

Солёность — один из важнейших абиотических факторов. Как этот фактор влияет на жизнь животных? Какие теоретические и конкретные практические выводы из этого следуют? В публикуемой статье влияние фактора солёности на жизнь животных оценивается с позиций современных эволюционных воззрений. Для демонстрации практической значимости рассматриваемой темы обсуждаются последствия экологической катастрофы на Аральском море и возможные пути её преодоления.

ФАКТОР СОЛЁНОСТИ В ЖИЗНИ ЖИВОТНЫХ

В.В. Хлебович, Н.В. Аладин

Жизнь на Земле существует в широком диапазоне солёности среды — от слабо минерализованных вод озёр с гранитным ложем, заполненным снеговой водой (концентрация солей — несколько миллиграммов в литре), до водоёмов аридной зоны с насыщенным раствором солей концентрацией около 300‰ (г/л). Основные типы водной фауны — пресноводная, солоноватоводная, морская и пересолонённых водоёмов — меняются в градиенте солёностей природных вод не постепенно, а с довольно резко выраженными зонами переходов (рис. 1).

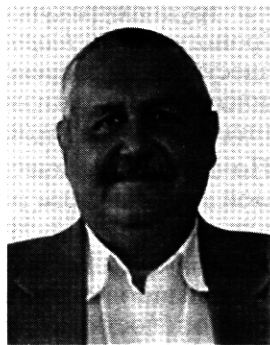
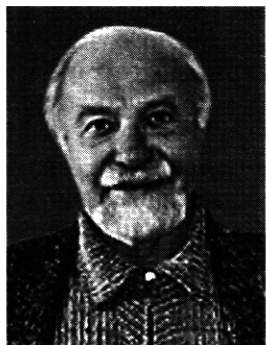
Наибольшее значение — как для современного распределения животных, так и для их эволюции в течение сотен миллионов лет — имели и имеют условия существования пресноводной и морской фауны. Их разделяет относительно узкий солёностный диапазон, в абсолютном значении составляющий около 5–8‰. Ниже этого диапазона процветают пресноводные организмы; если солёность выше этого диапазона, в водах обитают представители морской фауны. Первичными по происхождению считаются морские организмы, о чём говорит присутствие в море большего числа крупных таксонов, таких как типы и классы. О первичности морских организмов свидетель-

ствуют также наиболее простые формы эмбрионального развития (тотальное дробление), более примитивное питание (возможность внекишечного поглощения мономеров покровами), отсутствие механизмов осмотической регуляции внутренней среды (пойкилоосмотичность).

Пресные и морские воды весьма существенно различаются не только по концентрации солей, но и по качественному их составу. Пресные водоёмы характеризуются величайшим разнообразием минерального состава вод. Напротив, в морях постоянство соотношений растворённых ионов поддерживается настолько строго (правило Кнудсена), что общая солёность и содержание отдельных ионов могут быть рассчитаны по концентрации лишь одного из них (обычно для расчёта используется хлор, так как его много в морской воде и титр его легко определяется). Интересно, что по мере распреснения морских океанических вод (а солёность их, как известно, составляет около 34.5‰) правило Кнудсена оказывается действенным примерно до границы 5–8‰. Иными словами, биологическая фаунистическая и гидрохимическая границы переходных процессов между морскими и пресными водами практически совпадают [1].

Одним из ярких геологических следствий комплекса процессов, связанных с зоной критической солёности, которые происходят в местах естественного взаимодействия морских и речных вод, является не постепенное, а бурное локальное осадкообразование за счёт выносимых рекой органических и неорганических материалов, получившее позже название “маргинальный фильтр океанов” [2].

Критическая солёность. Давно было замечено, что по соотношению основных ионов морская вода оказывается близкой жидкостям, входящим в состав внутренней среды организмов, включая плазму крови, лимфу, гемолимфу и др. В результате возникло представление о *внутренней солёности*, или *солёности внутренней среды*. Соответственно, сделаны попытки выразить её концентрацию не через физиологические показатели (осмоли, температура замерзания, осмотическое давление в атмосферах), а через показатели, оце-



Авторы работают в Зоологическом институте РАН. ХЛЕБОВИЧ Владислав Вильгельмович — доктор биологических наук, главный научный сотрудник. АЛАДИН Николай Васильевич — доктор биологических наук, заведующий лабораторией.

