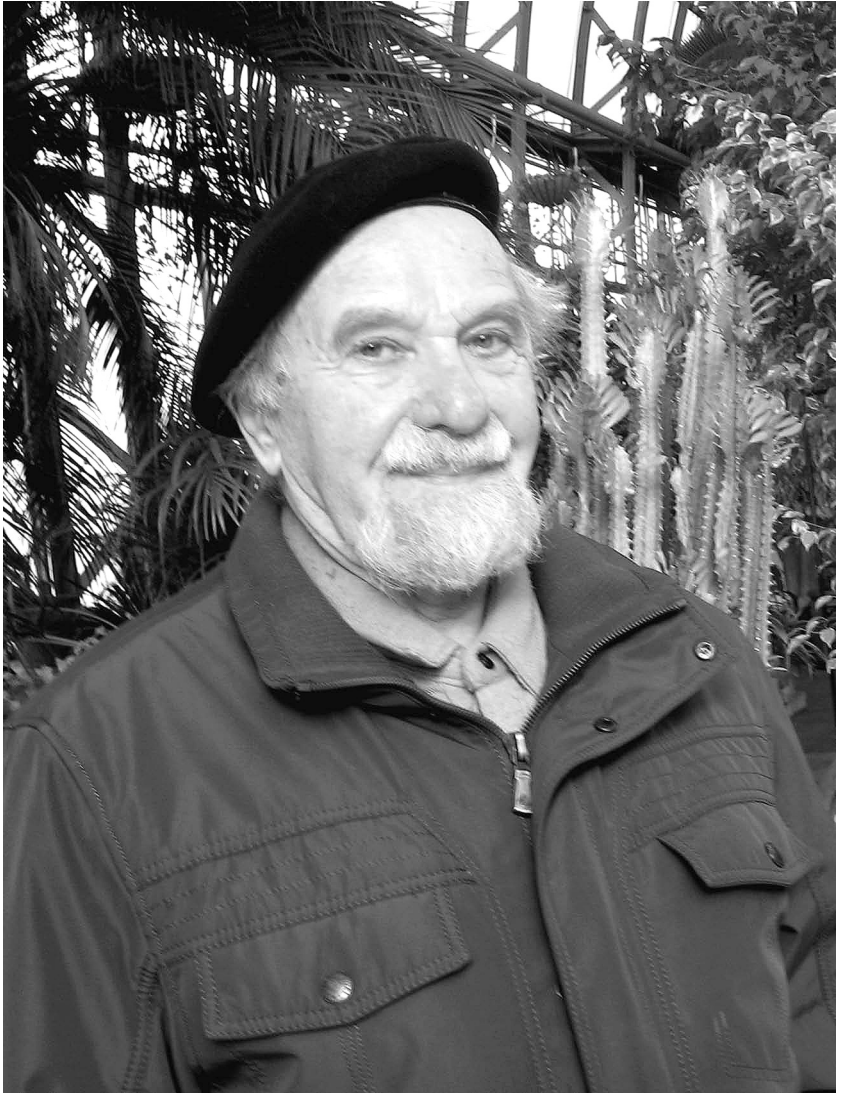




РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В. В. ХЛЕБОВИЧ

ЭКОЛОГИЯ ОСОБИ
ОЧЕРКИ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ
ЖИВОТНЫХ

Под редакцией А.Ф. Алимова



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2012

УДК 573.6: 574.24: 574.52: 574.55

В.В. Хлебович

Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). – Санкт-Петербург, 2012. – 143 с.

Книга систематизирует современные представления о фенотипических адаптациях животных, к которым отнесены поведенческие реакции, физиологические регуляции, акклимация, дискретные адаптивные нормы, образование белков теплового шока, биологический покой и широтные миграции. В основу работы в первую очередь положены обобщения собственных полувековых исследований солёностных отношений организмов, концепции критической солёности, явления акклимации, принципов гомеостаза и модификационной изменчивости в виде дискретных адаптивных норм. Рассмотрены эволюционные аспекты разных форм фенотипических адаптаций и их взаимоотношения в одном организме.

Книга предназначена для широкого круга аутоэкологов, включая практиков различных форм зоокультуры и возобновления биологических ресурсов.

Библиогр. 213, табл. 3, илл. 46.

Редактор:

академик РАН, д.б.н., профессор *А.Ф. Алимов*

Рецензенты:

д-р биол. наук *А.И. Раилкин* (СПбГУ)

д-р биол. наук *С.Я. Резник* (ЗИН РАН)

ISBN 978-5-98092-034-0

© В.В. Хлебович, 2012

© Зоологический институт, 2012

ПРЕДИСЛОВИЕ

Когда коллеги с Биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета предложили мне прочитать курс студентам магистратуры, я, оглянувшись на свой более чем полувековой путь в науке, обнаружил, что большая часть моих работ может быть отнесена к разделу «Экология особи». Из желания поделиться знаниями, в том числе самым добытыми и по результатам прочитанных лекций, и возник замысел настоящих очерков.

На структуре очерков сказалось сознательное стремление автора в своей деятельности не выходить за пределы анализа адаптаций именно уровня особи. Биологические объекты “ниже” особи (клетки, ткани, биологические молекулы) исследователи извлекают из расчлененных индивидуумов. Границы объектов “выше” особи (популяций и биоценозов) часто размыты, но состоят они из абсолютно конкретных индивидуумов.

Свойства живых особей, определяемые в их реакциях на внешние воздействия данным им генотипом, есть предмет настоящих очерков. При этом больше внимания уделяется реакциям организма на фактор солёности, что связано с личным опытом автора, его учеников и ближайших коллег. Интерес автора к фактору солёности формировался вне рамок какой-либо научной школы, но под влиянием отдельных ярких личностей и встреч. До середины 50-х годов прошлого века сильная школа “солевиков”, изучавших процессы в градиенте солёности, складывалась в МГУ, но она “растворилась” в связи с отвлечением специалистов на работу (в полносолёном океане) на борту только что приобретенного флагмана научного флота

“Витязь”. Особенно показательна судьба Г.М.Беляева, который после серии блестящих публикаций об осморегуляции разных групп гидробионтов становился в этих делах (как сейчас можно судить) мировым лидером, внезапно переквалифицировался в специалиста по глубоководным иглокожим. В Ленинграде в конце 1950-х работы по осморегуляции беспозвоночных и рыб были начаты физиологами А.Г. Гинецинским, его сотрудниками М.Г. Заксом, М.М. Соколовой и аспирантом Ю.В. Наточиним, у которых автор настоящих очерков многому научился. Первая моя робкая попытка изложить свои взгляды на действия фактора солёности в экологии и эволюции (1956 г.) была одобрена В.Б. Дубининым. Дальнейшие шаги были поддержаны П.В. Ушаковым, В.С.Ивлевым, Г.Г. Винбергом, Н.Л. Гербильским. Большую роль в становлении аутэкологического направления, которое далее развивалось нами на Беломорской биологической станции Зоологического института, сыграл О. Кинне (O. Kinne), который оказал поддержку на международном уровне. Ряд принципиальных для этой работы положений сложился в сотрудничестве с В.Я. Бергером и Ю.А. Лабасом.

С благодарностью вспоминаю беседы с А.Ф. Алимовым, А.П. Андрияшевым, В.Л. Вагиным, Б.Я. Виленкиным, В.Р. Дольником, Ю.Н. Городиловым, Б.Ф. Григорьевым, Ю.П. Зайцевым, И.В. Ивлевой, , О.Г. Карандеевой, Л.С. Краюшкиной, Е.М. Крепсом, Э.Е. Кулаковским, О.Г. Кусакиным, Ч.М. Нигматуллиным, А.И. Раилкиным, Л.Н. Серавиным, Я.И. Старобогатовым, Е. Стычинской-Юревич, Е.П. Турпаевой, Б.П. Ушаковым, В.Д. Федоровым, А.Д. Харазовой, Г.Е. Шульманом, А.А. Ярвекюльгом.

1. ОСОБЬ КАК КВАНТ ЖИЗНИ

Когда Ч. Дарвин писал о выживании наиболее приспособленных, он при этом, конечно, подразумевал особи видов. Синтетическая теория эволюции, бывшая центральной в прошлом веке, считает главным объектом и результатом отбора не особь, а популяцию.

Успехи популяционной экологии и генетики популяций несколько оттеснили понятие особи из круга актуальных проблем экологии и эволюции, важнейших в биологии. Этому же способствовали впечатляющие успехи цитологии и молекулярной биологии, объекты которых лежат “ниже организма”. Даже физиология в большей части оказалась расчлененной на разделы соответственно системам органов организма – пищеварения, дыхания, выделения и др.

Правда, генетика развивалась, опираясь сразу на оба крыла биологии прошлого века – популяционное и молекулярное, но и она, многомудрая генетика, использовала лежащую между этими крыльями особь чаще всего просто в качестве фенотипического маркера генотипа или носителя хромосом с ДНК.

За последние десятилетия накапливаются новые данные, позволяющие снова рассматривать особь (она же – организм, индивидуум) как важнейший объект биологических исследований.

Учитывая признанную сложность генетического кода и величайшее разнообразие его комбинаций при половом процессе, можно считать вероятность образования абсолютно одинаковых потомков при слиянии разных пар половых

клеток исчезающе малой. Очевидно, что каждый новый геном, возникший при половом процессе, можно считать практически уникальным, даже если речь идет о чистопородном или сортовом разведении.

Столь же уникальной, неповторимой будет особь, получившаяся половым путем на основе реализации этой наследственной программы. Нужно только помнить, что сама такая реализация возможна лишь при определенном взаимодействии с факторами внешней среды. Так мы подошли к определению особи, отвечающему этим представлениям (Хлебович, 2002а): *«Особь есть фенотипическое проявление уникального генома, самостоятельно (автономно) осуществляющее связь с внешней средой»*.

Правда, в ряде случаев уникальный геном может воспроизводиться многократно в результате бесполого, или девственного (партеногенез) размножения. Именно на такой основе и создаются клоны – организмы с одинаковым геномом при самой высокой степени доступного в природе родства, когда потомок генетически идентичен одному родителю и сестрам (реже – братьям). Если каждый из них самостоятелен в своих отношениях со средой, он (по нашему определению) – тоже особь, но если потомки с единым геномом интегрированы в колонию, то особью нужно считать саму колонию – она реагирует на среду как нечто единое (Марфенин, 1993).

