

УДК 591.524.1

**О ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
МОРСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ****В. В. ХЛЕБОВИЧ, А. Ю. КОМЕНДАНТОВ**

Три вида беспозвоночных морского происхождения из эстуариев Южного Приморья оказались способными во взрослом состоянии длительно выживать в практически пресной воде и осуществлять при этом гиперосмотическую регуляцию. Предполагается, что такой физиологической пресноводностью должна обладать значительная часть обитателей эстуариев муссонного климата, характеризующегося многодневными летними ливнями. Полная пресноводность ограничена репродуктивно, поэтому у животных данной группы велика способность к образованию псевдопопуляций. Искусственные псевдопопуляции таких организмов могут обогащать бентос пресноводных водоемов.

Два главных типа водной фауны, пресноводная и морская, при изменении солености за пределы, свойственные их максимальному расцвету, резко обедняются. Сравнительно многочисленные морские и пресноводные виды встречаются в узком диапазоне 5—8‰, который является одновременно и зоной стыка двух фаун друг с другом, и барьером, их разделяющим. Лишь очень немногие виды способны пересекать этот соленостный диапазон, получивший название критической солености (Хлебович, 1965, 1974; Khlebovich, 1969) и хорогалинной зоны (Kinne, 1971). Особое внимание исследователей обращают на себя виды, которые могут жить во всем соленостном диапазоне от пресных вод до полносоленого моря и даже выше — до гипергалинных лагун. Список таких широко эвригалинных форм приведен Ремане (Remane, 1971). Даже беглый взгляд на этот список показывает, что в него входят прежде всего виды пресноводного происхождения — солнечники, коловратки, олигохеты, кладоцеры, личинки двукрылых и т. д. К этой же группе можно отнести широко эвригалинных и проходных костистых рыб, поскольку их изначально пресноводное происхождение сейчас практически общепризнано.

Из широко эвригалинных видов беспозвоночных морского происхождения в современной фауне Балтийского моря с уверенностью можно назвать лишь полихету *Nereis diversicolor* и краба *Ergaticus sinensis*, однако их широкая эвригалинность весьма своеобразна. Если возможность жить в пресной воде у взрослых особей этих видов обеспечивается совершенной гиперосмотической регуляцией, то их размножение и личиночное развитие блокируется снижением солености ниже 5‰. При анализе форм соленостных отношений животных на разных стадиях жизненного цикла такие организмы были выделены как III тип (Khlebovich, 1969; Хлебович, 1974). Потребность в соленой воде на время размножения и личиночного развития у этих двух видов удовлетворяется, очевидно, по-разному. *N. diversicolor* в природе может встречаться только на таких участках водоемов, где более или менее регулярно происходит повышение солености до 5‰ и выше. *E. sinensis*, проникающий высоко вверх по рекам (он обнаружен даже у Праги), совершает обычные катадромные миграции в зоны моря с соленостью не менее 5‰, где и происходит его размножение.

Таким образом, широкая эвригалинность у этих видов относительна; в условиях сгона соленой воды во время размножения или при пресечении катадромной миграции они не смогут экологически проявить это свойство. Такие виды были названы (Хлебович, 1974, 1977) физиологически пресноводными морскими организмами.

В последние годы список видов этой категории несколько пополнился.

К известным ранее упомянутым двум видам можно прибавить полихет-нереид *Laeonereis culveri*, *Nereis succinea* (Oglesby 1978) и двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (Cain, 1975; Otto, Pierce, 1981). С 1979 по 1982 г. мы работали на новом для нас типе солоноватых вод — в эстуариях Приморья: р. Волченец, впадающей в бухту Восток зал. Петра Великого, и р. Гладкой, впадающей в зал. Посыета. При нормальной погоде соленость вод эстуариев испытывала обычные колебания в зависимости от фазы прилива. Как и положено, у дна она была более высокой во все фазы (тип В—«частично перемешиваемый эстуарий» по Притчарду, см. Perkins, 1974). Во все четыре года работ в августе-сентябре над Приморьем пронеслись тайфуны, в результате которых выпадали обильные ливни. Выпавшая на обширных водосборах масса воды продолжала реками сбрасываться в море в течение нескольких дней после прохождения тайфуна. Итогом этого была резкая смена условий жизни в эстуариях. Зона смешения морских и пресных вод переносилась далеко в море, где пресная вода растекалась на больших пространствах тонким слоем по поверхности. В самом же эстуарии устанавливался чисто речной режим — вся вода от дна до поверхности была пресной и двигалась только в сторону моря, без компенсационного донного противотока морских вод. Такой режим мог держаться довольно долго — в эстуарии р. Гладкой в августе 1981 г. он сохранялся, по нашим наблюдениям, минимум 8 дней.