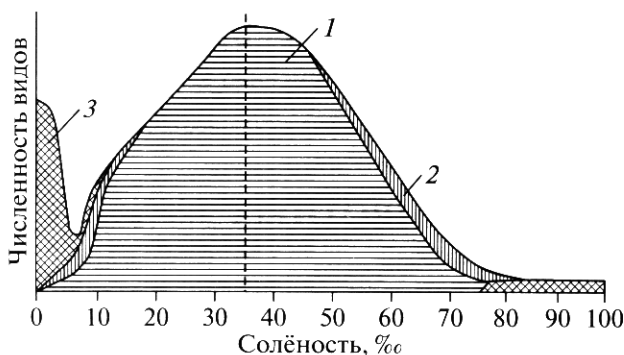


Рис. 1. Солёность и число обитающих в водоёме видов
1 — морские виды, 2 — солонатоводные и эстуарные эвригалитные виды морского происхождения, 3 — пресноводные виды или их потомки

ниваемые в промилле (‰), то есть в тех единицах, в которых оценивают солёность внешней среды гидробиологи и океанологи. Оказалось, что у большинства пресноводных и наземных животных солёность внутренней среды обычно не опускается ниже 5‰ [1]. Лишь у моллюсков-унионид она не превышает 2‰ [3]. Нормальные показатели солёности внутренних сред человека составляют около 9‰, а о сходстве ионного состава плазмы крови людей с морской водой можно судить по такому примечательному факту: во время

Второй мировой войны в госпиталях блокадного Ленинграда и военно-морского флота Великобритании в качестве кровезаменителя использовали морскую воду, разведённую до этого уровня солёности.

Таким образом, узкий солёностный диапазон (5–8‰) оказывается верхним пределом, за которым основная масса пресноводных гидробионтов не в состоянии распространяться, и, напротив, нижним пределом, за которым невозможно проникновение представителей морской фауны в сторону пресных вод. Кроме того, этот диапазон представляет собой нижнюю границу применимости правила Кнудсена и гидрхимическую границу между морскими и пресными водами, а также нижний предел солёности внутренней среды в физиологии. Всё вышеизложенное дало основание выделить это масштабное экологическое и эволюционное явление под названием *критической солёности* [1].

Осморегуляция. Подавляющее число первично морских видов лишены способности регулировать осмотическое давление своей внутренней среды. В основном именно эти виды при распреснении среды не в состоянии преодолеть диапазон критической солёности. В пресную воду проникают и в ней живут только формы с *гипертонической регуляцией*, которая осуществляется активным захватом дефицитных в пресной воде ионов и переносом их во внутреннюю среду организма. *Гипотоническая регуляция* с распреснением внутренней среды посредством выделения ионов наружу — против градиента солёности, очевидно, характерна для некоторых вторично морских животных пресноводного происхождения (рис. 2). По нашему мнению, сам факт наличия гипотонической регуляции можно рассматривать как свидетельство пресноводного происхождения данной группы. Таковыми являются креветки *Palaeomonidae*, морские ветвистоусые *Cladocera* и морские костистые рыбы (*Teleostei*). Практически все известные формы осморегуляции представлены в группах ракушковых раков *Ostracoda* и жаброногих *Branchiopoda*, что дало возможность осуществить их классификацию по этому физиологическому механизму и установить внутригрупповые генетические связи [4].

По типу осмотических отношений с водной средой гидробионты разделяются на следующие основные группы [4, 5] (рис. 3).