Наверное, такое единение всегда изначально бывает слабым и факультативным, но постепенно оно становится необратимым; далее происходит дифференциация элементов. Очевидно именно таким путем агрегации клеток с возрастанием их (агрегаций) целостности и образовывались первые многоклеточные организмы.

В некоторых случаях многоклеточные организмы, в свою очередь, тоже интегрируются в колонию, где каждый из них выступает в качестве элемента-зооида. Такая колония – тоже организм (сифонофоры, членистые цестоды, колониальные асцидии).

Самостоятельным организмом будет любая гаплоидная стадия, в том числе половая клетка, сперматозоид и яйцо как имеющие собственный геном и собственные отношения с внешней средой, поэтому можно смело говорить и об экологии гамет (рис. 1, 2).

В науке о жизни всегда присутствуют два более общих поля – *эволюционное* и *экологическое* (как бы две пересекающиеся плоскости). Особь оказывается самым конкретным носителем и результатом обоих этих начал.

Эволюционное. Важнейший постулат биологической эволюции – признание на основе единства генетического механизма единства и родства всего живого, т.е. монофилии (сетчатая эволюция, привнесение генов со стороны, в принципе не меняет этого заключения – привносится то, что до этого эволюционировало в другом ряду).

Это означает, что каждая особь эукариот есть конечное звено непрерывного, никогда не прекращавшегося ряда предков, которому более полумиллиарда лет. Именно особь, будь то микроскопическая инфузория, мощный дуб или изящный гепард, концентрирует в себе весь опыт предшествующей эволюции, поэтому здоровая особь оказывается символом целесообразного устройства и функционирования. *«Там, где мы в этой системе (организма, В.Х.) не умеем найти целесообразных связей, это зависит только от нашего незнания...»* – из Нобелевской речи И.П. Павлова 12 декабря 1904 г. Изогранные проявления семейных и популяционных адаптаций (вспомним, в частности, картины полового поведения, заботы о потомстве или социальных отношений) так же, как и подгонка видов друг к другу в биоценозах, осуществляются исключительно через совершенствование дискретных организмов. Даже если признать, что основным объектом отбора является популяция, осуществляется он через конкретные дискретные особи.

Будучи конечным результатом эволюции, особь оказывается и условием ее дальнейшего течения. По свойствам особи отбор оценивает, допустить или не допустить ее к воспроизводству потомков.

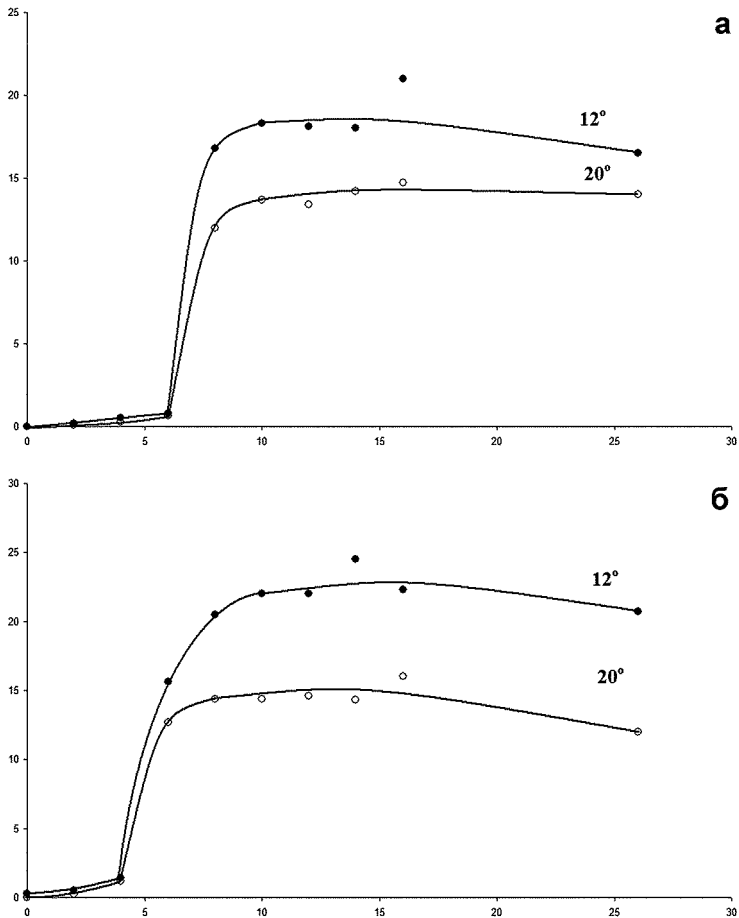


Рис. 1. Выживаемость сперматозоидов некоторых беломорских беспозвоночных в воде разной солёности: *а* – *Alitta virens*, *б* – *Mytilus edulis* (по: Хлебович, Луканин, 1967). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – время выживания, ч.

Как тут не вспомнить великого “организмоцентриста” И. Канта, называвшего особь «целью и средством». Действительно, особь – это главный участник эволюционного процесса.

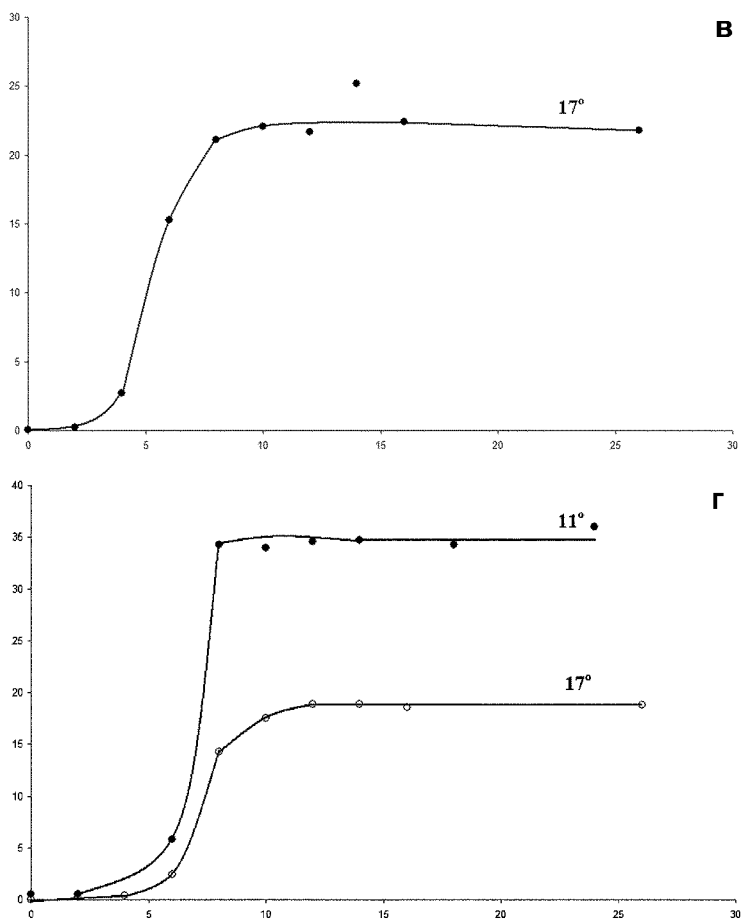


Рис. 1 (продолжение): в - *Testudinalia tessellata*, г - *Asterias rubens* (по: Хлебович, Луканин, 1967). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – время выживания, ч.

Экологическое. И на пространстве экологических взаимодействий, которое можно представить как современный поперечный срез через вертикальные стволы эволюционных преобразований с временной осью протяженностью более

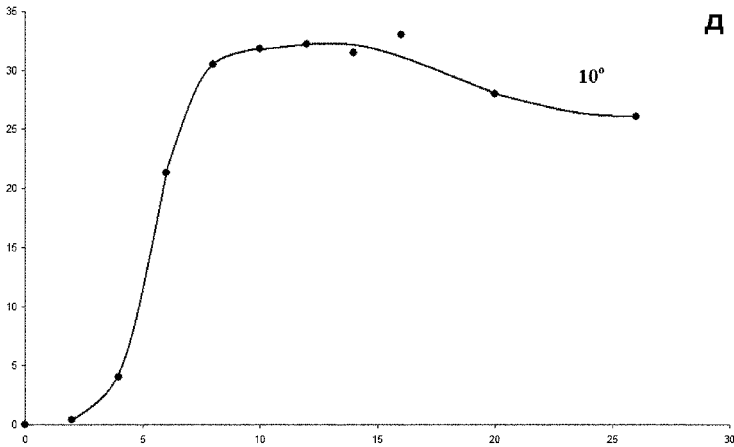


Рис. 1 (продолжение) *д - Stiella rustica* (по: Хлебович, Луканин, 1967). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – время выживания, ч.

полумиллиарда лет, индивидуум следует признать единственным конкретным игроком.

Из дискретных единовременно живущих организмов формируются популяции видов и биоценозы. Именно особь вступает в отношения с другими организмами (биотические факторы) и физико-химическими факторами среды – это и есть основа экологических взаимодействий. При этом особью реализуются сформированные ранее эволюционные (наследственные) адаптации.

Квант жизни. Когда свои представления о формах адаптации особей я докладывал Президиуму Санкт-Петербургского научного центра РАН, то сравнил значение знаний о формах адаптации особей для различных ветвей биологии с ролью сопромата в технических науках. Председательствующий, академик Ж.И. Алферов, заявил, что это сравнение понижает роль организма в экологических и эволюционных процессах, и предложил обратить внимание на аналогии между положением особи в биологии и кванта в физике.

