

ОСМОТИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ У *LYCASTOPSIS AUGENERI*
И *TYLORRHYNCHUS HETEROCHAETUS* (*POLYCHAETA*, NEREIDAE)
В ВОДАХ РАЗЛИЧНОЙ СОЛЕННОСТИ

В. В. ХЛЕБОВИЧ, А. Ю. КОМЕНДАНТОВ, Л. А. ЯКОВИШИНА

Вопросам эвригалинности и осмотической регуляции у полихет, в частности, у видов особенно интересного в этом отношении семейства Nereidae посвящена обширная литература (см. обзор Oglesby, 1978). Однако представители богатой и своеобразной фауны полихет дальневосточных морей затронуты такого рода исследованиями в самой малой степени. Имеются лишь данные о нормальных показателях осмотического давления внутренней среды, полученные единичными измерениями особей 10 видов (единственная nereida — *Nereis vexillosa*) из типично морских местообитаний (Беляев, 1951). Какие-либо сведения об осмотической регуляции дальневосточных полихет в широком диапазоне соленостей среды в литературе отсутствуют. Между тем у обитателей литорали и эстуариев именно этих морей следует ожидать значительной эвригалинности и соответствующих ей физиологических механизмов, имея в виду многодневное воздействие дождей во время летних муссонов и тайфунов. В нашу задачу входило исследование степени эвригалинности и характера осмотических отношений со средой у двух видов полихет-нерейд, чья способность к существованию при различной солености подтверждалась полевыми наблюдениями.

Животных отлавливали в августе 1981 г. в заливе Посыет Японского моря. *L. augeneri* собирали с нижней поверхности камней верхнего горизонта литорали мыса Шелех при солености около 32‰. Накануне во время проливных дождей поселения этих червей подвергались воздействию потоков пресной воды. *T. heterochaetus* собирали в эстуарии р. Гладкой, выкапывая их из грунта в месте, на котором после дождей вода в течение минимум 8 дней, с 21 по 29 августа, была пресной как у поверхности, так и у дна. До дождей соленость воды в этом месте во время прилива была такой же, как в заливе, — около 30‰. У пойманных тилоринхусов отрезали и выбрасывали заднюю, обычно легко автотомирующуюся часть тела, после чего червей выдерживали несколько дней в солоноватой воде (морская вода, разведенная в 2—3 раза пресной), для того чтобы затянулась ранка. В таком виде животные были более пригодны для перевозки, так как снижалась угроза загнивания среды за счет разлагающихся автотомированных концов. В широкогорлой стеклянной посуде с небольшим количеством воды животные перенесли 10-дневную перевозку на Биологическую станцию ЗИН АН СССР (пос. Рыбачий Калининградской обл.).

После 4 суток пребывания в воде соленостью 6‰ *L. augeneri* 9 суток акклиматизировались к солености 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 16, 24 и 32‰ (среды готовили из воды 32‰ разбавлением дистиллированной). Проводилась также акклиматизация к воде Куршского залива и к ней же, разбавленной в разной степени дистиллированной водой. В воде каждой солености акклиматизировалось по 7—8 экз.

