

УДК 595.337.12:591.115

Н.В. АЛАДИН

ОСОБЕННОСТИ ОСМОРЕГУЛЯЦИИ У РАКУШКОВОГО РАКООБРАЗНОГО *CYPRIDEIS TOROSA* ИЗ РАЗЛИЧНЫХ МОРЕЙ СССР

С помощью микрокриоскопической методики изучены особенности осморегуляции у *Cyprideis torosa* из различных морей СССР. Показано, что рачки, обитающие в Балтийском, Черном, Азовском, Каспийском и Аральском морях, способны к амфиосмотической регуляции, а обитающие в Баренцевом и Белом морях — к конфогиперосмотической регуляции. На основании различий в осморегуляторных способностях утверждается, что существуют два подвида — *C. torosa torosa* и *C. torosa amphiosmotica*.

Cyprideis torosa (Jones) — широко эвригалинный вид, встречающийся в мелководных участках морских водоемов с колеблющимся соевым режимом, а также в континентальных водоемах с различной минерализацией — от совершенно пресных до гипергалинных. Представители этого вида ракушковых ракообразных распространены вдоль всего побережья Европы, Северной Африки, Красного моря и в континентальных водоемах Европы и Азии вплоть до Омской обл. и Ирана. В СССР *C. torosa* находили в Баренцевом, Белом, Балтийском, Черном, Азовском морях, имеющих связь с водами Мирового океана, и Каспийском, Аральском, утративших такую связь в прошедшие геологические эпохи. К сожалению для этого вида остракод неизвестны точные границы соленостного толерантного диапазона. Неясно также, почему *C. torosa* в одних водоемах выдерживает большее осолонение, а в других — меньшее. Не найдены пока и причины связанных с соленостью изменений внешней морфологии створок раковины *C. torosa*, обнаруженные некоторыми исследователями (Vesper, 1975; Rosenfeld, Vesper, 1977; Carbonel, 1983). Все эти предпосылки и определили цель настоящего исследования — изучение особенностей осморегуляции *C. torosa* из различных морей СССР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы *C. torosa* осуществляли дночерпателем и водолазным методом из семи перечисленных морей СССР. На Баренцевом море (Мурманский морской биологический институт Кольского филиала АН СССР, пос. Дальние Зеленцы) работу проводили в начале июля 1983 г., на Белом море (Беломорская биологическая станция Зоологического института АН СССР, мыс Картец) — в конце июля 1983 и 1986 гг. На Балтийском море (в Финском заливе, пос. Лисий Нос и г. Петродворец) *C. torosa* отлавливали в августе 1983 г., в июне 1985 и 1986 гг. и в июле 1987 г., на Черном море (вдоль южного и юго-восточного побережья Крымского п-ова от г. Севастополя до г. Керчи) — в августе 1981 г., сентябре 1982 г., в начале

августа 1986 г. и в сентябре 1987 г. На Азовском море (вдоль юго-западного и западного побережий) сборы осуществляли в конце июля 1981 г. и в конце августа 1986 г., на Каспийском (п-ов Апшерон, г. Махачкала, а также с борта НИС "Биолог" во время рейса в Южный и Средний Каспий) — в начале июля 1981 г. и в июне 1983 г., на Аральском море (г. Аральск и о-в Барсакельмес) — в июне 1981, 1984 гг. и в августе 1987 г. Всего было исследовано около 2000 экз. живых и фиксированных организмов.

Автор выражает глубокую признательность Е.И. Шорникову (Институт биологии моря ДВО АН СССР) за предоставление фиксированного материала и консультации.

Изменения внешней морфологии створок раковины *C. torosa*, связанные с соленостью, анализировали не только у живых и фиксированных организмов из вышеперечисленных мест, но и в палеонтологических сборах из отложений Северного Крыма, Северной Туркмении, Южного Казахстана, побережья оз. Иссык-Куль, дна оз. Балхаш, за предоставление которых автор выражает глубокую признательность И.Ю. Неустроевой (Институт озероведения АН СССР) и И.А. Николаевой (Всесоюзный геологический институт). Морфологические исследования выполняли на световом и электронном уровне. Основные данные о методике экспериментальных исследований приведены в предыдущей работе (Аладин, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первой серии опытов у *C. torosa* из естественной среды обитания определяли депрессию (точку замерзания) гемолимфы (табл. 1). Сопоставление величин депрессии гемолимфы с величинами депрессии воды свидетельствует, что в различных морях СССР у представителей исследуемого вида типы осмотического взаимодействия внутренней и внешней среды различны. В Финском заливе Балтийского моря у *C. torosa* общая осмотическая концентрация гемолимфы поддерживается на более высоком уровне, чем в окружающей воде; в Черном, Азовском, Каспийском и Аральском морях — на более низком. В Баренцевом и Белом морях внутренняя и внешняя среды изоосмотичны.