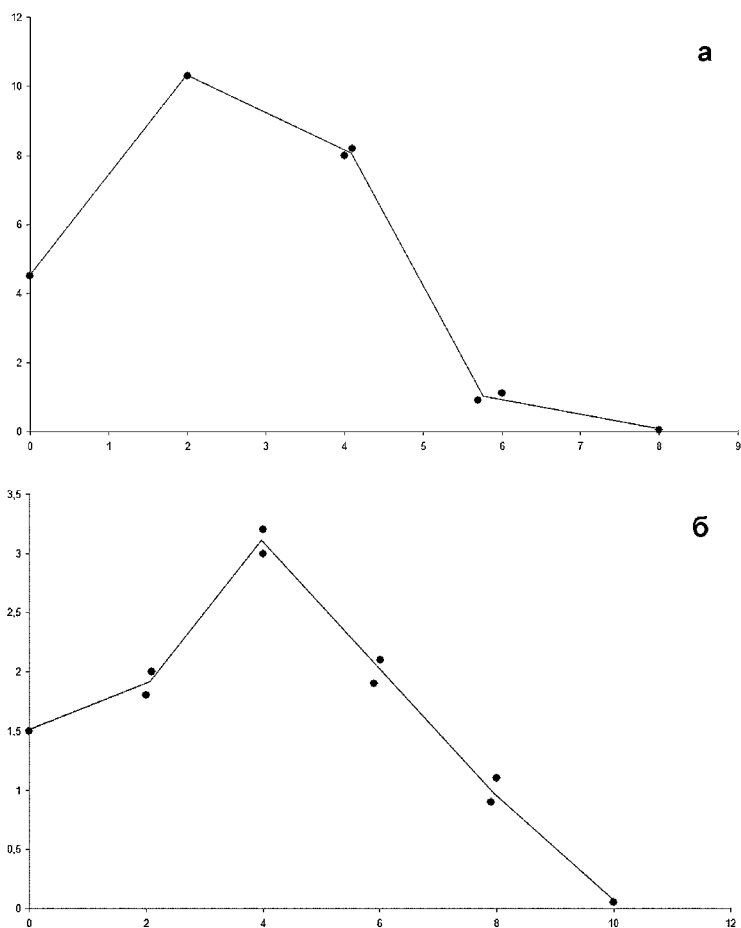


Рис. 2. Выживаемость сперматозоидов некоторых моллюсков в морской воде разной солёности: *а* – пресноводная *Margaritana margaritifera*, *б* – пресноводная *Lymnaea stagnalis* (по: Хлебович, Луканин, 1970). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – время выживания, ч.

Спустя некоторое время я согласился с Жоресом Ивановичем (Хлебович, 2004). Все общие представления о природе и проявлениях квантов, на которые я ссылаюсь далее, по-

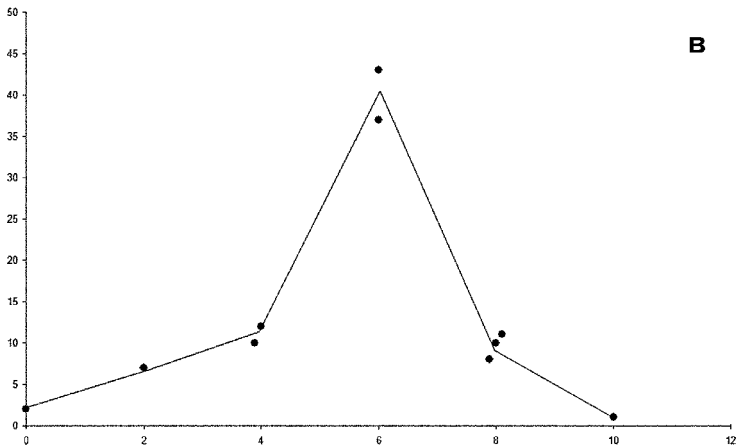


Рис. 2 (продолжение): в - наземная *Helix rotasia* (по: Хлебович, Луканин, 1970). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – время выживания, мин.

черпнуты из соответствующих статей в Большой советской энциклопедии.

Действительно, особь – единый и неделимый носитель жизни. Её нельзя расчленишь – исчезнет жизнь. Популяции в экосистемах существуют только через особей, вбирающих в себя весь предыдущий (в ряду потомков) опыт эволюции. Подобно кванту в физике, проявляющему свойства частицы и волны, именно особь одновременно и конкретно относится сразу к экологическому и эволюционному началам биологии.

Относительно недавно было показано, что разлетающиеся после Большого взрыва частицы движутся с определенной частотой, периодически превращаясь в волну, как бы пунктиром. Частота превращений соответствует постоянной Макса Планка (установленной более 100 лет назад). Из этого материала развивается Вселенная.

Таким же пунктиром, через краткие индивидуальные жизни особей, оцениваемых на оселке экологических отношений, сотни миллионов лет идёт органическая эволюция.

Краткая жизнь и неизбежная смерть – плата за совершенство и совершенствование особи.

Твердое тело (в общезначимом смысле слова), жестко организованное молекулами и атомами (в наиболее простой форме – кристалла), имеет в своей основе постоянно меняющиеся кванты с их сложной непредсказуемой индивидуальной судьбой (*«шуба индивидуальных судеб»*). Внутри атомов казалось бы вечных кремнёвых орудий палеолита, алмаза “Орлов”, древних монет и пирамид роятся судьбы рождающихся и умирающих квантов.

Также длительно существующие популяции, виды и экосистемы образуются и развиваются на основе смертных (каждый с непредсказуемой судьбой) особей-индивидуумов. Кванты и организмы “смертны”, твердые тела (как популяции, виды и экосистемы) относительно безразмерны во времени (*«частицы дискретны, поля непрерывны»*).

Физиками постулируется относительная непознаваемость, непредсказуемость проявлений отдельного кванта. При анализах и расчетах выручает вероятностная статистика.

Признаем так же, что полностью всесторонне изучить отдельный организм нельзя. Например, для того, чтобы получить такую его характеристику, как устойчивость (границу выживаемости) к какому-нибудь одному фактору, его нужно «убить» этим фактором, – а как же тогда определить устойчивость к множеству других факторов? При оценке границ толерантности организм подвергается стрессу. Этот стресс, вызванный, допустим, низкой температурой, не позволит получить достоверные данные о влиянии на особь другого фланга действия этого же фактора – тепла. Совершенно очевидно, что никакая самая передовая диагностика никогда не даст полной экологической характеристики особи. Часто справедливым оказывается мрачное: «Вскрытие покажет...». По многим параметрам организмы можно изучать только на выборках, желательно, клональных, – иными словами, тоже только статистически.

Переходы квантовых систем (атомных ядер, атомов, молекул, твёрдых тел) скачком из одного состояния в дру-

гое называют *квантовыми переходами*. Они происходят в соответствии с *правилами отбора*, определяющими, какие переходы разрешены, а какие нет. При этом квантовые переходы могут быть спонтанными или индуцированными, т.е. без внешнего воздействия или под внешним воздействием.

Не таким ли образом трансформируются популяции и осуществляется видообразование под действием правил естественного отбора? А соответствующие преобразования отбираемых особей происходят на основе спонтанных или индуцированных мутаций?

Можно еще провести аналогию квантовых процессов с отбором искусственным. Когерентный пучок монохромного света лазера, характеризующийся набором относительно однородных фотонов-волн, как бы моделирует монокультуры животных и растений, полученные в результате жёсткого отбора при чистопородном или сортовом разведении.

Квантовая теория поля исследует системы с бесконечным числом степеней свободы в каждый из моментов времени. Говорят еще о едином фундаментальном поле и о частицах как о различных проявлениях (состояниях) этого поля. Как тут не вспомнить о едином биогеоценозе, состоящим из взаимодействующих особей и популяций с их экологическими нишами, характеризующимися множеством степеней свободы и эфемерностью жизни индивидуумов.

Нужно отметить что биология, в отличие от физики, слабо формализована математически. В ней мало констант общего значения – на память приходит лишь универсальная зависимость: масса / обмен. Но именно с квантовой физикой биологию роднят ситуации, когда в силу неопределенности их приходится описывать не просто качественно, но даже с использованием художественных образов. Представления о *«шубе квантовых взаимодействий»* физики называют *полуинтуитивными*. А чего стоят такие понятия, как странные *кварки* с входящими в них носителями странности!

Квантовая теория возникла в начале прошлого века с анализа фактов и рамок неприменимости законов классической физики. Она не вступает в противоречие с законами

классической физики, а рассматривает последние как свой частный случай.

Мало кто сейчас сомневается в справедливости положений синтетической теории эволюции (СТЭ), однако буквально в последнее десятилетие на основе систематизации условий несоответствия СТЭ ее канонам все чаще пишется о вызревании новой парадигмы эволюции (Воронцов, 1999; Голубовский, 2000; Расницын, 2002). Наиболее бросающееся в глаза из этих несоответствий касается скоростей эволюции. В частности, в самом богатом видами классе коловраток отряда Bdelloidea (что свидетельствует об особенно высоких в нем темпах эволюции) вообще отсутствуют самцы – группа размножается исключительно партеногенезом (что по СТЭ должно максимально тормозить видообразование).

Новая парадигма главным своим объектом видит не популяцию (А.П. Расницын, 2002, называет СТЭ *популяционно-генетической*), а особь, вернее, ее индивидуальное развитие. Она пытается ответить на вопросы, как эволюционно возникают сложнейшие корреляции процесса онтогенеза, определяющие динамику развития особи. Основы нового подхода были заложены в середине ушедшего века работами Р. Гольдшмита, К.Х. Уоддингтона, И.И. Шмальгаузена, П.Г. Светлова. Следует отметить выдающуюся роль А.Н. Северцова (теория филэмбриогенеза имеет самое прямое отношение к нашему предмету), который ссылается на своих более далеких предшественников – К. Бэра, Ф. Мюллера и Э. Геккеля. Последним толчком к формированию новой парадигмы служат данные молекулярной биологии о поразительном сходстве набора генов удаленных друг от друга групп организмов и об универсальности *Нох*-генов, ответственных за планы строения. Очевидно, эволюция онтогенезов оказывается связанной как с образованием новых генов, так и с перегруппировками старых генов в их функциональных блоках. Популярный обзор проблемы опубликован Л.И. Корочкиным (2002).

В отличие от СТЭ, имеющей «классический» законченный вид, подтверждённый известными учебниками и

монографиями, новая теория представляется пока недостаточно структурированной, далекой от завершения, полной неопределенностями. (И здесь тоже аналогия с теориями квантовой физики). Не устоялся даже основной термин – название теории. Термин “эпигенетическая” (парадигма, теория: Шишкин, 1988а, 1988б; Гродницкий, 2001, 2002; Расницын, 2002) представляется узким – он, скорее, противопоставляет ее СТЭ, а не объединяет их в нечто новое. В англоязычной литературе работы такого рода сейчас часто объединяются под названием «Evo-Devo» (Evolutionary Developmental Biology), что также сужает рамки парадигмы. Обобщённой эволюционной теории, включающей в себя как части популяционно-генетическую СТЭ и исследования истории формирования механизмов онтогенеза, т.е. эпигенетическую, я [по названию заключительной главы книги Н.Н. Воронцова (1999)] предлагаю рабочее название: “третий синтез”.