1. *Осмоконформеры* (большинство современных первично морских гидробионтов, включая кишечнорастворных, червей, моллюсков, членистоногих, иглокожих и т.д.):

осмоконформеры I (A1) — стеногалитные морские гидробионты (30–36‰);

осмоконформеры II (A2) — морские гидробионты (20–40‰);



Рис. 2. Эволюция осмотических отношений



Рис. 3. Классификация осмоконформеров и осморегуляторов

осмоконформеры III (A3) — эвригалинные морские гидробионты (8–40‰).

2. *Конфогиперосмотики*, или организмы, сочетающие осмоконформность при высоких солёностях с гиперосмотической регуляцией при низких (большинство современных первично морских эвригалинных гидробионтов, в том числе полихеты, брюхоногие моллюски, ракообразные и т.д.):

конфогиперосмотики I (B1) — широко эвригалинные морские гидробионты (3–50‰);

конфогиперосмотики II (B2) — солоноватоводные гидробионты морского происхождения (0–30‰).

3. *Гиперосмотики* (большинство современных пресноводных гидробионтов, в том числе олигохеты, коловратки, моллюски, ракообразные, насекомые, пресноводные рыбы и т.д.):

гиперосмотики I (C1) — пресноводные гидробионты (0–8‰);

гиперосмотики II, или вторичные конфогиперосмотики (C2), — солоноватоводные гидробионты пресноводного происхождения (0–20‰).

4. *Амфиосмотики*, или организмы, сочетающие гипоосмотическую регуляцию при высоких солёностях с гиперосмотической регуляцией при низких:

амфиосмотики I (D1) — некоторые каспийские солоноватоводные гидробионты (0–20‰);

амфиосмотики II (D2) — некоторые эвригалинные австралийские гидробионты пресноводного происхождения (0–50‰);

амфиосмотики III (D3) — эвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (0–50‰);

некоторые ракообразные, ряд насекомых, анадромные рыбы;

амфиосмотики IV (D4) — широкоэвригалинные гидробионты пресноводного происхождения (0–300‰).

5. *Гипоосмотики* (некоторые вторично морские ракообразные и большинство современных вторично морских рыб):

гипоосмотики (E) — эвригалинные морские гидробионты пресноводного происхождения (8–50‰).

Отметим, что общепринятые в экологической физиологии понятия об осмотическом факторе и осморегуляции не совсем корректны. Осмотическое давление есть функция количества растворённых в жидкости частиц безотносительно к их природе. Но для биологического действия внешней и внутренней среды далеко не безразлично и качество растворённых частиц. Опыты на беломорских организмах с добавлением в морскую воду маннита показали, что биологически инертный маннит действует как нейтральный осмотический фактор, только если в среде уже есть морская вода с концентрацией солей не менее критической [6]. Очевидно, биологический смысл того явления, которое называют гипертонической регуляцией и которое обеспечило проникновение животных в пресные воды и на сушу, состоит в ионорегуляции, благодаря чему создаётся внутренняя среда, по соотношению ионов аналогичная морской воде.

В некоторых условиях, в первую очередь в водоёмах муссонного климата Юго-Восточной Азии, гипертоническая регуляция, позволяющая жить в пресной воде, может быть выработана

взрослыми организмами явно морского происхождения при полной осмотической беззащитности их личиночных стадий. Такие животные, названные физиологически пресноводными [3], могут неограниченно долго жить в пресной воде, но в короткий период размножения и личиночного развития им необходима морская вода. Для размножения они или мигрируют в сторону моря (например, китайский краб *Eriocheir sinensis*), или ожидают сезонного повышения солёности воды (некоторые эстуарные полихеты, моллюски, ракообразные лагун Дальнего Востока).

С градиентом солёности связана разгадка ещё одного принципиального для гидробиологии вопроса: о возможности поглощения внекишечно (покровами) растворённой в воде органики. Представлены доказательства [7], что этот процесс, во всяком случае в отношении некоторых аминокислот, оказывается солёностозависимым. Он осуществляется при уровнях солёности выше критической и невозможен в пресной воде. Видимо, по этой причине горячими сторонниками существования этого феномена были морские гидробиологи (например, А. Пюттер), а их противником — нобелевский лауреат А. Крог, ставивший эксперименты только на пресноводных животных.