Во второй серии экспериментов определяли депрессию гемолимфы у *C. torosa*, акклиматизированных в лабораторных условиях к воде различной солености с океаническим составом солей при температуре 20°. Оказалось, что у всех исследованных особей при солености ниже 6‰ общая осмотическая концентрация гемолимфы поддерживается на более высоком уровне, чем в окружающей воде. Однако при солености выше 6‰ у остракод из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей эта концентрация ниже, чем в окружающей воде (рисунок, А), а у экземпляров из Баренцева и Белого морей гемолимфа изоосмотична внешней среде (рисунок, Б). Все исследованные *C. torosa* хорошо акклиматизировались к пресной воде. Однако были различны верхние пределы соленостных толерантных диапазонов у представителей вида из различных морей СССР. Остракоды из Баренцева и Белого морей выдерживали осолонение лишь до 48‰, а из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей — до 68‰.

В третьей серии опытов определяли верхние пределы соленостных толерантных диапазонов *C. torosa* при акклиматизации в лабораторных условиях к воде различной солености с каспийским и аральским составом солей при температуре 20°. У всех исследованных особей в воде с каспийским и в особенности с аральским составом солей наблюдается повышение верхних пределов соленостных толерантных диапазонов (табл. 2), причем у остракод из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей расширение соленостных толерантных диапазонов более значительно, чем у *C. torosa* из Баренцева и Белого морей. Рачки из первых пяти морей выдерживают осолонение каспийской воды до 88‰,

Таблица 1
 Депрессия гемолимфы у *S. torosa* из естественной среды обитания

Море	Соленость воды, ‰	Депрессия воды, °С	Депрессия гемолимфы, °С
Баренцево	32,5	-1,81	-1,83 ± 0,04
Белое	26,4	-1,46	-1,48 ± 0,05
Балтийское (Финский залив)	Пресная	-0,01	-0,32 ± 0,03
Черное	18,1	-0,99	-0,52 ± 0,05
Азовское	12,6	-0,72	-0,49 ± 0,04
Каспийское	12,7	-0,72	-0,49 ± 0,04
Аральское	19,9	-1,09	-0,53 ± 0,06

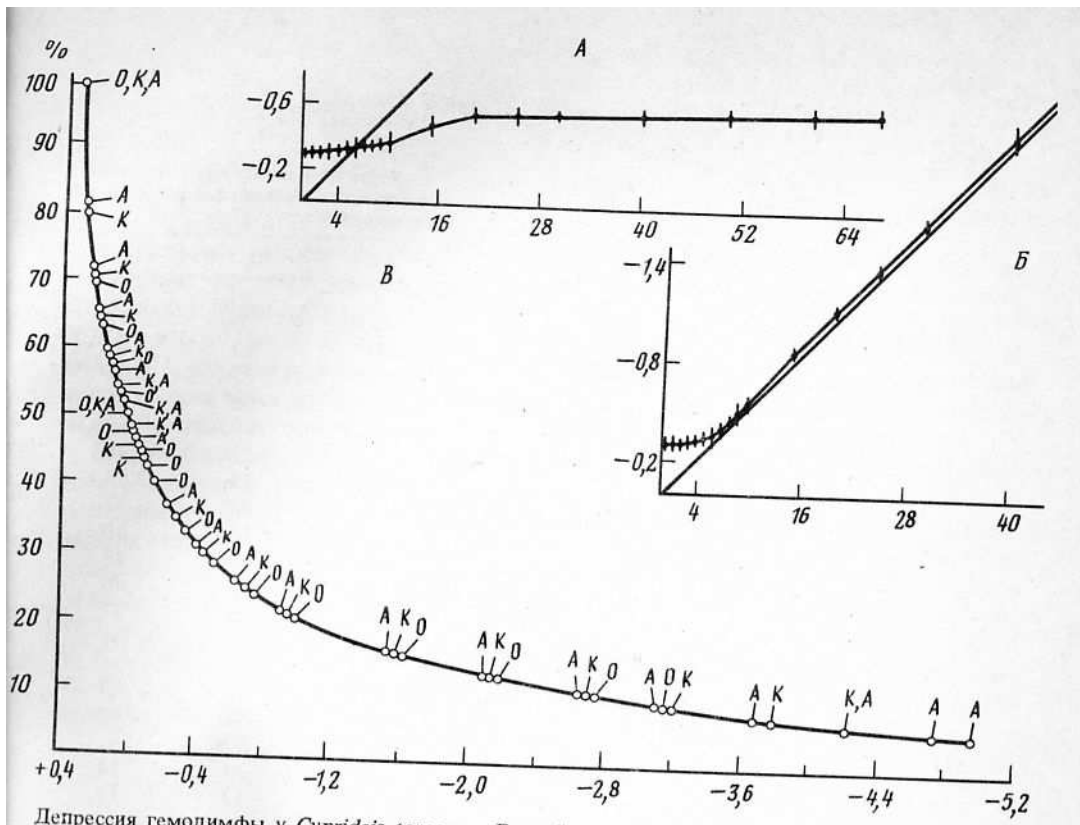
а аральской — до 104‰, из последних двух морей — лишь до 64 и 76‰ соответственно.

