

Отношение байкальских и палеарктических амфипод к кислороду как фактору среды и механизмы адаптации при снижении его уровня

М. А. ТИМОФЕЕВ^{1,2}, К. А. КИРИЧЕНКО³, Ж. М. ШАТИЛИНА^{1,2}, А. В. РОХИН², Т. П. ПОБЕЖИМОВА³

¹ Байкальский исследовательский центр
664003, Иркутск, ул. К. Маркса, 5-10

² Иркутский государственный университет
664003, Иркутск, ул. К. Маркса, 2

³ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: m.a.timofeyev@mail.com

АННОТАЦИЯ

Представлены материалы сравнительного исследования особенностей использования анаэробных механизмов в условиях пониженного содержания кислорода байкальскими амфиподами *Eulimnogammarus vittatus* (Dyb.), *E. cyaneus* (Dyb.), а также палеарктическим *Gammarus lacustris* Sars. Показано, что наиболее эффективно система анаэробного метаболизма работает у палеарктического *G. lacustris*. Для данного вида характерны наименьшая степень использования низкоэффективного пути образования энергии – анаэробного липолиза и наибольшая степень использования более эффективного пути образования энергии в условиях низкого содержания кислорода – процесса анаэробного образования сукцината. Для менее устойчивых к действию пониженного содержания кислорода байкальских видов показана более выраженная индукция анаэробного липолиза и меньшая степень подключения процесса анаэробного образования сукцината.

Степень развития анаэробных процессов у амфипод определяет степень устойчивости к гипоксии и взаимосвязана с экологическими характеристиками видов.

Ключевые слова: амфиподы, Байкал, гипоксия, кислород, анаэробный липолиз, сукцинат, *Eulimnogammarus vittatus*, *Eulimnogammarus cyaneus*, *Gammarus lacustris*.

Фауна Байкала значительно отличается от фауны окружающих его водоемов. Для байкальской и палеарктической фауны характерно так называемое явление ограниченной “несмешиваемости”. Байкальские виды практически не распространяются за пределы озе-

ра, а представители сибирской фауны, населяя мелкие заливы и соры озера, крайне слабо представлены в открытом Байкале. По мнению ряда авторов, главной причиной “несмешиваемости” является отношение байкальских организмов к специфическим условиям в озере, в первую очередь к особенностям кислородного режима [1–3]. Так, высокое и равномерное содержание кислорода во всей толще байкальской воды делает возможным обитание организмов от литорали до

Тимофеев Максим Анатольевич
Кириченко Кузьма Анатольевич
Шатилина Жанна Михайловна
Рохин Александр Валерьевич
Побежимова Тамара Павловна

максимальных глубин, однако может быть определяющим при распределении эндемиков за пределы озера [4].

Кислород, будучи одним из важнейших факторов среды, оказывает влияние на протекание всех жизненных процессов, в том числе на адаптивные возможности организма [5, 6].

Выявлено, что байкальские амфиподы отличаются между собой по степени устойчивости к пониженному содержанию кислорода [7–9]. Это свидетельствует о том, что они обладают и различиями в механизмах резистентности к гипоксии. Вероятно, механизмы таких отличий следует искать на биохимическом уровне.

При невозможности избежать воздействия пониженного содержания кислорода адаптации у животных разных таксономических групп сводятся к изменениям именно на биохимическом уровне. При этом устойчивые к воздействию гипоксии виды обладают особыми механизмами, среди которых дополнительные биохимические пути энергопродукции, наличие депо запасных веществ и др. [10–12]. Эти адаптивные механизмы характеризуются способностью подключения помимо гликолиза альтернативных анаэробных процессов, в частности анаэробного липолиза, продуктами которого являются ацетон, ацетоуксусная и β -оксимасляная кислоты, и анаэробного образования сукцината [13, 14]. Нами сделано предположение, что байкальские организмы будут обладать низкой способностью к активации альтернативных механизмов энергопродукции.

Цель данного исследования – сравнение процессов анаэробного липолиза и анаэробного образования сукцината у байкальских эндемичных и палеарктического видов амфипод.

