

Г. М. БЕЛЯЕВ

ОСМОРЕГУЛЯТОРНЫЕ СПОСОБНОСТИ УСОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ

(Представлено академиком П. П. Ширшовым 18 VI 1949)

Усоногие ракообразные относятся к типично морским организмам, как правило, не встречающимся в пресной воде. Некоторые виды рода *Balanus* отличаются, однако, широкой эвригалинностью и могут существовать как при нормальной морской солености, так и в солоноватых водоемах, а *B. improvisus* способен проникать даже в пресные воды (5, 8, 9). Как известно, все эвригалинные представители высших ракообразных обладают явно выраженными осморегуляторными способностями (1, 2, 4) в отличие от эвригалинных моллюсков и других пойкилоосмотических беспозвоночных, у которых возможность перенесения значительных колебаний солености обеспечивается диапазоном солеустойчивости самих тканей организма (1).

Среди исследованных до сих пор низших ракообразных имеются, с одной стороны, такие формы, как *Artemia salina*, обладающая высоко развитой способностью поддерживать постоянство осмотической концентрации крови, независимо от изменения внешней солености (6, 11), с другой, такие, как многие пресноводные филлоподы, концентрация крови которых в значительной мере зависит от окружающих условий (10). О величине осмотического давления полостной жидкости и о характере осморегуляторных способностей морских и солоноватоводных представителей низших ракообразных до сего времени ничего известно не было, исключая краткие указания Е. М. Крепса (7) о том, что у баренцовоморских *Balanus crenatus* «концентрация полостной жидкости очень резко изменяется в зависимости от внешних условий» и что «говорить о регуляции концентрации солей и полостной жидкости не приходится»*. Представляло поэтому интерес выяснение вопроса о том, по какому из двух указанных выше путей пошла выработка эвригалинности у морских представителей низших ракообразных.

Летом 1946 и 1947 гг. были произведены микрокриоскопическим методом определения осмотического давления полостной жидкости у 4 видов баланусов из естественных местообитаний различной солености в Баренцовом, Белом и Балтийском морях и поставлены опыты по выяснению характера осморегуляторных способностей у баренцовоморских и беломорских *Balanus balanoides*. Определения осмотического давления внутренней среды производились по полостной жидкости баланусов, выступающей при перерезании конечностей у осторожно вынутых из раковинки и обсушенных на фильтровальной бумаге рачков.

* В. О. Борсук (3) указывает, что аналогичные данные были получены Е. М. Крепсом и для *B. balanoides*. Однако фактических данных об осморегуляции баланусов ни в той, ни в другой работе не приводится.

Таблица 1

Нормальные показатели депрессии полостной жидкости баланусов из местообитаний различной солености

В и	Δ° полостной жидкости *	Δ° внешней среды	Степень гипертонии
Баренцово море (губа Дальне-Зеленцкая)			
Balanus balanoides	2,16	1,99	0,17
» balanus	2,08	1,98	0,10
» crenatus	2,08	1,95	0,13
Белое море (Кандалакшский залив)			
Balanus balanoides	1,60	1,46	0,14
	1,50	1,30	0,20
	1,24	1,05	0,19
	1,25	0,99	0,26
» balanus	1,43	1,29	0,14
Балтийское море (Таллинский залив)			
Balanus improvisus	0,61	0,30	0,31

* Среднее из определений у нескольких экземпляров.

Как видно из табл. 1, баланусы уже в условиях нормальной морской солености в Баренцовом море не находятся в осмотическом равновесии с окружающей средой, а способны поддерживать некоторую степень ги-

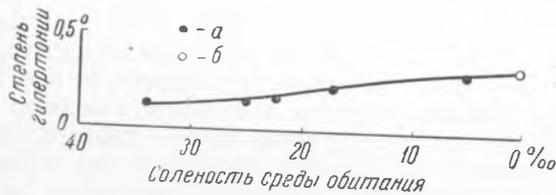


Рис. 1. Изменение степени гипертонии полостной жидкости низших ракообразных по мере опреснения естественной среды обитания. а — баланусы, б — пресноводные низшие ракообразные (по неопубликованным данным автора)

пертонии полостной жидкости. В солоноватоводных морях депрессия полостной жидкости баланусов хотя и снижается, но не адекватно уменьшению солености. По мере увеличения опреснения степень гипертонии полостной жидкости баланусов постепенно нарастает.