В этих условиях были обнаружены следующие беспозвоночные морского происхождения: немертины *Lineus bilineatus* (Renier) и *Tubulanus ezoensis* Yamaoka, полихеты *Lycastopsis augeneri* Okuda (верхний горизонт литорали), *Tylorrhynchus heterochaetus* (Quatrefages), *Nereis japonica* Izuka и *Prionospio japonicus* Okuda, двустворчатые моллюски *Laternula limicola* (Reeve), *Macoma balthica takahokoensis* Yamamoto et Habe, *Corbicula finitima* Lindholm и *C. japonica* Prime, мизиды *Neomysis intermedia* Czern.

Известно, что многие морские эвригалинные моллюски благодаря плотному смыканию створок у пластинчатожабрных или запиранию крышечкой у брюхоногих могут довольно длительно переживать при полном опреснении среды (Хлебович, 1974; Бергер, 1976). При этом они, по сути, остаются пойкилоосмотичными, продолжая терять соли в гипотоничной среде. Однако благодаря изолирующей реакции потери происходят так медленно, что обеспечивают переживание в течение многих дней. Это есть именно переживание, так как в данный период моллюски не питаются и время их жизни ограничено моментом распреснения их внутренней среды до критических значений 5—8‰ за счет диффузии солей.

Естественно было ожидать, что и моллюскам эстуариев Приморья будут свойственны именно такие адаптации. В то же время в соответствии с нашими взглядами на барьерную роль критической солености внешней среды переход остальных морских животных через хорогалинную зону вплоть до пресной воды должен быть связан с активным процессом — гипертонической регуляцией (Khlebovich, 1969; Хлебович, 1974; Gainey, Greenberg, 1977; Otto, Pierce, 1981). В таком случае, учитывая полное длительное опреснение среды, всех морских беспозвоночных в исследованных нами эстуариях, кроме отдельных видов моллюсков, мы должны признать физиологически пресноводными, аналогичными в этом отношении упомянутым *Nereis diversicolor* и *Egiocheir sinensis*. Для проверки этого положения экспериментально исследовали устойчивость к пресной воде и осморегуляторные способности при разной солености полихет и двустворчатых моллюсков эстуария р. Гладкой.

Из полихет исследовали *Lycastopsis augeneri* и *Tylorrhynchus heterochaetus*. Ликастопсисов акклимировали к пресной воде Куршского залива, разбавленной в 10 раз дистиллированной водой, а тилоринхусов — к той же воде, разбавленной в 20 раз; в этих условиях черви жили и были активными минимум 8 дней, после чего опыт был прекращен. Оба вида переходили из пойкилоосмотического состояния к четкой гипертон-

нической регуляции при солености ниже 6‰. Таким образом, оба исследованных вида полихет, как мы и предполагали, оказались физиологически пресноводными.

Из двустворчатых моллюсков изучали *Laternula limicola*, *Masoma balthica takahokoensis* и *Corbicula japonica*. *L. limicola* выживала 8 дней при солености 3‰ и была в этих условиях пойкилоосмотической. *M. balthica takahokoensis* выживала 12 дней при солености 1,0‰ (температура 2 и 10⁰), оставаясь при этом практически пойкилоосмотической.

C. japonica в наших экспериментах выживала не менее 10 сут в условиях крайне незначительной минерализации — разбавленной в 50 раз воде Куршского залива, что примерно соответствует солености 0,025‰. Температура в опыте была 19+1⁰. В отличие от двух предыдущих видов моллюсков корбикулы показали способность к гипертонической регуляции, к которой они приступали при снижении солености среды за пределы 1,5‰.

Таким образом, оба вида полихет и один вид исследованных нами моллюсков оказались физиологически пресноводными организмами. Очевидно, такой будет значительная часть эстуарных беспозвоночных морского происхождения, обитающих в зонах муссонного климата.

Муссонные летне-осенние ливни — нормальное явление на побережьях Дальнего Востока. Поэтому обычным следует признать и периодическое полное распреснение вод эстуариев и многих лагун. Следствием этого будет широкая эвригалинность обитающих здесь морских форм, которые должны обладать либо мощными изолирующими механизмами, как некоторые моллюски, либо развитой системой гипертонической регуляции, т. е. они должны быть физиологически пресноводными. Поэтому если на западе нашей страны до сих пор мы знали только два физиологически пресноводных вида, то в олигогалинных зонах эстуариев Приморья, как и во всех муссонных районах северо-западной части Тихого океана, они должны быть обычными. Показательно при этом, что из двух таких видов, упоминавшихся для бассейнов Балтийского и Северного морей, один — краб *Eriocheir sinensis* — является выходцем с побережья Китая, т. е. из районов с муссонным климатом.