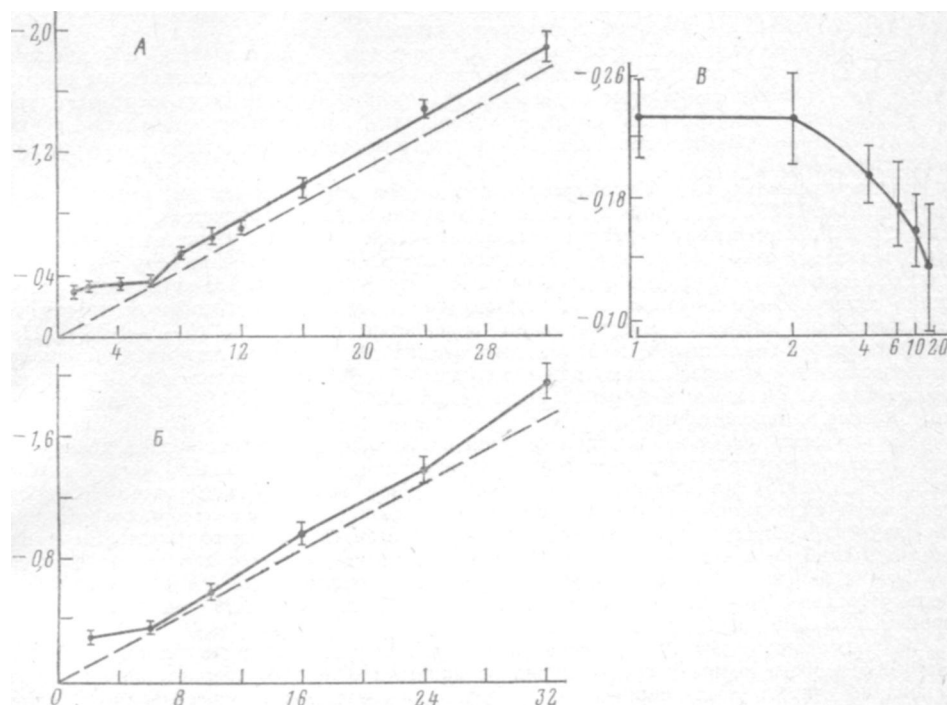
T. heterochaetus после 5 суток выдерживания при солености 6‰ 7 суток акклиматизировали к морской воде соленостью 2, 6, 10, 16, 24 и 32‰ а также к воде Куршского залива, разбавленной дистиллированной водой. В воде каждой солености содержали по 5—7 животных (в сосудах с тонким слоем воды для облегчения дыхания). Воду меняли трижды в сутки. Температура в опыте 16—18°. В течение эксперимента животных не кормили.

В использованной воде Куршского залива, по данным анализа, проведенного в гидрохимической лаборатории Ленинградского гидрометинститута, содержалось: $Cl^- = 336$ мг/л, $Na^+ = 329$ мг/л, $Ca^{2+} = 43$ мг/л и $Mg^{2+} = 16$ мг/л. Ее депрессия, по на-

шим измерениям, около $-0,06^{\circ}$. По происхождению это вода Немана с примесью балтийской. Определение осмотического давления проводили на микрокриоскопе модификации Аладина (1979). Полостную жидкость брали проколом покровов червей тем же капилляром, в котором пробу в дальнейшем замораживали для криоскопии.

L. augeneri не выдержали избранного срока акклимации в воде Куршского залива, разведенной в 20 и 100 раз, погибнув соответственно через 3 и 1 сутки. *T. heterochaetus* погибли только в воде Куршского залива, разведенной в 100 раз дистиллированной (на 3-и сутки), тогда как в той же воде, разведенной в 20 раз, они остались живыми в течение всего эксперимента.

Осморегуляторные способности двух видов nereid в морской воде различной солености характеризует рисунок, А, Б. Кривые, описывающие закономерность, на обоих



Осмотическое давление целомической жидкости nereid, акклимированных к морской воде разной солености (А—Б) и к воде Куршского залива, разбавленной дистиллированной (В): А — *Lycastopsis augeneri*; Б, В — *Tylorrhynchus heterochaetus*; пунктир — изоосмотическая линия; по осям абсцисс — соленость морской воды, ‰ (А, Б) и степень разбавления воды Куршского залива дистиллированной водой (во сколько раз) (В); по осям ординат — депрессия целомической жидкости, ΔC° ; $P > 95$