Мы (Лабас, Хлебович, 1976) были, наверное, одними из первых, кто обратил внимание на необходимость корректировать разные моменты экологии и теории эволюции с учетом незадолго до того описанных фактов регуляции активности генов, дополненных сложившимися к тому времени (Оно, 1973) представлениями об эволюционной роли явления дупликаций: *«Таким образом, избирательная репрессия (активация) хромосом в сочетании с дупликацией и естественным отбором участвуют в формировании функциональных и структурных ансамблей генов, канализирующих эволюцию этих ансамблей, расчленяют единый геном на более или менее дивергентно развивающиеся компоненты»* (Лабас, Хлебович, 1976; с.9).

Так, очевидно, из поколения в поколение эволюционируют особи и через них – виды и крупные таксоны. На сегодня это положение можно признать центральным в складывающемся третьем синтезе.

Наши выводы мы делали умозрительно, на основании общих сведений о регуляции активности генов и разнесении их дубликантов безотносительно к конкретным механизмам

этих процессов. Правда, один принципиальный эксперимент нами все-таки был проведён (Михайлова и др., 1976).

Как известно, у дрожжей бывают две жизненные формы – аэробная и анаэробная. Была взята культура обычных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* с мутацией устойчивости к флавиновому яду аминазину, проявлявшейся при обоих типах обмена. Более полугода одну группу дрожжей содержали в аэробных, а другую – в анаэробных условиях. В результате постоянства направления отбора и характерного для дрожжей частого полового процесса в культурах появились особи, проявляющие мутантный фенотип только в тех условиях культивирования, в которых он был получен. Это можно объяснить переходом соответствующего гена в другую генорегуляторную группу, в другое «фенотипическое окно генома».

Я готов к упрекам в злоупотреблении аналогиями. В свою защиту сошлюсь на основы тектологии – науки об универсальных типах и закономерностях строения и развития систем, созданной выдающимся русским мыслителем А.А. Богдановым (Малиновским), повторенной позже (без ссылок) Л. Берталанффи и блестяще развитой академиком А.Л. Тахтаджяном (1998; с.25): *«Существование общих законов сходных структур в разных областях позволяет использовать более простые или лучше известные системы как модели для систем более сложных или менее поддающихся изучению»*.

РЕЗИСТЕНТНОСТЬ И ТОЛЕРАНТНОСТЬ

Важнейшие характеристики живой особи – её резистентность (устойчивость) и толерантность (выносливость) по отношению к тому или иному фактору, обычно абиотическому. Как говорилось выше, эти характеристики индивидуумов могут быть получены только на выборках особей.

Резистентность оценивается по смертности, или (что одно и то же, но с обратным знаком) – по выживаемости. Графически она иногда выражается кривыми с величиной

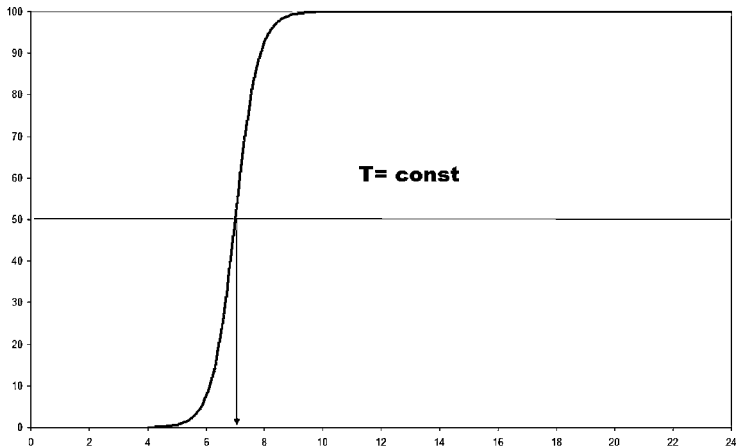


Рис. 3. Схема определения LD_{50} при оценке солёностных отношений гидробионтов (по: Хлебович, 1990). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – доля выживших (морских) или погибших (пресноводных), %; вертикальная стрелка – LD_{50} . Время стандартное.

фактора (обычно температура, солёность, доза токсиканта) по оси абсцисс и показателями смертности (или выживаемости) по оси ординат (см. рис. 1, 2).

Часто применяют два способа оценки устойчивости особей:

1) по дозе, вызывающей гибель определенной доли особей (чаще всего 50%) к определенному времени. Обозначается в этом случае как LD_{50} (рис. 3).

2) по времени, вызывающему гибель определенной доли особей (чаще всего 50%) воздействием определенной дозы фактора. Обозначается в этом случае как LT_{50} (рис. 4).

Нужно заметить, что установить время гибели организма часто бывает непросто. Для каждого объекта, учитывая его особенности, приходится выбирать свои критерии гибели – остановка сердца, прекращение работы ресничного эпителия, исчезновение реакции на укол иглой или раздражение электричеством и т.д. Это должно быть оговорено в исследо-

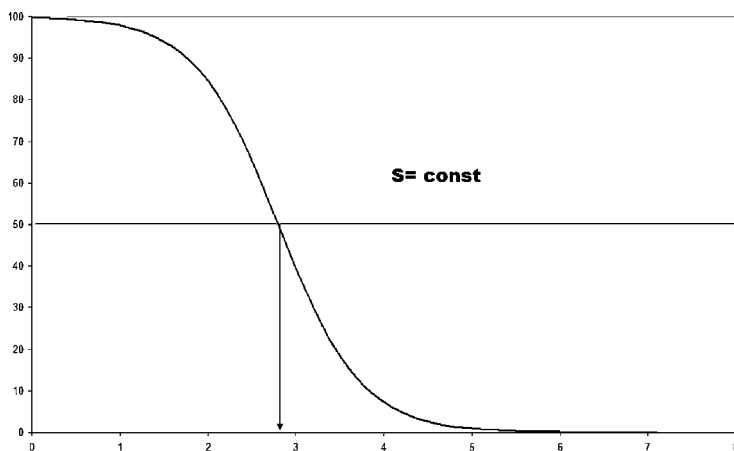


Рис. 4. Схема определения LT_{50} при оценке солёностных отношений гидробионтов (по: Хлебович, 1990). По оси абсцисс – время; по оси ординат – доля выживших особей, %; вертикальная стрелка – LT_{50} . Солёность стандартная.

вании. Иногда приходится выбирать разные критерии при оценке воздействии максимальных и минимальных доз. Так, например, при помещении морской турбеллярии *Convoluta convoluta* в высокую солёность гибель легко тестируется по прекращению реакции на укол иглой. Однако при воздействии низкой солёности, даже когда тело червя лопається от гидратации и разваливается, от укола иглой долго и резко сокращается мускулистый копулятивный орган.

Необходимо также убедиться в необратимости признаков гибели, так как за смерть можно принять временный шок, после которого функции могут восстановиться.

Толерантность оценивается диапазоном фактора, в котором сохраняются (или могут быть восстановлены) основные показатели физиологической активности организма (рис. 5). На графиках резистентности зона толерантности оценивается диапазоном 100%-ной выживаемости (см. рис.3,

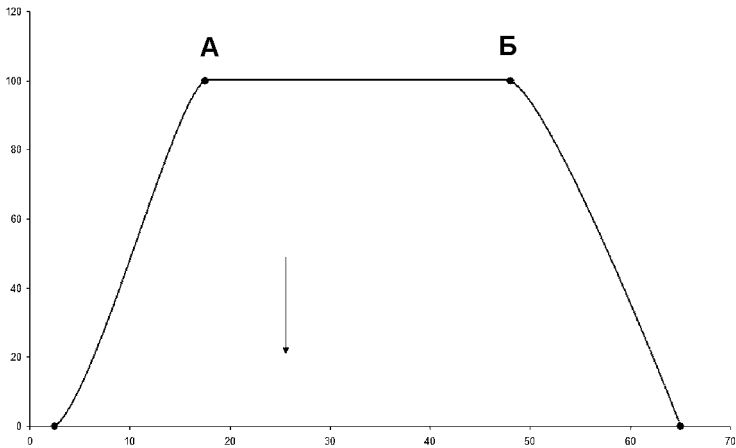


Рис. 5. Схема определения солевого толерантного диапазона (по: Хлебович, 1990). По оси абсцисс – соленость, ‰; по оси ординат – количественный показатель физиологической активности, % от максимального или от такового в природе (отмечено стрелкой).

4). Иными словами, в толерантном диапазоне организмы резистентны к данному фактору.

Широким диапазоном толерантности характеризуются *эврибионтные* организмы, узким – *стенобионтные*.

Реальный толерантный диапазон зависит от конкретных условий, в которых данная выборка существовала ранее в природе или эксперименте: изменятся условия, изменится и толерантный диапазон. Было показано, что толерантный диапазон может существенно меняться в зависимости от условий акклимации (рис. 6).

Большое значение для экологической характеристики особей и популяции имеет *диапазон потенциальной толерантности* к данному фактору. Устанавливается (и графически выражается) потенциальная толерантность двумя способами.

При методе *ступенчатой акклимации* (stepwise acclimation) выборку особей разделяют на две части, и одну после-

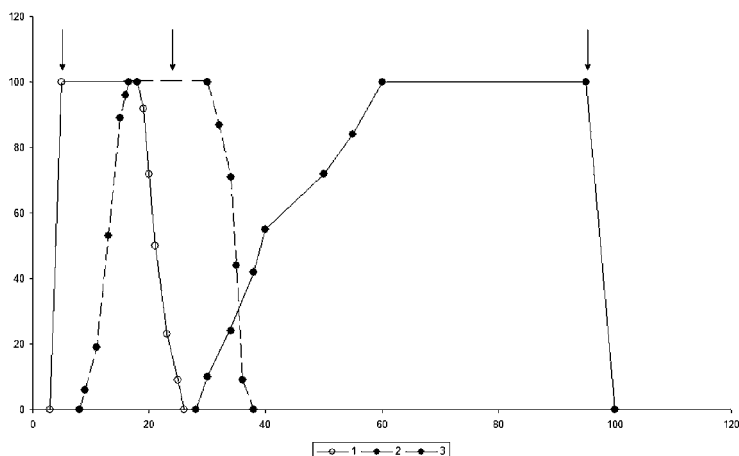


Рис. 6. Солёностные толерантные диапазоны беломорских брюхоногих моллюсков *Hydrobia ulvae*, акклимированных к разным условиям (по: Кондратенков, 1977). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – количество активных моллюсков (с открытой крышечкой) после 1 ч экспозиции, %: 1 и 2 – моллюски, акклимированные соответственно к максимальной и минимальной солёности; 3 – моллюски из исходной среды, откуда животных брали для экспериментов. Стрелки соответствуют солёностям акклимации.