Интересно, что выработанный в пресных водах уровень внутренней солёности (чуть выше критической) оказывается близким к тому, который характерен для организмов, вернувшихся из пресных в морские воды. У них в море действуют механизмы гипотонической регуляции, распределяющие внутреннюю среду. Поэтому французский путешественник А. Бомбар, переплывший Атлантический океан на надувной лодке, компенсировал недостаток питьевой воды выдавленным соком рыб, солёность которого примерно в 3 раза ниже, чем морской воды.

Натрийцентризм. Главными ионами истинно морской воды и жидкостей внутренней среды организмов являются ионы натрия и хлора, вместе составляющие около 80% общего количества ионов. Соответственно, ионная регуляция внутренней среды осуществляется в первую очередь активным их транспортом [8–10]. Обратим внимание на то обстоятельство, что безусловно нужный всем животным хлористый натрий проникает в организм и удаляется из него (если учесть эквивалентные отношения этих ионов) в неизменном виде, в отличие от всего огромного разнообразия веществ, идущих на питание и подвергающихся преобразованиям в ходе обмена веществ. Зачем же нужен организму животного хлористый натрий, помимо того что он создаёт в основном осмотический фон внутренней солёности?

Известно, что показательным признаком живого состояния организма служит поддержание ионной асимметрии по обе стороны клеточной

мембраны между внутренней средой и внутренним содержимым клетки. Пока клетка жива, фермент K^+-Na^+-ATP постоянно выкачивает из клетки ионы Na^+ , сохраняя внутри неё высокое содержание калия. С помощью того же механизма дефицитные ионы натрия забираются из пресной воды и транспортируются во внутреннюю среду, формируя внутреннюю солёность пресноводных и наземных животных. Этот же фермент участвует в гипотонической регуляции морских животных, удаляя излишки натрия наружу. С транспортом натрия сопряжено движение через клеточные мембраны огромного разнообразия веществ, продуктов катаболизма и анаболизма. Транспорт натрия связан с биогенной генерацией электричества и активностью нервной системы. Не будет преувеличением заключение о том, что движение ионов натрия лежит в основе важнейших физиологических функций животных организмов. В данном случае роль ионов натрия можно сравнить с ролью денег в экономике: они приходят и уходят неизменными, организуют перемещение массы элементов и протекание множества процессов [9, 10].

Нужно отметить, что в природе существуют водоёмы с высокой, но качественно отличной от морской солёностью. Это разного рода отрезанные от моря солёные озёра, в том числе Каспийское и Аральское моря-озёра с “метаморфизированной” водой, ионный состав которой отличен от океанического. В Каспийском море критическая солёность равняется примерно 7–11‰, а в Аральском 8–13‰. Но концентрация $NaCl$ при этом такая же, как в настоящих краевых морях, солёность которых 5–8‰.

Универсальность критической солёности и экологическая и физиологическая функция натрия в организмах животных как элемента транспортирующих и электрогенерирующих систем даёт основание говорить о центральной роли натрия в осуществлении почти всех жизненных процессов животных. Заметим, что у растений, в отличие от животных, такой потребности в натрии нет, видимо, потому, что главным элементом механизма трансмембранного транспорта у них служит не Na^+-K^+-ATP фаза, а H^+-K^+-ATP фаза. Именно поэтому травоядные млекопитающие, в отличие от хищников, нуждаются в потреблении хлористого натрия в виде поваренной соли.