Данная работа продолжает исследования, начатые в работе [15], способности использования байкальскими видами анаэробных механизмов в условиях гипоксии, а также их возможного отличия от видов, представителей фауны Палеарктики.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследовали два вида байкальских амфипод – *Eulimnogammarus vittatus* (Dyb.), *E. cyaneus* (Dyb.) и представителя палеарктической

фауны *Gammarus lacustris* Sars. Эти виды различаются по чувствительности к пониженному уровню кислорода [4] и являются обитателями верхнего отдела литорали. Виды *E. vittatus* и *E. cyaneus* широко распространены по всему Байкалу и встречаются повсеместно под камнями, начиная с глубины нескольких сантиметров до 10–15 м. Сообщества вида *E. vittatus* возникают на короткий промежуток времени в начале июля в зоне уреза воды, в остальное время рачки отходят на большие глубины, в зоне уреза остается в основном молодь [16, 17]. Основная зона сообщества этого вида располагается ниже уреза воды, в зоне глубин 2–3 м. Особенностью *E. cyaneus* является то, что 90 % его популяции стабильно населяет узкую зону в полосе прибоя, распространяющуюся на расстоянии 1 м в сторону суши, где этот вид образует наибольшие скопления [17].

По нашим экспериментальным данным, *E. vittatus* является стенотермным и холодолюбивым видом [4]. Минимальный порог переносимого содержания кислорода для этого вида, установленный экспериментально, составил $0,5 (\pm 0,1)$ мгО₂/л [8]. *E. cyaneus* принадлежит к группе видов с более высокими терморезистентными способностями [4]; минимальный порог переносимого содержания кислорода и для этого вида составил $0,5$ мгО₂/л [8]. Палеарктический *G. lacustris* является типичным обитателем мелководных континентальных водоемов с широким спектром условий среды [18, 19]. По отношению к стрессам, включая и гипоксию, высокоустойчив; минимальный порог переносимого содержания кислорода для этого вида, установленный экспериментально, составил $0,3$ мгО₂/л [8].

Сбор амфипод проводили на глубинах 0,5–1 м с использованием гидробиологического сачка. Байкальских амфипод отлавливали в районе поселков Листвянка (Южный Байкал) и Большие Коты, *G. lacustris* – в небольшом озере в районе пос. Большие Коты на расстоянии не более 1 км от побережья оз. Байкал. Амфипод содержали раздельно по видам в аэрируемых аквариумах при температуре 6–8 °С. Для экспериментов использовали активно плавающих рачков, акклимированных не менее 1–2 сут.

Для оценки влияния гипоксии рачков экспонировали в воде с пониженным содержа-

нием кислорода – 3,5 мгО₂/л. Рачков контрольной группы содержали при постоянной аэрации, содержание кислорода в таких условиях составляло 10,5 мгО₂/л (нормоксия). Длительность экспозиции составляла от 1 до 6 ч. Для оценки способности амфипод к утилизации продуктов анаэробного метаболизма рачков экспонировали в течение 6 ч в условиях гипоксии, затем на 3 ч помещали в условия нормоксии.

Интенсивность активации анаэробных процессов оценивали по уровню накопления и утилизации продуктов анаэробного липолиза (ацетон, ацетоуксусная кислота, β-оксимасляная кислота) и анаэробного образования сукцината. Определение их содержания в тканях амфипод проводили методом ЯМР-спектроскопии. Метод основан на измерении интегральных интенсивностей сигналов спектров ядерного магнитного резонанса (ЯМР) на ядрах ¹³С образцов анализируемых проб с использованием Фурье-спектрометров ЯМР с высокими магнитными полями, термостатированным датчиком и системой обработки данных. Дифференциальное природное содержание изотопов ¹³С в структурных фрагментах веществ определяется по площадям соответствующих спектральных сигналов в спектре ЯМР.

Анализ образцов проведен на ЯМР-спектрометре “Varian VXR-500S”, который позволяет определять относительное содержание фрагментов структур молекул. Количественный расчет содержания исследуемых продуктов проводили на миллиграмм сухого вещества.

Все эксперименты проведены не менее чем в пяти повторностях при трех параллельных группах в каждом эксперименте. Биохимические измерения проводили не менее чем в трех повторностях из каждой пробы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный анализ накопления и утилизации ацетона в тканях амфипод. В контрольных условиях у рачков всех исследованных видов ацетон отсутствовал. После 1 ч экспозиции отмечено появление ацетона у *E. vittatus* в количестве 0,035 (±0,003) мкг/мг сух. в-ва (рис. 1, а). К третьему часу уровень