В четвертой серии экспериментов определяли верхние пределы соленостных толерантных диапазонов *S. torosa* при акклимации в лабораторных условиях к воде различной солености с океаническим составом солей при температурах 5° и 30°, которые близки к границам толерантного диапазона данного вида остракод. Необходимо подчеркнуть, что температурная акклимация предшествовала соленостной и также длилась 12 суток. Опыты показали, что у ракушковых ракообразных из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей при изменении температуры верхняя граница соленостного толерантного диапазона не меняется, в то время как у *S. torosa* из Баренцева и Белого морей изменение температуры приводит к прямо пропорциональному изменению верхнего предела соленостного толерантного диапазона. При 5° они выдерживают осолонение до 40‰, при 30° — до 56‰.

В пятой, заключительной серии опытов изучали внешнюю морфологию створок раковины *S. torosa*, а именно процентное соотношение ситовидных поровых каналов округлой и неправильной формы. Сначала был определен процент ситовидных поровых каналов округлой формы у особей из естественной среды обитания (табл. 3), а в дальнейшем у остракод, живших длительное время (несколько месяцев) в лабораторных условиях в воде различной солености и состава солей

Таблица 2
 Верхние пределы соленостных толерантных диапазонов *S. torosa* при акклимации к воде с различным составом солей при температуре 20°

Состав солей	<i>S. torosa</i> из Баренцева и Белого морей	<i>S. torosa</i> из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского, Аральского морей
Океанический		
S ‰	48	68
Cl ‰	26,58	37,66
Каспийский		
S ‰	64	88
Cl ‰	26,82	36,88
Аральский		
S ‰	76	104
Cl ‰	27,49	37,17



Депрессия гемолимфы у *Cyprideis torosa* из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей (А) и из Баренцева и Белого морей (Б) при акклимации к воде различной солености с океаническим составом солей при температуре 20°. По оси ординат – депрессия гемолимфы, °С; по оси абсцисс – соленость воды, ‰; наклонная линия – линия изоосмотичности. В – доля ситовидных поровых каналов округлой формы (%) в зависимости от степени гипер- и гипотонии гемолимфы у *Cyprideis torosa*, способных к амфиосмотической регуляции. По оси ординат – доля ситовидных поровых каналов округлой формы, %; по оси абсцисс – степень гипертонии (со знаком плюс) и гипотонии (со знаком минус). О – океанический состав солей, К – каспийский, А – аральский

Таблица 3
Доля ситовидных поровых каналов округлой формы (%) у *C. torosa* из естественной среды обитания

Море	Соленость воды, ‰	Ситовидные поровые каналы округлой формы, %	Море	Соленость воды, ‰	Ситовидные поровые каналы округлой формы, %
Баренцево	32,5	50	Черное	18,1	30
Белое	26,4	50	Азовское	12,6	35
Балтийское (Финский залив)	Пресная	100	Каспийское	12,7	37
			Аральское	19,9	31

Таблица 4

Доля ситовидных поровых каналов округлой формы (%) у *S. torosa* при акклимации к воде различной солености и солевого состава при температуре 20°

Соленость воды, %	<i>S. torosa</i> из Баренцева и Белого морей			<i>S. torosa</i> из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского, Аральского морей		
	I	II	III	I	II	III
Пресная	100	100	100	100	100	100
1	80	80	81	80	80	81
2	70	71	72	70	71	72
3	63	64	65	63	64	65
4	57	58	59	57	58	59
5	53	54	56	53	54	56
6	50	52	54	50	52	54
7	50	50	52	47	50	52
8	50	50	50	44	48	50
9	50	50	50	42	45	48
10	50	50	50	40	43	46
15	50	50	50	33	35	37
20	50	50	50	28	30	31
25	50	50	50	24	25	26
30	50	50	50	21	22	22
40	50	50	50	17	18	18
48	50	—	—	—	—	—
50	—	50	50	14	14	14
60	—	50	50	12	12	12
64	—	50	—	—	—	—
68	—	—	—	11	—	—
70	—	—	50	—	11	11
76	—	—	50	—	—	—
80	—	—	—	—	10	10
88	—	—	—	—	9	—
90	—	—	—	—	—	9
100	—	—	—	—	—	7
104	—	—	—	—	—	6

Примечание. Прочерк — нет данных. Состав солей: I — океанический, II — каспийский, III — аральский.