довательно, ступенями акклимируют к увеличению дозы фактора, а другую – к уменьшению вплоть до достижения пределов акклимации, которые отвечают границам потенциальной толерантности. Продолжительность акклимации на каждой ступеньке должна быть достаточной для завершения процесса – обычно 1–2 недели. Этот приём был разработан нами (Khlebovich, Kondratenkov, 1973) на примере солёностной акклимации беломорской *Hydrobia ulvae* (рис. 7).

Метод построения полигона толерантности был разработан на примере температурных адаптаций рыб (Fry et al., 1942; Fry et al., 1946). Полигон солёностной акклимации для беломорских *Hydrobia ulvae* был в нашей лаборатории построен А.П. Кондратенковым (1976) (рис. 8). На соот-

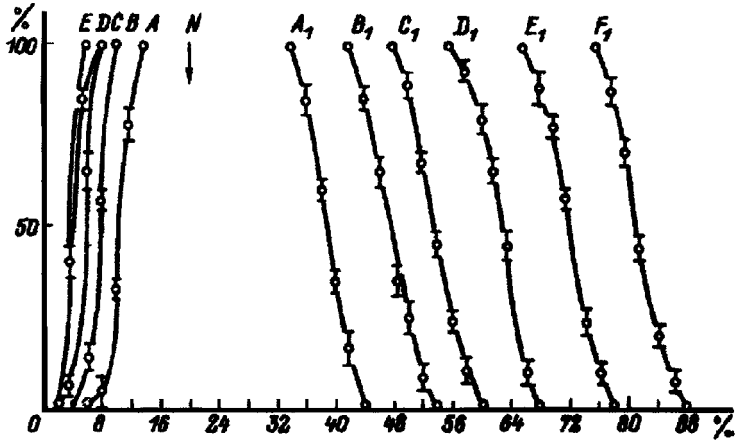


Рис. 7. Ступенчатая акклимация *Hydrobia ulvae* (по: Khlebovich, Kondratenkov, 1973). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – доля активных особей через час экспозиции, %. *N* – солёность, откуда животных собирали для опытов в природе; *A-A₁* – толерантный диапазон животных, взятых из природы; *B-B₁* – толерантность животных, акклимированных соответственно к *A* и *A₁*; *C* и *C₁* – толерантность животных, акклимированных к *B* и *B₁*; *D* и *D₁* – толерантность животных, акклимированных к *C* и *C₁*; *E* и *E₁* – толерантность животных, акклимированных к *D* и *D₁*; *F₁* – толерантность животных, акклимированных к *E₁*. Потенциальная толерантность – солёностный диапазон *E-F₁*.

ветствующих графиках по абсциссе откладывается доза акклимации, по ординате – тестовая доза. А.О. Смуров и С.И. Фокин (Smurov, Fokin, 2001) показали, что солёностные толерантные полигоны могут служить видовыми и даже подродовыми характеристиками в роде *Paramecium* (рис. 9).

Нужно отметить, что при построении толерантных полигонов иногда используют показатели LD_{50} (Fry et al., 1946;

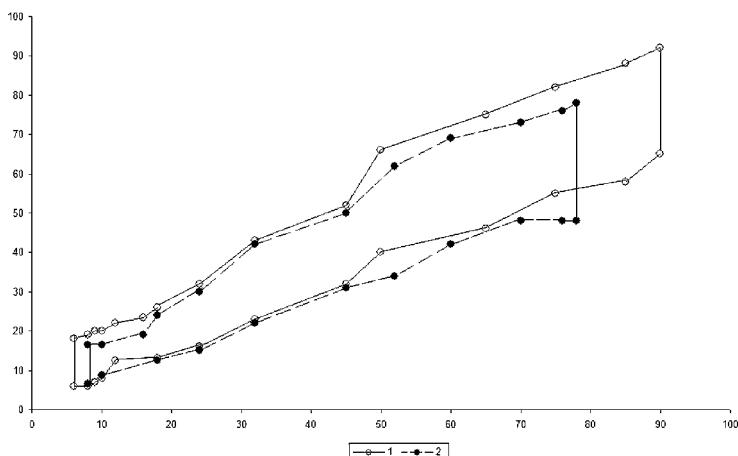


Рис. 8. Солёностный толерантный полигон двух популяций *Hydrobia ulvae* из окрестностей Беломорской биологической станции Зоологического института РАН: 1 – губа Сельдяная, 2 – мыс Красный (по: Кондратенков, 1976). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – достигнутый толерантный диапазон, солёность активности 100% особей после 1 ч экспозиции, ‰.

Смуров и др., 2008), т.е. подходят к оценке толерантности через резистентность.

Иногда на полученных полигонах потенциальной толерантности принимают за важные показатели периметр и площадь полигона (Beitinger, Bennett, 2000; Смуров, 2006).

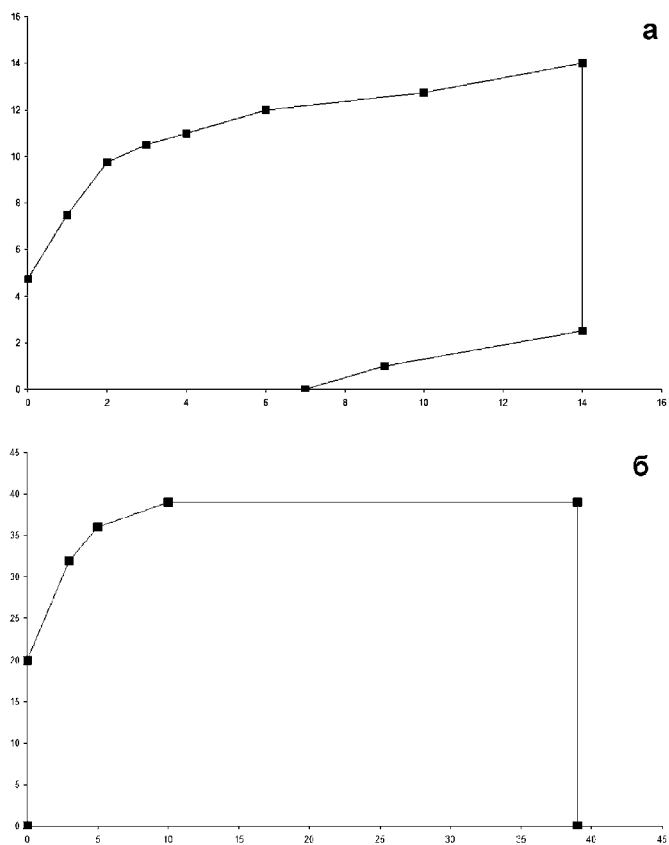


Рис. 9. Солёностный толерантный полигон: *а* – *Paramecium primaurelia*; *б* – *Paramecium woodruffi* (по: Смуров, 2006). По оси абсцисс – солёность акклимации, ‰; по оси ординат – тестовая солёность, ‰.

2. ГЛАВНЫЕ АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

2.1. ТЕМПЕРАТУРА

Температура – универсальный экологический фактор, так как нельзя представить ни одного организма, на который бы она не действовала. В физическом смысле температура – это кинетическая энергия молекул. Из молекул, находящихся в хаотическом движении, состоят как элементы внешней среды, так и сами живые организмы. Через организмы непрерывно протекает поток энергии от элементов пищи, окисляемых кислородом. Наиболее полно биоэнергетические аспекты особи исследуют в современной гидробиологии в связи с проблемой биологической продуктивности популяций и экосистем (обобщённое: Винберг, 1968, 1983; Ивлева, 1981; Алимов, 1989). Нужно отметить, что в методическом отношении объекты гидробиологии имеют преимущества перед наземными, поскольку об обмене судят по количеству потребленного кислорода, и этот процесс проще измерять именно в водной среде.

Происходящие в живом организме биохимические реакции, процессы обмена и роста температурно-зависимы. Для биоэнергетических оценок особи очень важен ряд относительно постоянных (они подвержены колебаниям, но вокруг неких средних для всех организмов или особи в определенном диапазоне условий):

– коэффициенты В.С. Ивлева (1939) – K_1 (доля трат на обмен) и K_2 (доля энергетических трат на рост, своего рода коэффициент полезного действия продуцирования);

– степенной коэффициент Хеммингсена (Hemmingsen, 1960), равный 0.75 в формуле, связывающей обмен организма с его массой:

$$Q/ = 0.69w^{0.751}$$

где $Q/$ – скорость потребления кислорода (кал/ч) при температуре 20° , w – масса тела (г сыр. веса),

или при оксикалорийном коэффициенте 486 кал/мг О:

$$Q = 142w^{0.751}$$

где Q – скорость обмена в мг О/особь ч при температуре 20° .

За последующие полвека было выполнено множество исследований огромного количества видов различных таксономических групп, результаты которых в целом близки приведенным формулам.