Калийцентризм. Стройную теорию натрийцентризма, которая складывалась десятилетиями в разных науках, завершают работы академика Ю.В. Наточина [9, 10]. Его же следует признать основателем калийцентризма. Он обратил внимание на то обстоятельство, что главные молекулы жизни — ДНК и РНК — могут существовать и быть нативными только в калиевой среде. Последующее предположение о том, что жизнь, очевидно, зародилась в среде с преобладанием ионов ка-

лия, получило некоторое геологическое подтверждение — высокое содержание этого элемента в древних глинах. В такой среде, по-видимому, появились и первые примитивные протомембраны, отделявшие первично живое от неживого. В дальнейшем, по мере увеличения во внешней среде концентрации натрия, возникла угроза разбавления им среды, необходимой для “молекул жизни”, и категорическая необходимость выработки механизмов его откачки. У предков животных, скорее всего, этот механизм обеспечивала $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATP}$ аза. Затем к функции выброса вредного натрия добавились функции трансмембранного транспорта и электрогенеза. В результате натрий из вредного вещества стал обязательным элементом внешней и внутренней среды животного организма. Здесь наблюдается полная аналогия с физиологической ролью кислорода. Возникнув в биосфере как ядовитый для окружающего живого продукт фотосинтеза сине-зелёных водорослей, кислород затем стал необходимым для аэробных организмов элементом.

Положения калийцентризма новы и только формируются, но уже несомненно, что они являются собой фундамент сложившегося в разных науках натрийцентризма.

Практические аспекты проблемы. Изложенные выше представления находят разнообразное практическое применение. Здесь мы коснёмся только одного из них.

Солёностный фактор в континентальных и океанических водах часто становится ведущим абиотическим параметром внешней среды. Рассмотрим его роль на ярком примере экологической катастрофы на Аральском море. Резкий и быстрый рост солёности в нём привёл к существенным изменениям его экосистемы. До второй половины XX в. Аральское море представляло собой расположенный в аридной зоне Средней Азии единый терминальный водоём — гигантское бессточное озеро, в которое впадали только две реки — Сырдарья на северо-востоке и Амударья на юге. Средняя солёность Аральского моря составляла 10‰. Основная часть акватории Арала приходилась на солонатоводную зону со специфическими аборигенными солонатоводными сообществами. Кроме того, часть Арала составляли сильно опреснённые зоны в акваториях перед речными дельтами, где доминировали пресноводные сообщества. Исходно в Арале обитало около 20 видов рыб и, без учёта простейших, более 150 видов свободноживущих беспозвоночных [11]. В 1950–1960-х годах в Аральское море были намеренно вселены или случайно занесены при плановых интродукциях и натурализовались 12 видов рыб и 8 видов свободноживущих беспозвоночных [12, 13].

Начавшееся после 1960 г. расширение орошаемых сельскохозяйственных площадей в бассейне

Арала привело к многократному увеличению объёмов безвозвратного изъятия речного стока, и водный баланс водоёма стал отрицательным. К 1988–1989 г. уровень Аральского моря снизился на 13 м, пересох пролив Берга, соединяющий северный и южный Арал. Началось превращение Арала в группу остаточных водоёмов. Первоначально озеро разделилось на два терминальных водоёма — Малый Арал для Сырдарьи и Большой Арал для Амударьи. К моменту разделения его средняя солёность достигла 30‰. Таким образом, на месте солонатоводного Арала возникло два новых полигалинных водоёма с разным гидрологическим режимом и сообществами, близкими к морскому типу.

В результате осолонения и вселения новых видов гидробионтов фауна Арала значительно изменилась. С ростом солёности первыми исчезли многочисленные виды пресноводного происхождения, а затем и солонатоводные каспийские виды. В Арале остались только широко эвригалинные виды. В ихтиофауне доминировали вселенцы морского происхождения. Зоопланктон был представлен несколькими видами аборигенных эвригалинных коловраток и гарпактицид, а также вселенцами — копеподами галофильными и морскими копеподами.

К этому времени сток Амударьи практически отсутствовал, и в Аральское море вливались только воды Сырдарьи. Пока существовал единый водоём, избыток воды беспрепятственно поступал в Большой Арал через пролив Берга, но затем он, как уже было сказано, пересох.

После развала СССР произошло сокращение посевных площадей и сокращение изъятия вод Сырдарьи. Благодаря этому в начале 1990-х годов сток в Малый Арал увеличился, и излишки воды из него стали перетекать в Большой Арал. Поток стекавшей из Малого Арала воды промыл на дне пересохшего пролива русло. Для удержания воды в Малом Арале, снижения её солёности и подъёма уровня по нашему предложению [14, 15] была сооружена плотина в бывшем проливе Берга. Рост солёности в малом море прекратился, началось постепенное её снижение.