Таблица 5

Доля ситовидных поровых каналов округлой формы (%) у *S. torosa* из различных отложений

Отложения	Доля каналов округлой формы, %	Отложения	Доля каналов округлой формы, %
Северный Крым	50	Побережье оз. Иссык-Куль	57
Северная Туркмения	53	Дно оз. Балхаш	52
Южный Казахстан	47		

(табл. 4). Кроме того, был определен процент ситовидных поровых каналов округлой формы у ископаемых *S. torosa* из различных отложений (табл. 5).

Суммируя эти наблюдения, можно заключить, что у всех исследованных ракушковых ракообразных в океанической воде соленостью ниже $6^{\circ}/_{00}$, каспийской — $7^{\circ}/_{00}$ и аральской — ниже $8^{\circ}/_{00}$ по мере снижения уровня минерализации окружающей воды количество ситовидных поровых каналов округлой формы возрастает от 50% до 100%. У остракод из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей данная закономерность сохраняется и при более высоких соленостях: по мере увеличения концентрации окружающей воды количество ситовидных поровых каналов округлой формы уменьшается от 50% до 11–6%. Однако у *S. torosa* из Баренцева и Белого морей в океанической воде соленостью выше $6^{\circ}/_{00}$, каспийской — выше $7^{\circ}/_{00}$ и аральской — выше $8^{\circ}/_{00}$ по мере увеличения уровня минерализации окружающей воды количество таких каналов остается неизменным, составляя 50%.

В данной серии опытов также наблюдалось, что у *S. torosa* из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей как в естественных, так и в экспериментальных условиях в диапазоне соленостей от 2 до $16^{\circ}/_{00}$ при океаническом составе, до $20^{\circ}/_{00}$ при каспийском составе и до $24^{\circ}/_{00}$ при аральском на поверхности створок раковин образуются бугры. У *S. torosa* из Баренцева и Белого морей образование бугров было отмечено в более узком диапазоне соленостей: от 2 до $6^{\circ}/_{00}$ при океаническом составе солей до $7^{\circ}/_{00}$ при каспийском составе и до $8^{\circ}/_{00}$ при аральском. При других величинах солености среды — как более низких, так и более высоких у остракод из всех обследованных морей поверхность раковин была гладкой.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные во всех пяти сериях экспериментов данные указывают на существенное различие осморегуляторных способностей ракушковых ракообразных из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, с одной стороны, и Баренцева и Белого морей, — с другой. В первом случае у остракод наблюдается осморегуляция гемолимфы в пределах всего соленостного толерантного диапазона (рис. 1). Во втором осморегуляция гемолимфы осуществляется только при низких соленостях до $6-8^{\circ}/_{00}$, а при более высоких между внутренней средой организма и окружающей водой наступает состояние изоосмотичности (рис. 2). Согласно классификации типов осморегуляции гемолимфы в пределах класса Ostracoda (Аладин, 1985) у ракушковых ракообразных из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей осморегуляция осуществляется по амфиосмотическому типу, а из Баренцева и Белого морей — по конфогиперосмотическому типу.

Конфогиперосмотический тип осморегуляции, т. е. сочетание гиперосмотической регуляции гемолимфы при низких соленостях с осмоконформностью при высоких, считается одним из первых этапов эволюции осморегуляторной функции. Способность переходить при опреснении от изоосмии к гиперосмии гемолимфы у древних морских ракушковых ракообразных, очевидно, стала формироваться еще в силуре или, самое позднее, — в девоне, приблизительно 440–405 млн. лет назад. Что же касается амфиосмотического типа осморегуляции, т. е. сочетания гиперосмотической регуляции гемолимфы при низких соленостях с гипоосмотической регуляцией при высоких, то подобный тип осморегуляции считается самым совершенным, так как обеспечивает очень широкую эвригалинность с одновременным поддержанием относительного осмотического гомеостаза в организме. У остракод способность переходить при осолонении от гиперосмии к гипоосмии гемолимфы стала, по-видимому, формироваться значительно позднее, а именно в мелу, приблизительно 137 млн. лет назад. Таким образом, два рассматриваемых

типа осморегуляции очень значительно различаются как возрастом возникновения, так и степенью совершенства осморегуляторных механизмов.