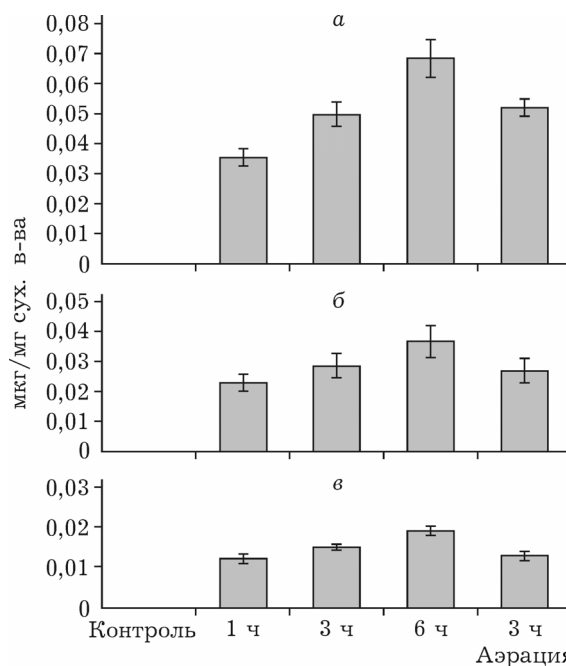


Рис. 1. Содержание ацетона в тканях *E. vittatus* (а), *E. cyaneus* (б), *G. lacustris* (в), подверженных гипоксии с последующим возобновлением аэрации

ацетона возрастал до 0,050 (±0,004) мкг/мг сух. в-ва. Через 6 ч содержание ацетона увеличилось до 0,068 (±0,006) мкг/мг сух. в-ва. При возвращении рачков в условия аэрации за 3 ч уровень ацетона снижался до 0,052 (±0,003) мкг/мг сух. в-ва.

Экспонирование *E. cyaneus* 1 ч в условиях гипоксии вел к образованию ацетона в количестве 0,023 (±0,003) мкг/мг сух. в-ва (рис. 1, б). Через 3 ч эксперимента уровень ацетона возрастал до 0,028 (±0,004) мкг/мг сух. в-ва. Через 6 ч концентрация ацетона составляла 0,037 (±0,005) мкг/мг сух. в-ва. При возвращении рачков в условия аэрации отмечали снижение уровня ацетона до 0,027 (±0,004) мкг/мг сух. в-ва.

Экспозиция *G. lacustris* 1 ч вела к появлению ацетона в количестве 0,012 (±0,001) мкг/мг сух. в-ва (рис. 1, в). Экспонирование в течение 3 ч *G. lacustris* вело к дальнейшему росту количества ацетона до 0,015 (±0,001) мкг/мг сух. в-ва. Через 6 ч эксперимента концентрация ацетона увеличилась до 0,019 (±0,001) мкг/мг сух. в-ва. При возвращении в условия аэрации содержание ацетона снизилось до 0,013 (±0,001) мкг/мг сух. в-ва.

Сравнительный анализ накопления и утилизации ацетоуксусной кислоты в тка-

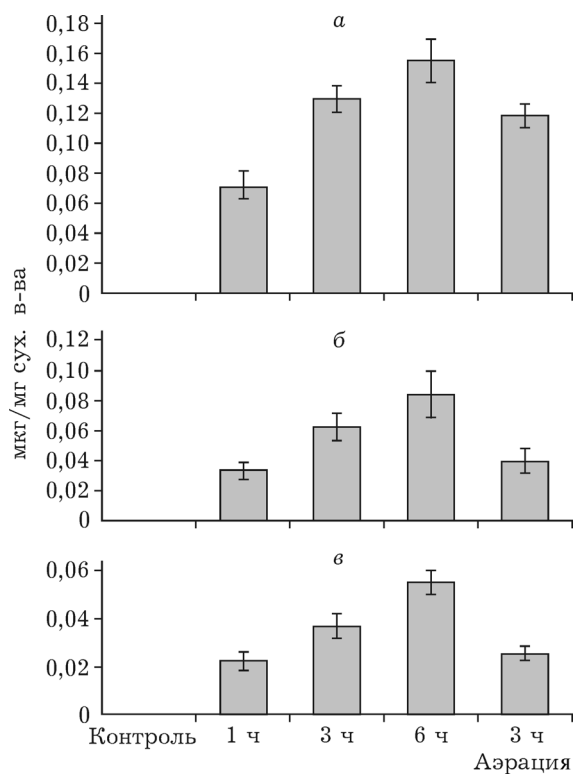


Рис. 2. Содержание ацетоуксусной кислоты в тканях *E. vittatus* (а), *E. cyaneus* (б), *G. lacustris* (в), подверженных гипоксии с последующим возобновлением аэрации

нях амфипод. Ацетоуксусная кислота у рачков контрольной группы отсутствовала у всех исследованных видов.