Физиологически пресноводные морские организмы привлекают к себе внимание с разных позиций. Во-первых, их состояние можно рассматривать как этап на пути к полному проникновению в пресные воды. Такой путь, в частности, совершил североамериканский вид *Nereis limicola*, который отличается от чрезвычайно близкого, очевидно, исходного физиологически пресноводного *N. diversicolor* гермафродитизмом, живорождением и практически полной пресноводностью (Smith, 1958; Хлебович, 1963). Поскольку вопрос обитания в условиях пресной воды для физиологически пресноводных животных во взрослом состоянии уже решен, то самые напряженные отношения с соленостью вод у них будут складываться во время размножения и личиночного развития, когда для нормального прохождения ранних стадий, вплоть до формирования осморегуляторных органов, свойственных взрослым стадиям этих видов, животным требуется соленость обычно не ниже 5‰, что может быть достигнуто тремя способами, каждый из которых мы продемонстрируем примером.

1. Одним из приспособлений к обеспечению личиночного развития водой высокой солености будет уже упоминавшаяся катадромная миграция китайского краба *Eriocheir sinensis*.

2. Другой адаптацией к специфическим условиям периодических длительных опреснений можно считать более или менее постоянное присутствие в популяции хотя бы небольшого количества половозрелых особей. Во все время наших наблюдений за *Nereis diversicolor* в Куршском и Калининградском заливах Балтийского моря (июнь—сентябрь) и за *N. japonica* в эстуариях Приморья (июль—сентябрь) в пробах периодически отмечали отдельные половозрелые особи. Их можно рассматривать как резерв для обеспечения воспроизводства популяций в случае нагона соленой воды (*N. diversicolor*) или ухода масс пресной воды после тайфунных ливней (*N. japonica*).

3. Наконец, приспособлением физиологически пресноводных видов эстуариев муссонных зон должна быть приуроченность процессов размножения и личиночного развития ко времени прекращения сезона дождей. Сухой период, когда влажная теплая погода с господствующими южными ветрами сменяется ясными днями с холодным северным ветром, устанавливается в Приморье, как и в других муссонных районах северо-западной части Тихого океана, зимой. Разгар зимы на севере муссонной зоны явно неблагоприятен для размножения водных животных из-за низких температур. Организмам выгодно приурочить размножение к самому началу сухого периода, когда нагретая за лето вода еще не остыла, а дожди уже прекратились. Такое сочетание природных условий устанавливается в Приморье в конце сентября — октябре. И именно в конце сентября мы отмечали наличие практически зрелых половых продуктов у основной массы *Tylogrhynchus heterochaetus*, *Nereis japonica*, *Macomia balthica takahokoensis* и *Laternula limicola*. Создается впечатление, что все они готовились к скорому массовому размножению.

В репродуктивную стратегию эстуарных видов должна входить система адаптаций, обеспечивающих оседание молоди в такой зоне эстуария, которая оптимальна для данного вида. Случайный занос слишком далеко вверх по реке, даже если и окажется удачным с точки зрения возможностей установления новых биотических отношений, может привести к образованию псевдопопуляций, которые будут лишены способности к воспроизводству. Так, очевидно, произошло с поселением моллюска *Rangia cuneata* в р. Джеймс (система Чезапикского эстуария) в 60 км от ее устья. Занесло сюда личинок необычайно сильное вторжение соленых вод, которое затем не повторялось много лет. Пять лет моллюски обитали здесь, не размножаясь, как псевдопопуляция (Cain, 1975). Занос личинок в сторону моря также может быть неблагоприятным для эстуарных организмов. Помимо высокой солености отрицательным моментом здесь будет смена характерных для эстуариев мягких грунтов на пески и гравий, а также губительное действие новых биотических отношений, в частности выедание хищниками. Чтобы удержаться в благоприятной зоне эстуария, занимающей как бы неустойчивое положение на наклонной плоскости, животные, обитающие здесь, должны обладать сложным репродуктивным поведением, заключающимся в приуроченности выброса половых продуктов или личинок в такую фазу прилива, которая, с учетом длительности личиночного развития, обеспечила бы максимальное оседание молоди в нужном месте. Это должно подразумевать сложные поведенческие реакции и у самой молоди, которая приуроченностью вертикальных миграций к соответствующим перемещениям масс воды будет решать свою задачу не быть вынесенной за пределы оптимальной зоны. Такое поведение, в частности, описано для личинок краба *Rhithropanopeus harrisi* (см. Cronin, Forward, 1981). В еще большей степени это должно быть выражено у обитателей эстуариев муссонных зон.