Различия в типах осморегуляции гемолимфы у *S. torosa* из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, с одной стороны, и из Баренцева и Белого морей, — с другой, объясняют и отмеченные различия в верхних пределах соленостных толерантных диапазонов. Ракушковые ракообразные амфиосмотики по сравнению с конфогиперосмотиками, как показали эксперименты при температуре 20°, выдерживают большее осолонение: в океанической воде на 20‰, в каспийской — на 24‰, а в аральской — на 28‰ (табл. 2). Преимущество гипоосмотической регуляции над состоянием изоосмотичности заключается в том, что возможности совершенствования осмоконформности при высоких соленостях весьма ограничены и быстро себя исчерпывают. Именно поэтому перспективным становится эволюционный путь снижения общей осмотической концентрации внутренней среды.

У *S. torosa*, как из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, так и из Баренцева и Белого соленостные толерантные диапазоны зависят не только от общей концентрации солей в окружающей воде, но и от их состава. Верхние пределы соленостных толерантных диапазонов минимальны в воде с океаническим составом солей, максимальны в воде с аральским составом; в воде же с каспийским составом они занимают промежуточное положение. Это происходит, по-видимому, из-за значительного падения концентрации катионов натрия и анионов хлора в ряду "океаническая вода — каспийская — аральская", в то время как концентрация катионов кальция и анионов сульфатов и гидрокарбонатов существенно возрастает (Пахомова и др., 1964; Цурикова, 1964). Как видно из табл. 2, у *S. torosa* — амфиосмотиков и конфогиперосмотиков, несмотря на повышение верхних пределов соленостных толерантных диапазонов в ряду "океаническая вода — каспийская — аральская", наблюдается их совпадение по хлорности. Принимая во внимание относительное постоянство соотношения ионного состава для океанической, каспийской и аральской воды, можно предположить, что в данном случае показатель хлорности — величина косвенная, опосредованно отражающая концентрацию других ионов, возможно, в первую очередь ионов натрия, существенно влияющих на процессы осморегуляции (Аладин, 1982, 1983а).

Снижение в среде обитания концентрации ионов натрия с одновременным увеличением концентрации других ионов, не играющих столь значительной роли в осморегуляторных процессах, по-видимому, повышает для остракод из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, а также из Баренцева и Белого морей летальный порог "солености внутренней среды". У *S. torosa* — амфиосмотиков сублетальные величины депрессии гемолимфы в воде с океаническим составом солей составляют $-0,61 \pm 0,05^\circ$, с каспийским $-0,69 \pm 0,04^\circ$, с аральским $-0,87 \pm 0,06^\circ$, а у конфогиперосмотиков $-2,66 \pm 0,05^\circ$, $-3,56 \pm 0,07^\circ$, $-4,11 \pm 0,06^\circ$ соответственно. Более значительное расширение соленостных толерантных диапазонов в ряду "океаническая вода — каспийская — аральская" у ракушковых ракообразных — амфиосмотиков по сравнению с конфогиперосмотиками, очевидно, дополнительно свидетельствует о том, что при высоких соленостях гипоосмотическая регуляция гемолимфы более перспективна, чем осмоконформность.

Обнаруженная у *S. torosa* из Баренцева и Белого морей зависимость осморегуляторных способностей от изменения температуры в пределах толерантных величин и отсутствие такой зависимости у остракод из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей указывает на примитивность осморегуляторных механизмов у конфогиперосмотиков и их совершенство у амфиосмотиков. Причины влияния температуры на осморегуляторные способности гидробионтов во многом еще не ясны. Их связывают (Potts, 1954; Potts, Parry, 1964;

Kinne, 1964; Dorgelo, 1981; Аладин, 1984а и др.) с определенными физиологическими процессами, которые весьма по-разному зависят от температуры и в той или иной степени определяют осморегуляторные способности водных животных. Однако уже сегодня можно предположить, что при осмоконформности зависимость осморегуляторных способностей от температуры, очевидно, максимальна.