Построенная по предложенному Л. А. Зенкевичем (4) принципу кривая изменения степени гипертонии низших ракообразных (баланусы и пресноводные Entomostraca) по мере опреснения среды обитания (рис. 1) показывает ход этого нарастания. Как видно из кривой, обитающие в Балтике при солености 5‰ *Balanus improvisus* оказываются примерно в той же степени осмотически независимыми от окружающих условий, как и пресноводные низшие ракообразные.

Рис. 2 показывает ход изменения соотношения внутреннего и внешнего осмотического давления у баренцовоморских (А) и беломорских (Б) *Balanoides*. Как те, так и другие рачки оказываются пойкилосмотическими при изменении внешней солености в пределах диапазона, совместимого с их нормальной жизнедеятельностью. Однако сам диапазон этот у них различен. Баренцовоморские баланусы (губа Дальне-Зеленецкая, соленость воды 35‰) проявляют нормальную активность при экспериментальном изменении солености от 20 до 45‰. В отличие от них баланусы из Кандалакшского залива Белого моря (из района с солено-

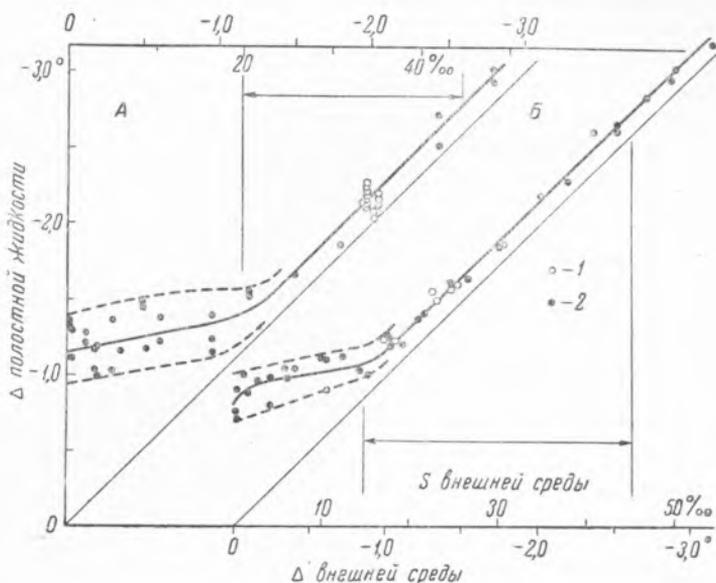


Рис. 2. Соотношение внутреннего и внешнего осмотического давления: А — у баренцовоморских и Б — у беломорских *Balanus balanoides*; 1 — в естественных условиях, 2 — после выдерживания в различных соленостях в течение 3 суток. Стрелкой указан диапазон нормальной жизнедеятельности в условиях опыта. Пунктиром показан размах индивидуальных колебаний депрессии полостной жидкости в условиях опреснения

стью воды 22‰) активно жизнедеятельны при изменении солености от 12—15 до 45‰. Таким образом, границы солевого диапазона нормальной жизнедеятельности солоноватоводных беломорских баланусов расширены в сторону опреснения сравнительно с таковыми у исходной баренцовоморской формы.