графиках оказались весьма сходными. Изоосмотичное внешней среде состояние было отмечено только при солености 6‰. Во всем соленостном диапазоне 8—32‰ полостная жидкость ликастопсисов и тилоринхусов была слегка, но достоверно гипертоничной по отношению к внешней среде. Поэтому, следуя терминологии Оглесби (Oglesby, 1978), мы должны считать этих животных в упомянутом диапазоне гиперосмотическими конформерами. О том, что многие из морских беспозвоночных, считавшихся пойкилоосмотическими, на самом деле являются слегка, но постоянно гиперосмотическими, впервые сообщил Найкол (Nicol, 1935). Затем подробное исследование, доказывающее гипертоничность внутренней среды большинства морских беспозвоночных, включая аннелид, было проведено Беляевым (1951, 1951a). Лишь значительно позже эта точка зрения получила распространение (см. Remmert, 1969; Oglesby, 1978 и др.), хотя ее до сих пор нельзя признать господствующей. Знакомство с обширной литературой, посвященной осмотическим отношениям морских беспозвоночных со средой, свидетельствует о том, что весьма часто изоосмотичными среде несправедливо называются организмы, являющиеся на деле постоянно слегка гипертоничными.

Как следует из рисунка, А, Б, исследованные нами nereidy при солености ниже 6‰ осуществляют четкую гипертоническую регуляцию, что подтверждается формой соответствующей части кривой графиков, приближающейся к плато. Таким образом, соленость 6‰ разделяет два физиологических состояния — гиперосмотическую конформ-

ность и гиперосмотическую регуляцию. Она совпадает с критической соленостью 5–8‰ разделяющей экологические и фаунистические комплексы, и являющейся границей для многих физиологических процессов и биохимических состояний, когда речь идет о «солености» внутренней среды животных (Хлебович, 1965, 1974; Khlebovich, 1969). Кинне (Kinne, 1971) предложил называть критическую соленость в применении к внешней среде хорогалинной (horoalanicum; хорео, греч.—разделяю). До сих пор в отношении осморегуляторных способностей исследованы четыре вида нереид, которые проникают в сторону пресных вод далеко за пределы критической солености благодаря механизмам гиперосмотической регуляции: *Laeonereis culveri*, *Nereis diversicolor*, *N. limnicola* и *N. succinea* (Oglesby, 1978). О возможности гиперосмотической регуляции у *T. heterochaetus* судили косвенно по их выживаемости в сильно распресненной среде (Kamada, Yamamoto, 1931). Теперь на основании наших данных этот вид, а также *L. augeneri* должны определенно пополнить список форм нереид с гиперосмотической регуляцией, проникающих в сильно распресненные воды.

Важной экологической характеристикой таких форм должна быть минимальная минерализация, при которой животные могут существовать. Физиологическим показателем жизнеспособности в этом случае может служить эффективность осморегуляции. Мы исследовали осмотическое давление целомической жидкости червей, акклиматизированных к различным концентрациям воды Куршского залива при ее разбавлении дистиллированной водой.

Ликастопсисы в воде Куршского залива имели депрессию целомической жидкости $-0,245 \pm 0,028^\circ$, а в той же воде, разведенной дистиллированной в 10 раз, $-0,206 \pm 0,023^\circ$. Изменение депрессии целомической жидкости тилоринхусов в зависимости от степени разбавления куршской воды дистиллированной демонстрирует рисунок, В. На нем видно, что разведение воды Куршского залива вдвое не меняет существенно осмотического давления полостной жидкости этих червей, которое соответствует осмотическому давлению морской воды соленостью около 4‰ ($\Delta \sim -0,23^\circ$). При дальнейшем разбавлении воды Куршского залива депрессия целомической жидкости последовательно падала, однако даже в куршской воде, разбавленной в 20 раз, она соответствовала солености морской воды около 2,3‰ ($\Delta = -0,14^\circ$), а черви выглядели вполне жизнеспособными.