Данные о связанных с соленостью изменениях количества ситовидных поровых каналов округлой формы, полученные для *C. torosa* из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, в общих чертах согласуются с аналогичными наблюдениями Розенфельда и Веспера (Rosenfeld, Vesper, 1977). У ракушковых ракообразных из Баренцева и Белого морей связанные с соленостью изменения количества каналов округлой формы были зарегистрированы только в области низкой (до 6–8‰) минерализации среды обитания. В связи с этим можно предположить, что различия в связанных с соленостью изменениях микроскульптуры створок обусловлены различиями в осморегуляторных способностях исследуемых остракод. У *C. torosa* — амфиосмотиков по мере увеличения солености от пресной воды до воды соленостью 68‰ (океанический состав солей), 88‰ (каспийский), 104‰ (аральский) количество ситовидных поровых каналов округлой формы уменьшается от 100% до 11, 9, 6% соответственно (табл. 4). В отличие от этого у ракушковых ракообразных — конфогиперосмотиков количество подобных каналов уменьшается только от 100% до 50% и лишь в узком диапазоне от пресной воды до воды соленостью 6‰ (океанический состав солей), 7‰ (каспийский), 8‰ (аральский), а при более высокой минерализации среды обитания их количество остается неизменным, составляя 50% (табл. 4).

Причины подобных связанных с соленостью изменений микроскульптуры створок можно попытаться объяснить осмотическими процессами. У *C. torosa* — амфиосмотиков равное количество ситовидных поровых каналов округлой формы и неправильной формы отмечается только при соленостях, отвечающих состоянию изоосмотичности гемолимфы и окружающей воды, т. е. при переходе от гиперосмотической регуляции к гипоосмотической. У остракод — конфогиперосмотиков 50% ситовидных поровых каналов округлой формы и 50% каналов неправильной формы также наблюдается при соленостях, отвечающих состоянию изоосмотичности гемолимфы и окружающей воды, т. е. на протяжении всей области осмоконформности. Таким образом, можно предположить, что при отсутствии значительного осмотического градиента между внутренней средой организма и внешней средой на створках раковин с одинаковой вероятностью появляются ситовидные поровые каналы и округлой и неправильной формы. Когда же между гемолимфой и окружающей водой появляется осмотический градиент, то на створках начинают преобладать ситовидные поровые каналы какой-то одной формы. Так, при низких соленостях, когда у *C. torosa* — амфиосмотиков общая осмотическая концентрация гемолимфы значительно превышает таковую окружающей воды, на створках раковин доминируют каналы округлой формы. Когда же при высоких соленостях общая осмотическая концентрация гемолимфы значительно ниже таковой окружающей воды, на створках доминируют поровые каналы неправильной формы.

Не вызывает сомнения, что осмотические силы воздействуют на форму ситовидных поровых каналов только в период линьки, когда створки раковины еще не пропитаны солями кальция и эластичны. Таким образом, микроскульптура створок, очевидно, запечатлевает соленостные условия среды именно в момент линьки. При гиперосмии гемолимфы осмотические силы, по-видимому, "растягивают" границы ситовидных поровых каналов, придавая им округлые очертания. В отличие от этого, при гипоосмии подобного "растягивания" границ, вероятно, не происходит, и в результате этого они имеют неправильную форму.

О справедливости осмотической гипотезы формирования очертаний ситовид-

ных поровых каналов свидетельствуют расчетные данные степени гипер- и гипотонии гемолимфы. В зависимости от состава солей океанического, каспийского, аральского у *C. torosa* — амфиосмотиков в диапазоне соленостей от 2 до 30‰, а у конфогиперосмотиков в диапазоне от 2 до 7‰ при сходных уровнях общей минерализации среды обитания наблюдаются расхождения в количестве ситовидных поровых каналов округлой формы (табл. 4). Однако, если сопоставить количество каналов округлой формы с рассчитанными величинами степени гипер- и гипотонии гемолимфы, то подобной зависимости от состава солей не отмечается (рисунок, В). Таким образом, количество округлых поровых каналов, очевидно, непосредственно коррелирует только со степенью гипер- и гипотонии гемолимфы, а с величинами солености среды обитания связано лишь опосредованно.

Если предложенная осмотическая гипотеза формирования очертаний каналов окажется справедливой, то это существенно ограничит возможности реконструкции палеосоленостей. При количестве ситовидных поровых каналов округлой формы приблизительно от 70 до 20% исследователю необходимо точно знать, в какой по химическому составу воде обитали древние *C. torosa*, а при 50% нужны сведения и о том, по какому типу — амфиосмотическому или конфогиперосмотическому осуществлялась осморегуляция.