Зависимость продолжительности (D) и скорости развития особи ($V=1/D$) иллюстрирует рис. 10. Значительная часть сплошной линии на рис. 10 представлена прямой линией, соответствующей правилу суммы температур. Пересечение продолжения этой прямой с осью абсцисс соответствует температуре биологического нуля (T°), а верхняя оконечность прямой отвечает верхнему пределу оптимальных температур (T). Сумма температур (градусодни или градусочасы) S оказывается для особей популяции постоянной величиной, определяемой произведением:

$$S = D (T - T^\circ)$$

Отсюда скорость развития:

$$V = (T - T^\circ)/S$$

Из изложенного следует, что температурная зависимость обмена и скорости развития подчиняются разным закономерностям : *“С биологической точки зрения важно, что*

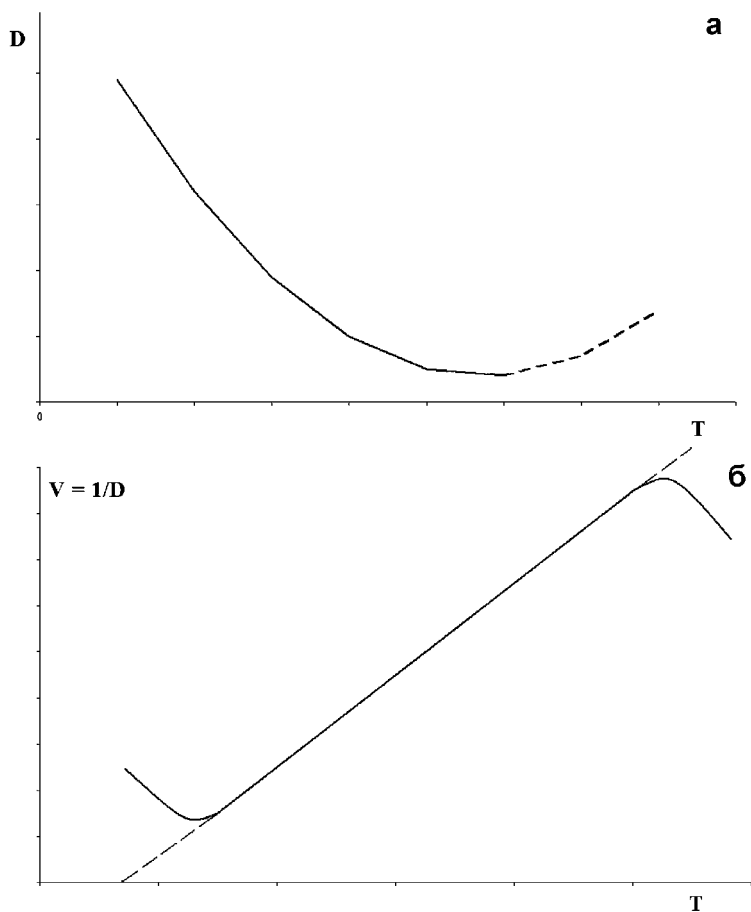


Рис. 10. Зависимость продолжительности развития D (а) и скорости развития V (б) от температуры T у пойкилотермных животных (по: Винберг, 1968).

в диапазоне толерантных температур значение Q_{10} для скорости обмена у пойкилотермных животных остается постоянным, а для скорости развития животных изменяется. Это свидетельствует о том, что коэффициент K_2 может изменяться в зависимости от температуры”

(Алимов, 1989). Разнотипность термозависимостей обмена и развития побудили В.Е. Заику (1993) разработать балансовую модель, объединяющую эти процессы.

Мало усвоенным современной экологией остается вопрос о множественности температурных оптимумов, связанных со свойствами воды на границе с другими фазами и возникшими первоначально внутри нашей науки. Впервые два температурных максимума роста (23° и 37°), разделенных минимумами (15° , 30° и 45°) были описаны для аскомицеты *Neurospora crassa* (Mitchell, Houlahan, 1946). Затем в чисто физическом исследовании было показано, что в градиенте температур многие свойства воды (и её растворов) в узком диапазоне (примерно $\pm 2^{\circ}$) резко меняют скорости и направления изменения при 15 , 35 , 45 и 60° соответственно; промежутки между этими величинами – зоны стабильности или максимума (Drost-Hansen, Neill, 1955; Laverigne, Drost-Hansen, 1966). Далее (Oppenheimer, Drost-Hansen, 1960; Davey et al., 1966) для 5 видов бактерий была показана неравномерность скорости роста от температуры и соответствие максимумов и минимумов этой экологической зависимости установленным ранее физическим границам состояния воды (рис. 11).

Принципиальным моментом в развитии наших знаний о природе множественности температурных оптимумов стало установление связи структуры воды и её взаимодействием с твёрдой фазой (Drost-Hansen, 1969). Именно на границе с твёрдой фазой, а не в полном объёме воды происходит температуро-зависимая модификация воды и её растворов. С этого момента неутомимый Вальтер Дрост-Хансен широким фронтом исследует процессы, связанные с пограничным слоем воды, названным им *вицинальным*: “vicinal water” (vicinus, лат. – местный, соседний). Изучены процессы в поверхностной плёнке и при осадкообразовании в морях, в интерстициальных порах, на границах с биомембранами, в клеточных структурах. Последние (особенно значительные) его работы связаны с физиологией клетки (Drost-Hansen, 2006).

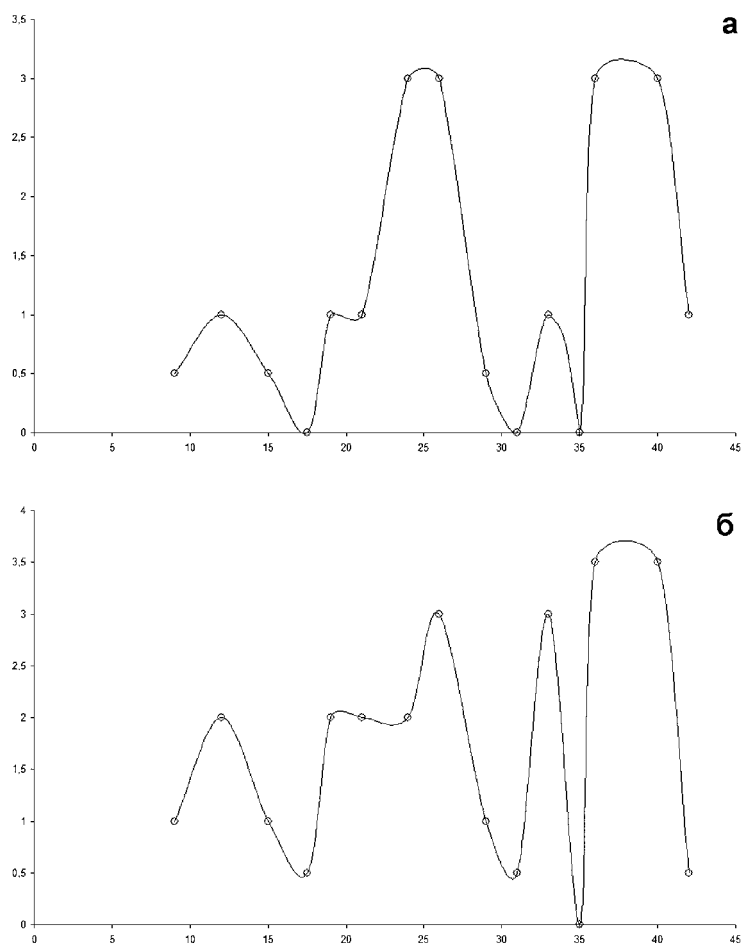


Рис. 11. Скорость роста сероредуцирующих бактерий (неопределенного вида) при разной температуре: *а* – каждой точке соответствует инкубация 21.5 ч, *б* – каждой точке соответствует инкубация 27 ч (по: Openheimer, Drost-Hansen, 1960). По оси абсцисс – температура, °C; по оси ординат – относительная скорость роста по изменению оптической плотности культуры.

Становится понятным, почему множественность температурных оптимумов исследовали почти исключительно на микроскопических организмах – относительная поверхность тел возрастает с уменьшением их массы и объёма. Поэтому, в частности, следует с вниманием отнестись к результатам исследований температурных отношений всех мелких организмов и мелких стадий развития макроформ. Обратим внимание на то, что в своей работе, определившей поток исследований на десятилетия, Дрост-Хансен (Drost-Hansen, 1956) отмечает среди объектов, на которых показана множественность температурных оптимумов дыхания, личинок морского ежа *Arbacia* и изолированных жабр *Mytilus*. Последнее, очевидно, можно связать с большой дыхательной поверхностью жабр и отсутствием регуляции этого органа, когда он изолирован. По моему мнению, исследования множественности температурных оптимумов могут быть перспективными.

2.2. Солёность

Правило Диттмара и его границы

Концентрация растворённых в природных водах солей колеблется от нескольких миллиграмм в литре (например, некоторые озёра Кольского полуострова) до полного насыщения с выпадением самосадочной соли (вода залива Кара-Богаз после его зарегулирования с 1980 г. содержала выше 310 г/л).

Основная масса гидросферы (более 90%) относится к Мировому океану и его морям. Важнейшим событием в океанологии явилось сделанное В. Диттмаром (Dittmar, 1884) (на основании полного химического анализа проб воды, собранных знаменитой экспедицией на «Челленжере») заключение о постоянстве соотношения ионов морских вод. Соотношения ионов в воде океанов и окраинных морей (табл. 1).

2. Главные абиотические факторы

Таблица 1. Концентрация главных ионов в морской воде при $S = 35 \text{ ‰}$ (по С.В. Бруевичу, 1948)

Ионы и молекулы	Анионы						Катионы				
Концентрация	Cl^-	SO_4^{2-}	HCO_3^-	Br^-	F^-	H_3BO_3	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}	K^+	Sr^{2+}
г/кг	19,3534	2,7007	0,1427	0,0659	0,0013	0,0265	10,7638	1,2970	0,4080	0,3875	0,0136
% – эквивалент	45,09	4,64	0,19	0,07	0,01	—	38,66	8,81	1,68	0,82	0,03

То обстоятельство, что главным ионом морской воды является ион хлора, а его содержание легко определяется титрованием азотнокислым серебром, дало возможность на основании закона Диттмара определять как концентрацию (через хлор) любого иона, так и всю сумму ионов. Солёность ($S \text{ ‰}$) – важнейшая характеристика морских вод, с начала прошлого века определяется как «суммарное содержание в граммах всех твердых минеральных растворимых веществ, содержащихся в 1 кг морской воды, при условии, что бром и йод замещены эквивалентным количеством хлора, все углекислые соли переведены в окислы, а все органические вещества сожжены при температуре 480°C » (Алёкин, Ляхин, 1984). Солёность определяют по хлорности. Многие годы пользуются формулой Кнудсена (Knudsen, 1901):

$$S = 0.30 + 1.8050 \text{ Cl } \text{‰},$$

где $\text{Cl } \text{‰}$ (хлорность), определяемая как число граммов ионов хлора, эквивалентное сумме галогенов (кроме фторидов, которые не осаждаются азотнокислым серебром), содержащихся в 1 кг морской воды (определение Сёренсена из: Алёкин, Лахтин, 1984). Хлорность определяется по формуле:

$$\text{Cl} = 0.3285234 \text{ Ag},$$

где Ag – масса химически чистого серебра (г), необходимая для осаждения всех галогенидов, содержащихся в 1 кг морской воды.

В настоящее время действует уточненный вариант формулы Кнудсена:

$$S = 1.80655 \text{ Cl } \text{‰}$$

(UNESCO – Joint Panel of Experts, 1966).

Различия между результатами, рассчитанными по формуле Кнудсена и по формуле ЮНЕСКО, в широком диапазоне солёности отмечаются только в четвертом знаке и практически несущественны. Это означает, что сотни тысяч измерений солёности, сделанные в прошлом столетии, остаются валидными.