Экспозиция 1 ч приводила к образованию ацетоуксусной кислоты у *E. vittatus* в количестве 0,072 ($\pm 0,009$) мкг/мг сух. в-ва (рис. 2, а). К третьему часу содержание ацетоуксусной кислоты увеличивалось до 0,13 ($\pm 0,009$) мкг/мг сух. в-ва. Через 6 ч экспонирования в условиях гипоксии содержание ацетоуксусной кислоты увеличилось до 0,155 ($\pm 0,014$) мкг/мг сух. в-ва. При возвращении в условия аэрации концентрация ацетоуксусной кислоты снизилась до 0,118 ($\pm 0,008$) мкг/мг сух. в-ва.

У *E. cyaneus* через 1 ч экспозиции происходило образование ацетоуксусной кислоты в количестве 0,031 ($\pm 0,006$) мкг/мг сух. в-ва (рис. 2, б). Через 3 ч эксперимента содержание ацетоуксусной кислоты увеличилось до 0,062 ($\pm 0,009$) мкг/мг сух. в-ва. Экспонирование 6 ч приводило к увеличению уровня ацетоуксусной кислоты до 0,084 ($\pm 0,015$) мкг/мг сух. в-ва. При возвращении в условия аэрации концентрация ацетоуксусной

кислоты снизилась до 0,040 ($\pm 0,008$) мкг/мг сух. в-ва.

Экспозиция *G. lacustris* 1 ч вела к росту содержания ацетоуксусной кислоты до 0,022 ($\pm 0,004$) мкг/мг сух. в-ва (рис. 2, в). В течение 3 ч эксперимента уровень ацетоуксусной кислоты увеличился до 0,037 ($\pm 0,005$) мкг/мг сух. в-ва. Экспонирование 6 ч привело к увеличению содержания ацетоуксусной кислоты до 0,055 ($\pm 0,005$) мкг/мг сух. в-ва. При возвращении к аэрации содержание ацетоуксусной кислоты снижалось до 0,026 ($\pm 0,003$) мкг/мг сух. в-ва.

Сравнительный анализ накопления и утилизации β -оксимасляной кислоты в тканях амфипод. У особей всех исследованных видов β -оксимасляную кислоту в контроле не обнаружили.

Экспонирование *E. vittatus* 1 ч в условиях гипоксии вело к появлению β -оксимасляной кислоты в количестве 0,068 ($\pm 0,005$) мкг/мг сух. в-ва (рис. 3, а). В течение 3 ч эксперимента уровень β -оксимасляной кислоты возрос до 0,113 ($\pm 0,042$) мкг/мг сух. в-ва. Экспозиция в течение 6 ч в условиях гипоксии при-

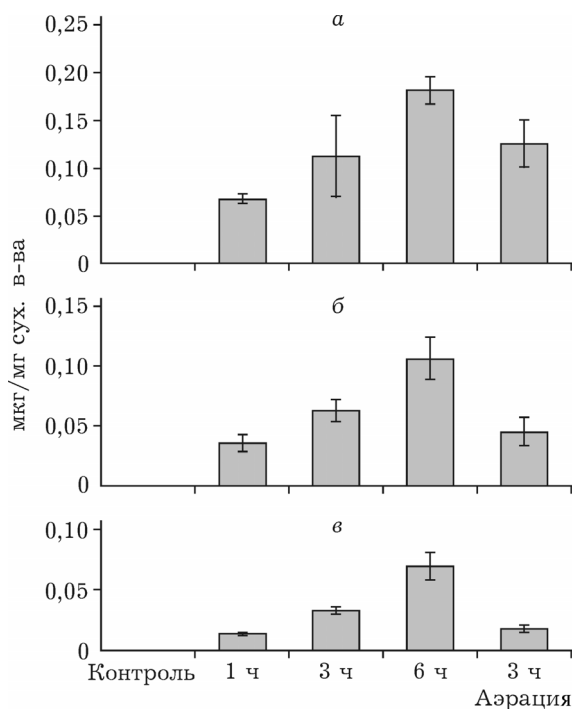


Рис. 3. Содержание β -оксимасляной кислоты в тканях *E. vittatus* (а), *E. cyaneus* (б), *G. lacustris* (в), подверженных гипоксии с последующим возобновлением аэрации

вела к увеличению содержания β -оксимасляной кислоты до $0,182 (\pm 0,014)$ мкг/мг сух. в-ва. При возвращении в условия аэрации отмечено снижение уровня β -оксимасляной кислоты до $0,126 (\pm 0,025)$ мкг/мг сух. в-ва.