На створках раковин *C. torosa* из отложений Северного Крыма было обнаружено 50% ситовидных поровых каналов округлой формы (табл. 5). Такое количество каналов округлой формы может быть у амфиосмотиков в океанической воде соленостью 6‰, каспийской — 7‰, аральской — 8‰, а у конфогиперосмотиков — в океанической воде с диапазоном соленостей 6–48‰, каспийской — 7–64‰, аральской — 8–76‰. Таким образом, единственный достоверный вывод заключается в том, что настоящие отложения Северного Крыма формировались при общей минерализации воды от 6‰ и выше. Данные о количестве ситовидных поровых каналов на створках раковин из других отложений (табл. 5) позволяют реконструировать палеосолености более точно. Так, рассматриваемые отложения Северной Туркмении, по-видимому, формировались при соленостях от 5‰ (в случае океанического состава солей) до 6,5‰ (в случае аральского состава); Южного Казахстана — при соленостях соответственно от 7 до 9,5‰; побережья оз. Иссык-Куль — от 4 до 4,7‰; дна оз. Балхаш — от 5,3 до 7‰.

Обнаруженные различия в осморегуляторных способностях и в верхних пределах соленостных толерантных диапазонов у *C. torosa* из Балтийского, Черного, Азовского, Каспийского и Аральского морей, с одной стороны, и из Баренцева и Белого морей, — с другой, заставляют нас выделить в данном виде ракушковых ракообразных два подвида: *C. torosa amphiosmotica* и *C. torosa torosa*. Первый подвид благодаря способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы при высоких соленостях характеризуется большей эвригалинностью и способен выдерживать осолонение до 68‰ при океаническом составе солей, до 88‰ при каспийском и до 104‰ при аральском. Второй подвид при высоких соленостях является осмоконформером, т. е. не способен к осморегуляции гемолимфы и в результате этого выдерживает меньшее осолонение — до 48‰ при океаническом составе солей, до 64‰ при каспийском и до 76‰ при аральском.

Вид *C. torosa* возник, очевидно, в раннем или среднем миоцене (Moore, 1961), а начал разделяться на два подвида, вероятно, уже в позднем миоцене или раннем плиоцене, когда Сарматский бассейн утратил связь с водами Мирового океана и стали формироваться гигантские акватории с различным соленостным режимом (Hutchinson, 1957). Предки *C. torosa torosa*, по-видимому, не переживали длительного сильного опреснения среды и как следствие этого не утратили способности к осмоконформности при высоких соленостях, которая характерна для широко эвригалинных морских ракушковых ракообразных (Аладин, 1985). В отличие

от этого предки *C. torosa amphiosmotica*, очевидно, длительное время обитали исключительно в низко минерализованных, практически пресных водах и в результате полностью утратили способность к осмоконформности при высоких соленостях. Вероятно, именно поэтому при последующем осолонении среды у них в ходе эволюционного развития выработалась способность к гипоосмотической регуляции гемолимфы. Таким образом, *C. torosa torosa* следует, по-видимому, отнести к широко эвригалинным формам морского происхождения, а *C. torosa amphiosmotica* — к широко эвригалинным формам пресноводного происхождения.

Внешние различия выделяемых двух подвидов крайне незначительны: при соленостях до $6-8^{\circ}/_{00}$ это морфологические двойники, а при более высоких соленостях различаются лишь микроскульптура створок и клеточная организация необыкновенной зоны внутреннего листка раковины. Как уже отмечалось ранее, при соленостях выше $6-8^{\circ}/_{00}$ количество ситовидных поровых каналов округлой и неправильной формы у *C. torosa torosa* одинаково, в то время как у *C. torosa amphiosmotica* по мере увеличения уровня минерализации окружающей воды начинают доминировать ситовидные поровые каналы неправильной формы. Образование бугров на поверхности створок раковин у *C. torosa torosa* наблюдается в диапазоне соленостей от 2 до $6-8^{\circ}/_{00}$, а у *C. torosa amphiosmotica* — от 2 до $16^{\circ}/_{00}$ при океаническом составе солей, до $20^{\circ}/_{00}$ при каспийском составе и до $24^{\circ}/_{00}$ при аральском.

Что же касается клеточной организации необыкновенной зоны внутреннего листка раковины, то у *C. torosa torosa* она состоит исключительно из типичных эпидермальных клеток, а у *C. torosa amphiosmotica* среди них встречаются отдельные клетки несколько больших размеров, которые положительно реагируют на хлоридный тест (Stoghan, 1958) и имеют высокую активность фермента сукцинатдегидрогеназы. Данные клетки, очевидно, ответственны за активный транспорт ионов из гемолимфы в окружающую среду при гипоосмотической регуляции гемолимфы (Аладин, 1983, 1984).