В условиях более высоких соленостей осмотическая концентрация полостной жидкости баланусов также изменяется параллельно увеличению концентрации морской воды. Повидимому, повышение внешней солености до 50‰ и даже выше хотя и приостанавливает активную деятельность баланусов, но не является настолько неблагоприятным, чтобы заставлять их возможно более плотно замыкать раковину для изоляции от внешней среды, как они это делают в периоды обсыхания во время отлива. Такая приспособленность к перенесению высоких концентраций полостной жидкости становится понятной, если вспомнить тот факт, что баланусы, обитающие у верхней границы прилива, могут без вреда для себя переносить обсыхание в течение нескольких дней и даже недель, теряя при этом вследствие испарения значительное количество содержащейся в них воды.

При опреснении ниже 20‰ для баренцовоморских и ниже 12—15‰ для беломорских баланусов концентрация полостной жидкости остается у них на относительно постоянном уровне, а степень гипертонии

прогрессивно возрастает. Гомойосмотичность баланусов в условиях опреснения не может быть объяснена только изоляцией рачков от окружающей их воды замыканием раковинки. Баланусы хотя и замыкают в этих условиях крышечку, но замыкание это бывает неполным и часто остается даже заметная простая щель между створками крышечки, захлопывающаяся при прикосновении. Повидимому, при сильном опреснении посредством смыкания крышечки достигается значительное уменьшение осмотического притока воды в тело баланусов, и благодаря этому их осморегуляторный аппарат оказывается достаточно эффективным для поддержания относительно постоянной концентрации внутренней среды.

Переход беломорских *Balanus balanoides* к гомойосмотичности при большем опреснении, чем баренцовоморских, позволяет заключить, что расширение солевого диапазона нормальной жизнедеятельности беломорских баланусов обеспечивается выработавшейся у них в условиях Белого моря способностью тканей переносить большее разведение полостной жидкости. У обеих форм в условиях опреснения наблюдается значительное увеличение индивидуальных колебаний депрессии полостной жидкости, особенно резко выраженное у баренцовоморских баланусов. Наличие таких колебаний указывает на различную приспособленность индивидуумов к перенесению необычного для них опреснения и может служить основой для действия естественного отбора при продвижении вида в местообитания с пониженной сравнительно с исходной соленостью.

Полученные данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Возможность проникновения баланусов в опресненные местообитания обусловлена, с одной стороны, расширением до известного предела устойчивости их тканей к разведению полостной жидкости, с другой, усовершенствованием осморегуляторного аппарата, обеспечивающего поддержание в сильно опресненных местообитаниях значительно более высокого осмотического градиента, чем при более высоких соленостях.

2. Солонатоводные беломорские *Balanus balanoides* физиологически отличны от исходной морской формы. Обе исследованные популяции могут поэтому рассматриваться как находящиеся на начальных стадиях внутривидовой дивергенции.

Институт зоологии
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Поступило
14 V 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. М. Беляев и Я. А. Бирштейн, Зоол. журн., 19, № 4, 548 (1940).
² Г. М. Беляев и Я. А. Бирштейн, ДАН, 45, № 7 (1944). ³ В. О. Борсук, Тр. Мурманск. биол. ст., 3, 1 (1929). ⁴ Л. А. Зенкевич, Зоол. журн., 17, № 5, 845 (1938); 17, № 6, 976 (1938). ⁵ Б. С. Ильин, Тр. Азовско-Черноморск. ст., 7, 131 (1930). ⁶ Н. Б. Медведева, Zs. vergl. Physiol., 5, № 3, 547 (1927). ⁷ Е. М. Крепс, Тр. Мурманск. биол. ст., 3, 1 (1929). ⁸ Н. Куделин, Зап. Новоросс. об-ва естествоисп., 39, 345 (1914). ⁹ В. Н. Ульянин, Изв. Моск. об-ва любит. естеств., антропол. и этнограф., 9, 77 (1872). ¹⁰ Н. Fritsche, Intern. Rev. ges. Hydrobiol., 8, No. 1, 22 (1917). ¹¹ D. J. Kuenen, Arch. Neerland Zool., 3, 365 (1939).