллюсков, что чаще проявляется на организменном уровне, чем на клеточном.

4. Показано, что у хитонов, чаще испытывающих неблагоприятные изменения условий среды (солёности, температуры, осушения), развивается более мощный, мускулистый перинотум, который обеспечивает более длительное переживание моллюсков в экстремальных условиях, но ограниченное время.

5. Установлено, что виду слабо развитой способности к изоляции от внешней среды хитоны обладают значительной осморезистентностью клеток, что в условиях длительных опреснений играет ведущую роль в выживании моллюсков.

6. Обнаружены межпопуляционные различия по отношению к солёности внешней среды у двух популяций *I. hakodadensis* из зал. Посёта и Восток, что согласуется с гидрологическими характеристиками этих заливов в летнее время. Вероятно, это обусловлено тем, что фенотипические солёностные адаптации закладываются на самых ранних стадиях онтогенеза, так как преднерестовый период, нерест и личиночное развитие часто приходятся на время значительных и длительных опреснений в зал. Посёта.

7. Диапазон солёности, в котором возможен нормальный эмбриогенез хитонов, совпадает по своим значениям с толерантным диапазоном взрослых животных. На ранних стадиях развития личинки хитонов более устойчивы к понижению солёности морской воды, чем взрослые животные.

8. Установлено, что во время размножения хитонов понижение солёности морской воды не опускается ниже значений солёности толерантного диапазона взрослых животных. Эмбриогенез и личиночное развитие хитонов не испытывают значительных отклонений от нормы. Этот вывод, по-видимому, можно считать общим для донных морских беспозвоночных с внешним оплодотворением и пелагическим типом личиночного развития.

9. Нижняя граница диапазона солёности, в котором идёт эмбриогенез у хитонов, прошедших акклимацию к опреснению в преднерестовом состоянии, может несколько смещаться в сторону акклимации. Вероятно, приспособление хитонов к изменяющейся солёности в преднерестовом состоянии носит характер фенотипической адаптации, что даёт возможность пройти процессам оплодотворения, эмбриогенеза и развития личинок в новых солёных условиях.

10. По отношению к температуре и солёности наиболее устойчивыми являются хитоны субтропического вида *A. rubrolineata* как на организменном и клеточном уровнях, так и на ранних этапах онтоге-

неза по сравнению с другими исследованными видами, что объясняется географическим распространением и вертикальным распределением вида в море. Хитоны этого вида обитают в условиях значительных колебаний солёности и температуры в летнее время.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Кашенко С.Д. Влияние опреснения на ранний онтогенез некоторых видов хитонов залива Петра Великого (Японское море) // Биол. моря. - 1985. - № 4. - С. 27-33.
2. Кашенко С.Д. Отношение хитонов, их клеток и личинок к высокой температуре // Биол. моря. - 1986. - № 5. - С. 28-33.
3. Кашенко С.Д. Эколого-физиологический анализ жизненного цикла некоторых видов хитонов залива Петра Великого (Японское море) // Моллюски. Итоги и перспективы их изучения: Тез. докл. Восьмого Всес. совещ. по изучению моллюсков, Ленинград, 7-9 апреля 1987 г. - Л.: Наука, 1987. - С. 260-261.
4. Сиренко Б.И., Кашенко С.Д. Биология хитона *Ichnochiton hakodadensis* // Биол. моря. - (в печати).
5. Кашенко С.Д. Приспособление к опреснению хитонов двух видов // Биол. моря. - (в печати).
6. Сиренко Б.И., Кашенко С.Д. Развитие личинок хитона *Ichnochiton hakodadensis* в нормальных условиях и при изменении солёности внешней среды // Биол. моря. - (в печати).
7. Влияние акклимации к пониженной солёности хитонов в преднерестовом состоянии на оплодотворение и дальнейшее развитие // Биол. моря. - (в печати).

С.Д. Кашенко

Светлана Дмитриевна Кашенко

АДАПТАЦИИ К ТЕМПЕРАТУРЕ И ОПРЕСНЕНИЮ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХИТОНОВ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО
НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

Автореферат

Подписано к печати 2.03.88 г. ВД 12062. Формат 60х84/16.
Печать офсетная. Усл.п.л. 1,39. Уч.-изд.л. 1,22. Тираж 100 экз.
Заказ 37. Бесплатно

Офсетно-ротационный цех РИО ДВО АН СССР
690600, Владивосток, Ленинская, 50.