Экспонирование *E. cyaneus* 1 ч вело к образованию β -оксимасляной кислоты в количестве $0,035 (\pm 0,007)$ мкг/мг сух. в-ва (рис. 3, б). Через 3 ч содержание β -оксимасляной кислоты составляло $0,063 (\pm 0,009)$ мкг/мг сух. в-ва. В течение 6 ч экспозиции уровень β -оксимасляной кислоты достиг $0,11 (\pm 0,018)$ мкг/мг сух. в-ва. При возвращении в условия аэрации отмечали снижение содержания β -оксимасляной кислоты до $0,045 (\pm 0,012)$ мкг/мг сух. в-ва.

Часовое экспонирование *G. lacustris* вело к появлению β -оксимасляной кислоты в количестве $0,014 (\pm 0,001)$ мкг/мг сух. в-ва (рис. 3, в). Через 3 ч эксперимента уровень β -оксимасляной кислоты составил $0,033 (\pm 0,004)$ мкг/мг сух. в-ва. В течение 6 ч экспозиции концентрация β -оксимасляной кислоты возросла до $0,07 (\pm 0,012)$ мкг/мг сух. в-ва. При возвращении к аэрации отмечено снижение β -оксимасляной кислоты до $0,018 (\pm 0,002)$ мкг/мг сух. в-ва.

Сравнительный анализ накопления и утилизации сукцината в тканях амфипод. У *E. vittatus* содержание сукцината в контроле составляло $0,059 (\pm 0,008)$ мкг/мг сух. в-ва (рис. 4, а). После 1 ч экспозиции происходило увеличение содержания сукцината до $0,086 (\pm 0,011)$ мкг/мг сух. в-ва. В течение 3 ч экспозиции содержание сукцината возросло до $0,295 (\pm 0,020)$ мкг/мг сух. в-ва. Экспозиция 6 ч приводила к увеличению уровня сукцината до $0,461 (\pm 0,026)$ мкг/мг сух. в-ва. При возвращении к аэрации отмечали снижение содержания сукцината до $0,352 (\pm 0,015)$ мкг/мг сух. в-ва.

У *E. cyaneus* содержание сукцината в контроле составляло $0,025 (\pm 0,004)$ мкг/мг сух. в-ва (рис. 4, б). Экспозиция в течение 1 ч не приводила к достоверному увеличению уровня сукцината ($0,040 (\pm 0,011)$ мкг/мг сух. в-ва). Через 3 ч экспозиции концентрация сукцината возросла до $0,168 (\pm 0,034)$ мкг/мг сух. в-ва. После 6 ч содержания в условиях гипоксии уровень сукцината увеличился до $0,262 (\pm 0,047)$ мкг/мг сух. в-ва. После возвра-

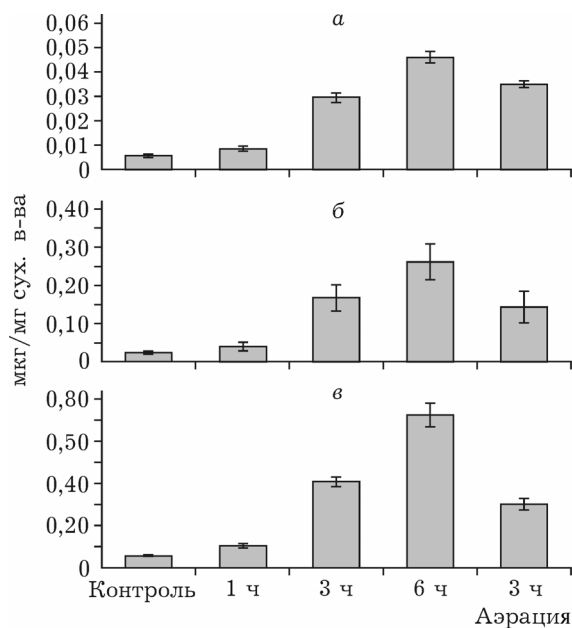


Рис. 4. Содержание сукцината в тканях *E. vittatus* (а), *E. cyaneus* (б), *G. lacustris* (в), подверженных гипоксии с последующим возобновлением аэрации

щения к аэрации содержание сукцината снизилось до $0,143 (\pm 0,042)$ мкг/мг сух. в-ва.