Определение солёности титрованием хлора азотнокислым серебром практически остается самой точной процедурой, по результатам которой тестируют приборы, основанные на корреляции с величинами солёности таких физических параметров, как плотность воды (денситометрия), депрессия (точка замерзания воды, криоскопия), электропроводность (кондуктометрия), осмотическое давление (осмометрия), преломление света (рефрактометрия). Некоторые из этих параметров могут быть скоррелированы при помощи табл. 2.

С точностью до сотых и тысячных долей промилле океанологи исследуют взаимодействия водных масс на пространствах океанов. Биологам такая точность и соответствующие выводы океанологии оказываются полезными для популяционных характеристик и оценки путей распространения планктона. В большинстве случаев для полевых прибрежных работ, а также в эколого-физиологических исследованиях достаточна меньшая точность определения солёности. При этом часто оказываются важными полу- и микрометоды, например, для оценки солёности между ризоидами водорослей, в лужицах литорали, в интерстиции и т.д. Этим целям прекрасно служит портативный рефрактометр, выпускаемый для определения крепости тузлука (раствор для засолки рыбы), работающий с точностью до 0.5‰. (Полумикрометоды и микрометоды криоскопии – см. Аладин и др., 1986).

2. Главные абиотические факторы

Таблица 2. Изоосмотические концентрации различных сред
(Хлебович, 1974)

Морская вода		Раствор		Депрес- сия, °С	Осмоляр- ность, мосМ	Осмотическое давление, атм.
солёность, ‰	хлорность, ‰	NaCl, мМ	сахарозы, мМ			
1,84	1	30	50	-0,1	54	1,26
3,64	2	60	100	-0,21	113	2,53
5,45	3	90	150	-0,31	167	3,8
7,25	4	120	200	-0,41	220	5,08
9,06	5	150	250	-0,51	275	6,37
10,86	6	180	300	-0,61	328	7,65
12,67	7	210	350	-0,72	388	8,95
14,47	8	240	400	-0,82	441	10,24
16,28	9	270	450	-0,92	495	11,56
18,08	10	290	500	-0,99	532	12,87
19,89	11	320	550	-1,09	586	14,19
21,69	12	350	600	-1,2	645	15,51
23,5	13	380	650	-1,3	700	16,85
25,3	14	410	700	-1,4	753	18,19
27,11	15	440	750	-1,5	806	19,55
28,91	16	470	800	-1,61	866	20,91
30,72	17	500	850	-1,71	919	22,28
32,52	18	530	900	-1,81	973	23,66
34,33	19	560	950	-1,91	1027	25,06
36,13	20	590	1000	-2,01	1081	26,47
37,94	21	620	1050	-2,12	1139	27,89
39,74	22	650	1100	-2,22	1190	29,33

Если в широком диапазоне солёностей морей действует закон В. Диттмара о постоянстве соотношений ионов, то текущие в моря реки несут пресную воду, чрезвычайно разнообразную по их ионному составу. Состав солей рек может меняться на их протяжении, а также по сезонам. Как происходит их неминуемое смешение, как встречаются две взаимоисключающие тенденции – великое разнообразие пресных вод рек и стабильность ионного состава морей? До каких пределов действует правило Диттмара?

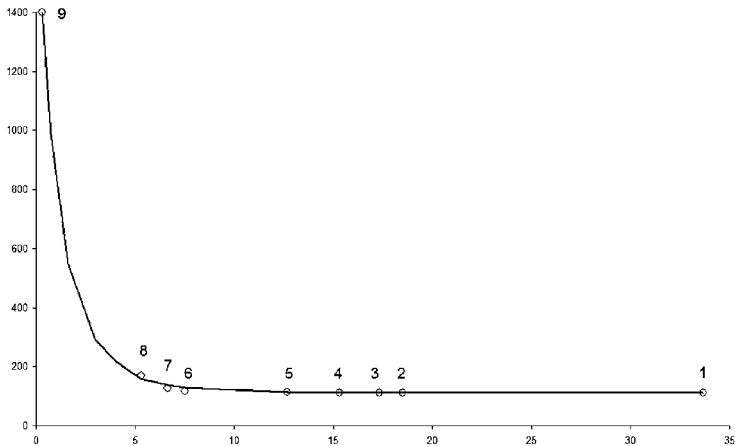


Рис. 12. Относительное содержание Ca^{++} в воде различной солёности (по табличным данным Wittig, 1940 и Schlieper, 1958, из: Khlebovich, 1968): 1 – около Осло, 2 – Кильский залив, 3 – Борнхольмская впадина, 4 – восточное побережье Балтийского моря, 5 – Кильская бухта, 6 – Арконская впадина, 7 – восточное побережье Балтийского моря, 8 и 9 – эстуарий р. Швентине. По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – относительное содержание Ca^{++} , % от контроля (вода океана).

Из общей гидрохимии следует, что в морях доминируют одновалентные щелочные металлы и хлориды, а в пресных водах – двухвалентные щелочноземельные катионы и двухвалентные анионы. Можно говорить о преимущественно хлоридно-натриевых морских водах и преимущественно кальциевых пресноводных, а как происходит их смешение в устьевых районах?

Х. Виттиг (Wittig, 1940) опубликовала таблицу содержания кальция в 443 пробах воды, собранных на разрезах от Осло до заливов и эстуариев Балтийского моря, имеющих разную солёность и отстоящих друг от друга на сотни километров. К. Шлиппер (Schlieper, 1958) выделил 10 проб Виттиг, рассчитал их солёность и ранжировал по величине этой солёности. По табличным данным Виттиг в трактовке

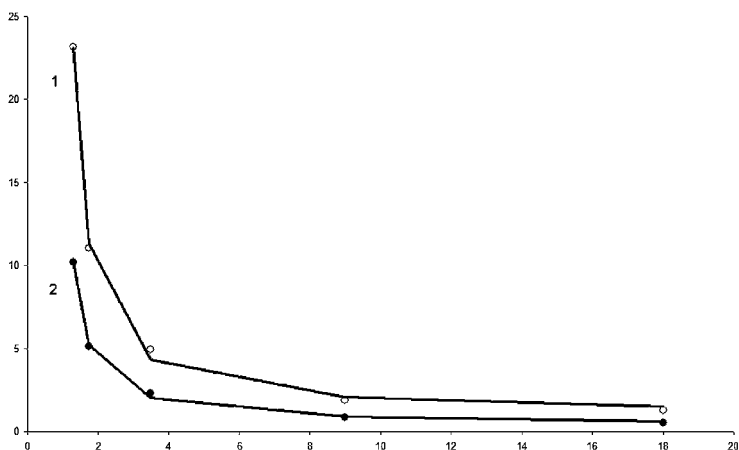


Рис. 13. Относительное изменение отношений Ca^{++}/K^{+} (1) и K^{+}/Na^{+} (2) в водах различной солёности эстуариев Бьют и Найт в Британской Колумбии (по табличным данным Kirsh, 1956, из: Khlebovich, 1968). По оси абсцисс — солёность, ‰; по оси ординат — отношение ионов, превышающие 100% (солёность океана).

Шлиппера мною был построен график (рис. 12), свидетельствующий, что при снижении солёности относительное содержание кальция остается практически неизменным вплоть до 5–7 ‰, но резко возрастает при дальнейшем распреснении среды. Затем аналогичные кривые было получены мной для эстуария р. Кереть (Белое море) на пространстве около 2 км, а также в искусственных смесях морской воды с пресной водой, насыщенной углекислым кальцием (Khlebovich, 1968). Так же изменялись в градиенте солёности и соотношения Ca^{++}/Na^{+} и K^{+}/Na^{+} на графике, построенном по данным Кирша (Kirsch, 1956) (рис. 13). А.П. Цурикова и Е.Ф. Шульгина (1964) исследовали соотношение общей минерализации (практически соответствует солёности) и отношение ее к хлорности в Азовском море. Они пишут о резком изменении отношений этих показателей примерно при 2 ‰, отмечая, что «зона смешения вод» начинается с 5–7 ‰ (рис. 14).

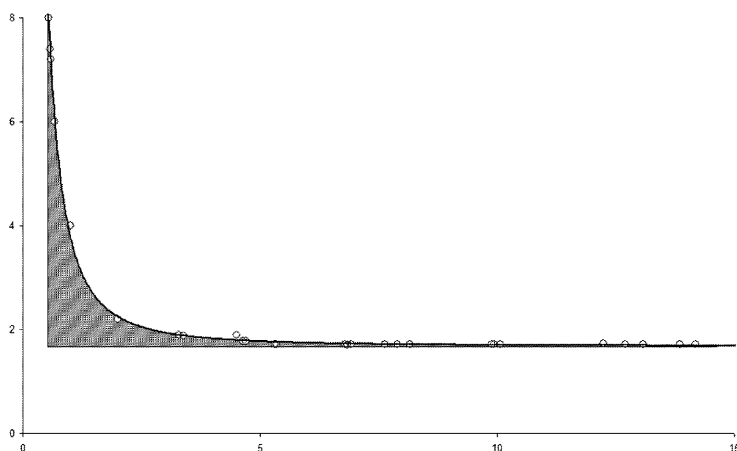


Рис. 14. Соотношение между общей минерализацией и отношением её к хлорности в Азовском море (по: Цурикова и Шульгина, 1964). *По оси абсцисс* – сумма ионов Σ , ‰ (величина, практически равная солёности); *по оси ординат* – отношение суммы ионов к хлорности. Окрашена серым цветом «зона смешения».

Л. Дитон и М. Гринберг (Deaton, Greenberg, 1986), используя возможности только что появившихся персональных компьютеров, перевели из хлорности в солёность данные всех проб Виттиг (Wittig, 1940) и Кирша (Kirsch, 1956), а также повторили мои опыты по разведению морской воды речной и раствором карбоната кальция. В целом ход их кривых по данным Виттиг (рис. 15) оказался более похожим на график А.П. Цуриковой и Е.Ф. Шульгиной (см. рис. 14). Однако, несмотря на обилие точек, данные графика Дитона и Гринберга не могут быть признаны корректными в связи с тем, что, как следует из сказанного ранее, *солёность ниже 5–7 ‰ не может быть определена по хлорности*.