В заключение следует отметить, что в настоящей работе, к сожалению, не удалось установить причин появления и исчезновения бугров на поверхности раковин *C. torosa*. Однако полученные данные, вероятно, представляют определенный интерес, так как противоречат гипотезе Веспера (Vesper, 1975), согласно которой бугры появляются в среде, бедной карбонатом кальция и исчезают в среде богатой. Как уже подчеркивалось выше, в ряду "океаническая вода — каспийская — аральская" существенно возрастает концентрация катионов кальция и анионов гидрокарбонатов (Пахомова и др., 1964; Цурикова, 1964). Таким образом, по Весперу, в аральской воде бугры должны исчезать при более низкой солености, чем в каспийской, а в каспийской — при более низкой, чем в океанической. В действительности же наблюдается обратная закономерность. Не согласуется со взглядами Веспера и отсутствие бугров у *C. torosa*, обитающих при соленостях ниже $2^{\circ}/_{00}$.

Обнаруженное различие в диапазонах соленостей, при которых появляются и исчезают бугры у *C. torosa torosa* и *C. torosa amphiosmotica*, позволяет предположить связь этого явления с различными осморегуляторными способностями подвидов. Однако без дополнительных экспериментальных данных судить о справедливости такого предположения сегодня не представляется возможным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аладин Н.В., 1982. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 3. Формы из солоноватых и пресных вод // Зоол. ж., 61, 6, 851–860. – 1983. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных (Ostracoda) из Каспийского и Аральского морей // Там же, 62, 1, 51–57. – 1983а. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Там же, 62, 5, 689–694. – 1984. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Черного и Азовского морей // Там же, 63, 2, 185–190. – 1984а. Влияние температуры на осморегуляторные способности жаброногих и ракушковых ракообразных // Там же, 63, 8, 1158–1163. – 1985. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Баренцева и Белого морей. Эволюция функции осморегуляции в пределах подкласса Ostracoda // Там же, 64, 3, 368–376.
- Пахомова А.С., Косарев А.Н., Спидченко А.Н., Лебедева Г.В., 1964. Океанологические таблицы для Каспийского моря // Океанические таблицы. М.: Гидрометеоиздат, 11–88.
- Цурикова А.П., 1964. Океанологические таблицы для Аральского моря // Океанологические таблицы. М.: Гидрометеиздат, 89–103.
- Carbannel C., 1983. Morphométrie et hypersalinité chez *Cyprideis torosa* (Jones) (Ostracoda, actuel) dans les salines de Santa-Pola (Alicante, Espagne) // Sci. géol. Bull., 36, 4, 211–219.
- Croghan P.C., 1958. The mechanism of osmotic regulation in *Artemia salina* (L.): the physiology of the branchiae // J. Exptl. Biol., 35, 234–242.
- Dorgelo J., 1981. Blood osmoregulation and temperature in crustaceans // Hydrobiologia, 81/82, 113–130.
- Hutchinson G.E., 1957. A treatise on limnology. Geography, physics and chemistry. N.Y.: Wiley a. Sons, 1–1015.
- Kinne O., 1964. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. 2. Salinity and temperature salinity combinations // Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev., 2, 281–339.
- Moore R.C., 1961. Summary of classification and stratigraphic distribution // Treat. Invertebrate Paleontol. Part Q, Arthropoda 3. Crustacea Ostracoda. Geol. Soc. Amer. a. Univ. of Kansas Press, 92–99.
- Potts W.T.W., 1954. The energetics of osmotic regulation in brackish- and freshwater animals // J. Exptl. Biol., 31, 618–630.
- Potts W.T.W., Parry G., 1964. Osmotic and ionic regulation in animals. Oxford–London: Pergamon Press, 1–423.
- Rosenfeld A., Vesper B., 1977. The variability of the sieve pores in recent and fossil species of *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) as an indicator for salinity and paleosalinity // Aspects of ecology and zoogeography of recent and fossil. Ostracoda. The Hague: Pr.W. Junk b. v. Publishers, 55–67.
- Vesper B., 1975. To the problem of nodding on *Cyprideis torosa* (Jones, 1850) // Bull. Amer. Paleontol., 65, 205–216.

Поступила в редакцию
2 февраля 1988 г.

ЗИН АН СССР (Ленинград)

OSMOREGULATION IN *CYPRIDEIS TOROSA* FROM VARIOUS SEAS OF THE USSR

N. V. ALADIN

Zoological Institute, USSR Academy of Sciences (Leningrad)

S u m m a r y

The author used microcryoscopic techniques for study of osmoregulation in *Cyprideis torosa* from various seas of the USSR. It is shown that species of the Baltic, Black, Azov, Caspian, and Aral Seas are able of amphiosmotic regulation, while those of the Barents and White Seas are able of confohyperosmotic regulation. The fact that there are different osmoregulatory mechanisms leads the author to suggest that there exist two subspecies *C. torosa torosa* and *C. torosa amphiosmotica*.