У *G. lacustris* содержание сукцината в контроле составило $0,059 (\pm 0,002)$ мкг/мг сух. в-ва (рис. 4, в). Экспозиция в течение 1 ч в условиях пониженного содержания кислорода вызвала увеличение уровня сукцината до $0,105 (\pm 0,008)$ мкг/мг сух. в-ва. Через 3 ч экспозиции концентрация сукцината возросла до $0,407 (\pm 0,022)$ мкг/мг сух. в-ва. Экспозиция 6 ч вела к увеличению уровня сукцината до $0,723 (\pm 0,057)$ мкг/мг сух. в-ва. При возвращении к аэрации отмечено снижение сукцината до $0,301 (\pm 0,028)$ мкг/мг сух. в-ва.

Результаты исследования показали, что у всех изученных видов амфипод активируются анаэробные процессы: анаэробный катаболизм липидов и анаэробное образование сукцината. Уровни накопления и метаболической утилизации продуктов анаэробного липолиза и сукцината у исследованных видов отличаются.

Наиболее значительный уровень накопления ацетона отмечен у *E. vittatus*, наименьший – у палеарктического *G. lacustris*. Наибольшая скорость утилизации ацетона отмечена у *G. lacustris* и *E. cyaneus*, а наименьшая – у *E. vittatus*. При возвращении к аэра-

ции у *G. lacustris* и *E. cyaneus* содержание ацетона снижается на 33 и 28 % соответственно, у *E. vittatus* – на 24 %.

Таким образом, наибольший уровень прироста содержания ацетоуксусной кислоты характерен для байкальских видов, причем для *E. vittatus* данные показатели выше, чем для *E. cyaneus*. Для палеарктического *G. lacustris* показана меньшая степень накопления ацетоуксусной кислоты. При возвращении в условия аэрации уровень ацетоуксусной кислоты у исследованных видов амфипод снижается: у *G. lacustris* и *E. cyaneus* на 50, а у *E. vittatus* – на 25 %.

Наибольшая степень увеличения содержания β -оксимасляной кислоты отмечена для *E. vittatus*, наименьшая среди представленных видов – для *G. lacustris*. Концентрация β -оксимасляной кислоты при возвращении амфипод в условия аэрации снизилась на 70 % у *G. lacustris*, на 55 – у *E. cyaneus*, на 30 % – у *E. vittatus*.

У исследованных видов в контроле продукты анаэробного липолиза не обнаружены. Это свидетельствует либо об отсутствии протекания данного процесса в условиях достаточного снабжения кислородом, либо об эффективной работе систем элиминации данных метаболитов. В условиях пониженного содержания кислорода происходит активация анаэробного липолиза, о чем свидетельствует накопление ацетона, ацетоуксусной и β -оксимасляной кислот. Реоксигенация ведет к снижению концентрации накопленных продуктов анаэробного липолиза у всех представленных видов.

Согласно литературным данным, использование дополнительных путей анаэробной продукции энергии связано с тем, что для поддержания синтеза АТФ в анаэробных условиях требуется гораздо больше глюкозы, чем в аэробных [20]. При переходе на анаэробный распад углеводов – гликолиз – в результате следующего за ним дефицита глюкозы организм вынужден подключать процесс распада липидов – липолиз. В условиях пониженного содержания кислорода распад липидов происходит не полностью, а лишь до промежуточного продукта – ацетил-КоА, из которого в данных условиях образуются кетоновые тела (ацетон, ацетоуксусная и β -

оксимасляная кислоты), накапливающиеся в тканях.

Анаэробный распад липидов является малоэффективным способом продукции метаболической энергии. Кроме того, конечные продукты данного процесса – ацетон, ацетоуксусная и β -оксимасляная кислоты – являются токсичными, а их накопление вызывает кетоацидоз. Как и следовало ожидать, у адаптированных к гипоксии видов использование данного пути выражено в меньшей степени.

Так, для адаптированного к гипоксии *G. lacustris*, способного переносить значительное снижение концентрации кислорода, показаны наименьшая степень активации анаэробного липолиза и наиболее быстрая метаболизация его конечных продуктов при возвращении к аэриобиозу, в то время как менее резистентные к пониженному содержанию кислорода байкальские виды *E. cyaneus* и *E. vittatus* характеризуются более интенсивным анаэробным катаболизмом липидов в условиях гипоксии, а также менее выраженным процессом метаболической утилизации кетоновых тел.