Благодаря снижению солёности в планктоне малого моря из покоящихся яиц вновь появились ранее исчезнувшие рачки семейства *Podonidae*. В бентосе были найдены личинки хирономид. Из Сырдарьи в Малый Арал стали возвращаться пресноводные рыбы. К настоящему времени сформировались условия, соответствующие переходной солонатоводной-морской солёностной зоне, и в дальнейшем следует ожидать восстановления малого моря как солонатоводного водоёма.

Что касается большого моря, то после разделения Арала падение уровня и осолонение его резко ускорились. Это привело к изоляции его западно-

го и восточного бассейнов и отделению залива Тщевас. С 2000 г. рост солёности в восточном бассейне опережает её повышение в западной глубоководной части. Прогрессирующая солёность Большого Арала приводит к резкому изменению состава его фауны. К концу 1990-х годов большое Аральское море превратилось в гипергалинный водоём с характерной для новых условий фауной. К настоящему времени исчезли копеподы и прежде массовые виды коловраток, двустворчатые моллюски, гарпактициды, креветки, крабы и остальные виды планктонных донных макробеспозвоночных, а также все рыбы. В гипергалинный Большой Арал естественным путём (за счёт эолового переноса покоящихся стадий простейших и беспозвоночных) вселяется ряд видов из солёных водоёмов Приаралья и Прикаспия. Например, в 1996 г. – обитатель гипергалинных водоёмов рачок *Artemia*. В западном Большом Арале появляются галофильные инфузории, коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные, личинки хирономид. В восточном Большом Арале обитает только *Artemia*.

Реализованный в настоящее время проект реабилитации малого (северного) Аральского моря находится в полном соответствии с изложенными представлениями о важной роли фактора солёности в жизни животных. Только благодаря строительству плотины в проливе Берга удалось снизить солёность ниже критической для Аральского моря (8–13‰) и вернуть жизнь “осколку” былого Арала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хлебович В.В. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука, 1974.
2. Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // Океанология. 1994. № 5.
3. Хлебович В.В., Комендантов А.Ю. О физиологически пресноводных беспозвоночных морского происхождения // Журнал общей биологии. 1985. № 3.

4. Аладин Н.В. Солёностные адаптации *Ostracoda* и *Branchiopoda* // Труды Зоол. ин-та РАН. 1996. Т. 265. С. 1–206.
5. Аладин Н.В. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей // Журнал общей биологии. 1988. № 6.
6. Хлебович В.В. Активность некоторых беломорских беспозвоночных при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды // Исследования фауны морей. 1976. Т. 17. С. 226–321.
7. Комендантов А.Ю., Хлебович В.В. Солёностная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворённых органических веществ // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 196. С. 22–50.
8. Гинецинский А.Г. Механизмы водно-солевого равновесия. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963.
9. Наточин Ю.В. Роль ионов натрия как стимула в эволюции клеток и многоклеточных животных // Палеонтологический журнал. 2005. № 4.
10. Наточин Ю.В. Физиологическая эволюция животных: натрий – ключ к разрешению противоречий // Вестник РАН. 2007. № 11.
11. Атлас беспозвоночных Аральского моря // Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Пищевая промышленность, 1974.
12. Карневич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищевая промышленность, 1975.
13. Аладин Н.В., Плотников И.С., Смулов А.О., Гонтарь В.И. Роль чужеродных видов в экосистеме Аральского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.–СПб.: КМК, 2004.
14. Аладин Н.В., Плотников И.С. Высыхание Аральского моря и возможные пути реабилитации и консервации его северной части // Труды Зоол. ин-та РАН. 1995. Т. 262. С. 3–16.
15. Aladin N.V., Plotnikov I.S., Potts W.T.W. The Aral Sea desiccation and possible ways of rehabilitating and conserving its Northern part // Environmetrics. 1995. № 6.