Ту минимальную соленость, при которой на подобных графиках кривая после плато, отвечающего устойчивой гипертоничной регуляции, начинает падать, Оглесби (Oglesby, 1965, 1978) предлагает считать существенной эколого-физиологической характеристикой вида (популяции), называя ее «критической низкой соленостью» («Critical low salinity»). Следует отличать этот термин Оглесби от имеющего сходное звучание термина Хлебовича «критическая соленость» (см. выше), которым характеризуется совсем иное явление. Трудности усугубляются тем обстоятельством, что они не могут быть устранены принятием приоритета, так как оба термина были предложены одновременно (в 1965 г.).

В заключение отметим, что совершенная гиперосмотическая регуляция в области низкой солености внешней среды, наряду с данными о широкой эвригалинности, дают основание считать исследованных нами нереид физиологически пресноводными организмами. Колонизации этими животными пресных вод, очевидно, препятствуют репродуктивные ограничения. Скорее всего, это потребность личиночного развития в солености выше критической, что и привязывает виды к эстуариям и участкам литорали, на которые периодически вторгается морская вода.

ЛИТЕРАТУРА

- Аладин Н. В., 1979. Морфо-физиологические адаптации морских ветвистоусых ракообразных.—Канд. дисс., ЗИН АН СССР, Л., 1–130.
- Беляев Г. М., 1951. Осмотическое давление полостной жидкости у беспозвоночных дальневосточных морей.—Докл. АН СССР, 80, 1, 121–124.—1951а. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных.—Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 3, 92–139.
- Хлебович В. В., 1965. К физиологии эвригалинности: критическая соленость внешней и внутренней среды.—В кн.: Вопросы гидробиологии. I. М.: Наука, 440–441.—1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1–235.
- Kamada T., Yamamoto T., 1931. Elastic constant of membrane, non-aqueous space of protoplasm and amount of free solutes in the egg of an annelid, *Ceratocephale osawai*.—J. Fac. Sci., Univ. Tokyo. Sect. IV, Zool., 2, 357–380.
- Khlebovich V. V., 1969. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state.—Marine Biol., 2, 4, 338–345.
- Kinne O., 1971. Salinity—Invertebrates.—In: Marine ecology. 2, pt. 2. London: Wiley, Interscience, 821–995.
- Nicol E. A., 1935. Ecology of salt marsh.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., 20, 2, 203–261.
- Oglesby L. C., 1965. Steady-state parameters of water and chloride regulation in estuarine nereid polychaetes.—Compar. Biochem. Physiol., 14, 621–640.—1978. Salt and wa-

ter balance.— In: Physiology of annelids. London, N. Y., San Francisco: Acad. Press, 555—658.
Remmert H., 1969. Uber Poikilosmotie und Isoosmotie.— *Zeitschr. vergl. Physiol.*, 65, 424—427.

ЗИН АН СССР (Ленинград),
Государственный н.-и. ин-т озерного
и речного рыбного хозяйства
(Ленинград)

Поступила в редакцию
22 февраля 1982 г.

OSMOTIC REGULATION OF *LYCASTOPSIS AUGENERI* AND
TYLORRHYNCHUS HETEROCHAETUS (POLYCHAETA, NEREIDAE)
IN WATERS OF DIFFERENT SALINITY

V. V. KHLEBOVICH, A. Yu. KOMENDANTOV, L.A. YAKOVISHINA

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad), and State Research
Institute of Lake and River Fisheries (Leningrad)

S u m m a r y

The influence of salinity on the osmotic concentration of celomic fluid of both the species in the 32—6‰ salinity range is described by a straight line located directly above the isoosmotic line. With salinity below 6‰, a pronounced hyperosmotic regulation is observed. *Lycastopsis augeneri* tolerated the Kursh Gulf water (Cl⁻ 336 mg/l, Na⁺ 329 mg/l, Ca²⁺ 43 mg/l, Mg²⁺ 16 mg/l, Δ—0.06°) diluted 10-fold by the distilled water for 9 days at least and *Tylorrhynchus heterochaetus* tolerated the same water diluted 20-fold for 7 days at least. Both the species can be considered physiologically freshwater; their complete freshwater condition appears to be hindered by reproductive peculiarities.