Одним из эффективных анаэробных процессов образования энергии является образование сукцината (янтарной кислоты). Известно, что для ряда адаптированных к значительному снижению содержания кислорода видов характерно использование данного процесса. Конечным продуктом процесса анаэробного образования сукцината является сукцинат. Выход метаболической энергии при использовании данного процесса больше, чем при анаэробном гликолизе, кроме того, использование данного пути позволяет снизить выход лактата [21–24].

Согласно полученным в настоящей работе данным, все исследованные виды амфипод в условиях пониженного содержания кислорода накапливают сукцинат. При этом показаны различия в степени накопления и последующей метаболизации сукцината у исследованных видов. В целом для байкальских видов характерны меньшие показатели накопления сукцината, в то время как палеарктический вид *G. lacustris* характеризуется более интенсивной степенью протекания данного процесса.

Вероятно, исследованные биохимические особенности в определенной степени влияют на адаптивные возможности исследованных видов, определяя их устойчивость к пониженному содержанию кислорода.

Ранее нами уже предложен сравнительный ряд по степени устойчивости к гипоксии различных видов амфипод, включающий и использованные в данном исследовании виды [4]. По степени устойчивости к гипоксии данные виды располагались в последовательности: *G. lacustris* > *E. cyaneus* = *E. vittatus*. Сопоставляя полученные нами данные с представленным рядом, можно отметить, что наиболее резистентный к гипоксии *G. lacustris* обладает и наиболее эффективной системой анаэробного метаболизма. Снижение степени эффективности анаэробных процессов у двух других видов также коррелирует с их положением в ряду устойчивости к гипоксии.

Анализируя особенности анаэробного метаболизма исследованных байкальских и палеарктических видов амфипод, можно заключить, что для наиболее устойчивого к пониженному содержанию кислорода *G. lacustris* характерна меньшая степень использования низкоэффективного пути образования энергии – анаэробного липолиза, большая степень использования более эффективного пути образования метаболической энергии в условиях низкого содержания кислорода – процесса анаэробного образования сукцината. Для менее устойчивых к действию пониженного содержания кислорода байкальских видов показаны более выраженная индукция анаэробного липолиза и меньшая степень подключения процесса анаэробного образования сукцината.

Данные биохимические особенности в определенной степени влияют на адаптивные возможности исследованных видов, определяя их устойчивость к пониженному содержанию кислорода. Таким образом, полученные нами данные позволяют предполагать, что именно степень развития анаэробных процессов определяет степень устойчивости вида к гипоксии и взаимосвязана с экологическими характеристиками отдельного вида.

Работа поддержана грантами РФФИ: 08-04-00928-а, 10-04-00611-а, 10-04-92505-ИК_а, про-

граммы “Развитие научного потенциала высшей школы” (РОСОБРАЗОВАНИЕ) проект № 2.1.1/982, программы “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009-2013 годы” (РОСОБРАЗОВАНИЕ) контракты № П622 и № П1710, ФЦП 2010-1.5-501-003-017, Гранта Президента РФ МК-351.2009.4.