Следует особо остановиться на прикладном аспекте биологии физиологически пресноводных морских животных. Из их числа могут быть выбраны кандидаты для создания в пресных водоемах — прудах и озерах — искусственных псевдопопуляций ценных промысловых или кормовых видов. Предпосылками к тому можно считать характерные для этой эколого-физиологической группы особенности. Практически все они детритофаги — фильтраторы или собиратели. Неустойчивость гидрологического режима и вероятность выноса за пределы благоприятной эстуарной зоны вели и ведут отбор на большую плодовитость и на быстрое прохождение личинкой тех критических стадий, которые нуждаются в воде высокой солености. Можно себе представить существование небольшого питомника с соленой водой, который бы обеспечил «посадочным материалом» большой типичный пресный водоем. Перспективными для такого рода работ можно считать моллюсков рода *Corbicula*, которые считаются промысловыми в Японии и странах юго-восточной Азии, а также все

исследованные нами nereиды, которые, как писал Л. А. Зенкевич (1963), являются наиболее ценным кормом донных рыб.

Дальнейшие исследования физиологических и репродуктивных адаптаций эстуарных организмов муссонных зон должны расширить список этих интересных в биологическом и перспективных в хозяйственном отношении физиологически пресноводных морских организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бергер В. Я. О приспособлении к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков.— В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1976, с. 59.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
- Хлебович В. В. О систематическом положении nereиды Каспийского моря.— Зоол. журн., 1963, т. 42, № 1, с. 129.
- Хлебович В. В. К физиологии эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды.— В кн.: Вопросы гидробиологии. Т. 1. М.: Наука, 1965. с. 440.
- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.
- Хлебович В. В. Осмотические и соленостные отношения в онтогенезе.— В кн.: Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, 1977, с. 257.
- Cain Th. D. Reproduction and recruitment of the brackish-water clam *Rangia cuneata* in the James river, Virginia.— *Fishery Bull.*, 1975, v. 73, № 2, p. 412.
- Cronin Th. W., Forward R. B. Tidally timed behaviour: their effects on larval distributions in estuaries.— *Estuaries*, 1981, v. 4, № 3, p. 238.
- Gainey L. F., Greenberg M. J. Physiological basis of the species abundance-salinity relationship in molluscs: a speculation.— *Marine Biol.*, 1977, v. 40, № 1, p. 41.
- Khlebovich V. V. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state.— *Marine Biol.*, 1969, v. 2, № 4, p. 338.
- Kinne O. Salinity — Invertebrates.— In: *Marine Ecology*. V. 1, pt. 2. L. etc.: Wiley Interscience, 1971, p. 821.
- Oglesby L. Salt and water balance.— In: *Physiology of annelids*. L. etc.: Acad. Press, 1978, p. 555.
- Otto J., Pierce S. K. Water balance systems of *Rangia cuneata*: ionic and amino acid regulation in changing salinities.— *Marine Biol.*, 1981, v. 61, № 2, p. 185.
- Perkins E. J. The biology of the estuaries and coastal waters. L.— N. Y.: Acad. Press, 1974. 678 p.
- Remane A. Ecology of brackish water.— In: *Biology of brackish water*. Stuttgart: E. Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung (Nagele und Obermiller), 1971, p. 1.
- Smith R. On reproductive pattern as a specific characteristic among nereid polychaetes — *Syst. Zool.*, 1958, v. 7, № 1, p. 60.

Зоологический институт АН СССР,
Ленинград

Поступила в редакцию
24.11.1983

ON PHYSIOLOGICALLY FRESH-WATER INVERTEBRATES OF MARINE ORIGIN

V. V. KHEBOVICH, A. Yu. KOMENDANTOV

Zoological Institute, Acad. Sci. USSR, Leningrad

Summary

Lycastopsis augeneri Okuda, and *Tylorrhynchus heterochaetus* (Quatrefages) (Polychaeta) and *Corbicula japonica* Prime (Mollusca) from the estuary zones of the Soviet Far East proved to be capable to survive for a long time in practically fresh water conditions due to hyperosmotic regulation. Such «physiologically fresh-water» organisms appear to have arisen under the influence of monsoon climate with prolonged summer-autumn rains causing a long-term flow of the fully fresh water over the estuary bed. Complete adaptation of the species of such animals to existence in fresh water is limited during the period of reproduction since the early development stages are unable to exist in the water with decreased salinity. The drift of metamorphosing pelagic larvae in the estuary upper zone by short-term surges of salt water can result in a settlement of individuals of these species in those places where fresh water stays during a major part of the year or even during several years. The physiologically fresh-water invertebrates of marine origin can be used for enrichment of fresh-water benthos. Being thermophilous, the species of this complex are to be used preferably in shallow piscicultural ponds and cooling ponds of the power stations. Their rearing in aquaria with controlled salinity will provide these water bodies with inoculation material.