ЛИТЕРАТУРА

1. Леванидова И. М. К вопросу о причинах несмешиваемости байкальской и палеарктической фауны // Труды Байкальской лимнологической станции АН СССР. 1948. № 12. С. 57–81.
2. Кожов М. М. Биология озера Байкал. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 315 с.
3. Мазепова Г. Ф. Ракушковые рачки (Ostracoda) Байкала. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. 472 с.
4. Тимофеев М. А., Кириченко К. А. Экспериментальная оценка роли абиотических факторов в ограничении распространения эндемиков за пределы оз. Байкал, на примере амфипод // Сиб. экол. журн. 2004. № 1. С. 41–50.
5. Donsbach K. W. Oxygen – Oxygen – Oxygen. Rockland Corporation, 1993.
6. Diaz R. Overview of hypoxia around the world // J. Environ. Qual. 2001. Vol. 30. P. 75–281.
7. Базикалова А. Я. Материалы по изучению амфипод Байкала. Поглощение кислорода // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1941. № 1. С. 151–158.
8. Тимофеев М. А. Сравнительная оценка отношения байкальских гаммарид и голарктического *Gammarus lacustris* к абиотическим факторам: дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2000. 139 с.
9. Timofeyev M. A. On the role of adaptive abilities in the distribution of endemic amphipods from Lake Baikal // Verh. Intrenat. Verein. Limnol. 2002. Vol. 28. P. 1613–1615.
10. Лосев Н. И., Хитров Н. К., Грачев С. В. Патолофизиология гипоксических состояний и адаптации организма к гипоксии. М., 1982. 80 с.
11. Озернюк Н. Д. Механизмы адаптации. М.: Наука, 1992. 272 с.
12. Бельченко Л. А. Адаптация человека и животных к гипоксии разного происхождения // Соросовский образовательный журн. 2001. № 7. С. 33–39.
13. Hervant F., Mathieu J., Messana G. Locomotory, ventilatory and metabolic responses of the subterranean *Stenosrillus verei* (Crustacea, Isopoda) to sever hypoxia and subsequent recovery // C. R. Acad. Sci III. 1997. Vol. 320, N 2. P. 139–148.
14. Lactate metabolism and glucose turnover in the subterranean crustacean *Niphargus virei* during post-hypoxic recovery / F. Hervant. [et al.] // J. Exp. Biol. 1999. Vol. 202. P. 579–592.
15. Тимофеев М. А., Кириченко К. А., Рохин А. В. К вопросу о существовании механизмов устойчивости к гипоксии у байкальских амфипод // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. 2003. № 7. С. 152–155.

16. Вейнберг И. В. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1995.
17. Вейнберг И. В., Камалтынов Р. М. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 3. С. 259–265.
18. Бекман М. Ю. Биология *Gammarus lacustris* Sars в прибайкальских водоемах // Труды Байкальской Лимнологической станции АН СССР. 1954. Т. 14. С. 268–311.
19. Сафронов Г. П. Состав и экология видов рода *Gammarus fabricius* юга Восточной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1993.
20. Анаэробное образование сукцината и облегчение его окисления – возможные механизмы адаптации клетки к кислородному голоданию / Е. И. Маевский [и др.] // Рос. биомед. журн. 2000. Т. 1, ст. 3. С. 32–36.
21. Hochachka P., Dressendorfer R. Succinate accumulation in man during exercise // Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol. 1976. Vol. 35, N 4. P. 235–242.
22. Wiasner R., Rosen P., Grieshaber M. Pathways of succinate formation and their contribution to improvement of cardiac function in the hypoxic rat heart // Biochem. Med. Metab. Biol. 1988. Vol. 40, N 1. P. 19–34.
23. Buffering capacity of histidine in cardioplegia analyzed by myocardial production of lactate and alanine / A. Ohkado [et al.] // Kuobu Geka. 1993. Vol. 46, N 12. P. 1021–1024.
24. Buck L. Succinate and alanine as anaerobic end-products in the diving turtle (*Chrysemys picta bellii*) // Comp. Biochem. Physiol. B. 2000. Vol. 126, N 3. P. 409–413.

Relations of Baikal and Palaeartic Amphipoda with Oxygen as an Environmental Factor and the Mechanisms of Adaptation to a Decrease in its Level

M. A. TIMOFEYEV^{1,2}, K. A. KIRICHENKO³, Zh. M. SHATILINA^{1,2},
A. V. ROKHIN², T. P. POBEZHIMOVA³

¹ Baikal Research Center
664003, Irkutsk, K. Marx str., 5-10

² Irkutsk State University
664003, Irkutsk, K. Marx str., 2

³ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontov str., 132
E-mail: m.a.timofeyev@mail.com

Materials of the comparative investigation of the features of the use of anaerobic mechanisms by Baikal amphipoda *Eulimnogammarus vittatus* (Dyb.), *E. cyaneus* (Dyb.), and Palaeartic *Gammarus lacustris* Sars. under the conditions of decreased oxygen content. It is shown that the anaerobic metabolism system functions with the highest efficiency in the Palaeartic species *G. lacustris*. This species is characterized by the lowest degree of the use of a low-efficiency route of energy formation – anaerobic lipolysis – and the highest degree of the use of a more efficient route of energy formation under the conditions of the low oxygen content – anaerobic formation of succinate. For Baikal species that are less stable against the action of reduced oxygen content, a more clearly pronounced induction of anaerobic lipolysis and a lower degree of involvement of the anaerobic formation of succinate were demonstrated.

Key words: amphipoda, Baikal, hypoxia, oxygen, anaerobic lipolysis, succinate, *Eulimnogammarus vittatus*, *Eulimnogammarus cyaneus*, *Gammarus lacustris*.