Мощная поддержка этого положения получена в последнее десятилетие. Коллектив химиков, основу которого составили сотрудники Кубанского университета, разработал компьютерные программы, по которым, в частности, можно рассчитать важнейшую характеристику главных электроли-

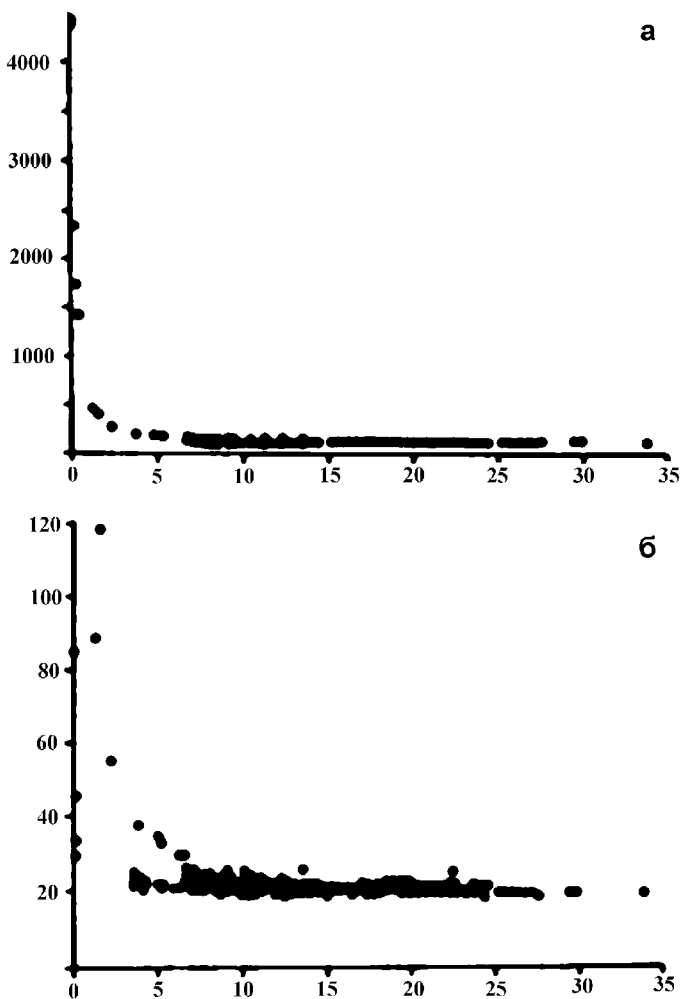


Рис. 15. Относительное содержание кальция в зависимости от солёности (по: Deaton, Greenberg, 1986; *а* – по табличным данным Wittig, 1940; *б* – по табличным данным Kirsch, 1956). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат: *а* – относительное содержание кальция, % от содержания в океанической воде; *б* – отношение Ca/Na .

тов (коэффициент активности) при взаимодействии их разных пар в разных концентрациях (Petit et al., 2004–2008). Эта работа оказалась чрезвычайно полезной океанологам и экологам благодаря тому, что авторы в качестве одного из электролитов рассмотрели и солёность морской воды. На приведенных графиках, построенных по этой программе, видно, что коэффициенты активности основных ионов морской воды имеют вид асимптоты и практически мало меняются при солёности выше 8–10 ‰ и быстро нарастают при солёности ниже 5–8 ‰ (рис. 16). Исключением из этого, очевидно общего положения, оказался только один ион – HPO_4^{3-} , что заслуживает особого рассмотрения.

Очень резко меняются в градиенте солёности формы нахождения некоторых металлов, что, в частности, демонстрирует рис. 17.

Изложенное является основанием для заключения – *нижним солёностным пределом действия закона постоянства соотношений ионов морской воды (закон В. Диттмара) является солёность около 5–8 ‰*. Тем самым подкрепляется наш тезис о существенных изменениях гидрохимических свойств в упомянутом узком солёностном диапазоне (Хлебович, 1974).

Осадкообразование в градиенте солёности

Кроме растворов минеральных солей, реки несут в море растворы органических веществ, а также разной природы взвеси. Процессы, происходящие при смешении речных вод с морскими, исследуются почти исключительно полевыми методами – с борта судов (см. Гордеев, 1983, 2009; Емельянов, 1998). Непосредственное действие солёности в полевых исследованиях обычно искажается приливо-отливными и другими течениями, действием ветра и пр. Следствием этого будет разбросанность точек на соответствующих графиках. Тем не менее некоторые из них демонстрируют довольно резкое уменьшение мутности воды при солёности выше 5–8 ‰ (рис. 18, 19).

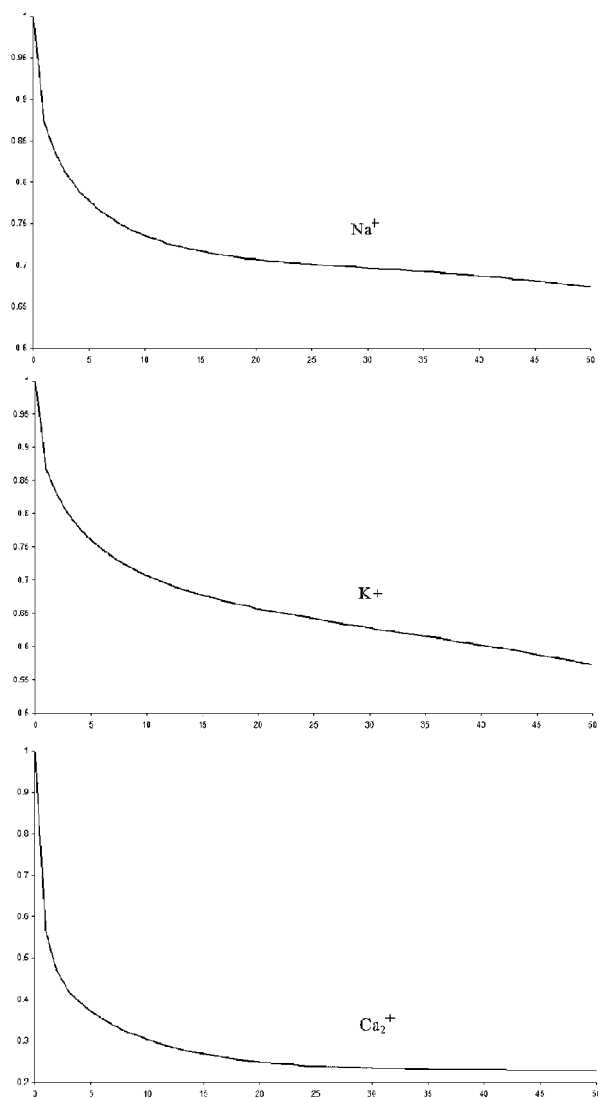


Рис. 16. Коэффициенты активности ионов при разной солёности морской воды (рассчитаны по программе: Pettit et al., 2004–2008). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – коэффициент активности.

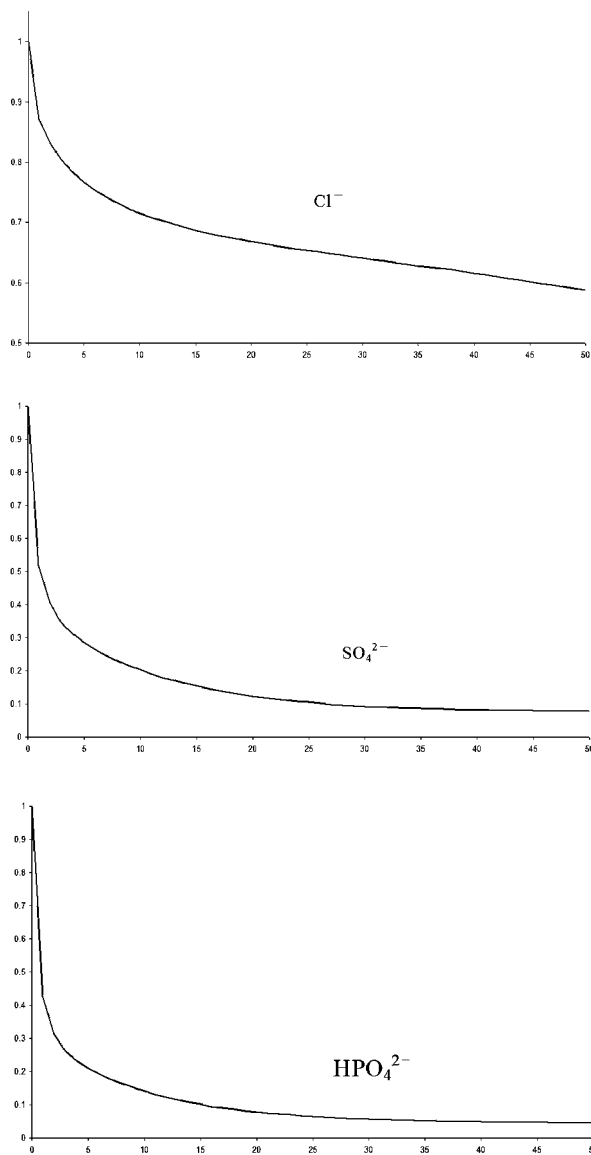


Рис. 16 (продолжение).

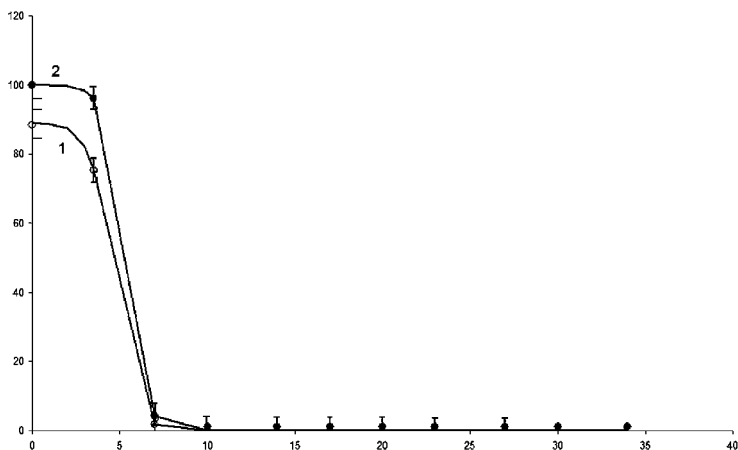


Рис. 17. Фракции ^{54}Mn , захваченные фильтром с порами 0.1 мкм (1) и в результате осаждения после центрифугирования (2) (по: Аникеев и др., 1987). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – доля отфильтрованного или осадённого центрифугированием марганца, %.

Экспериментальных исследований поведения различных веществ в градиенте солёности значительно меньше. Упомянем наши опыты с разведением морской воды пресной, насыщенной CaCO_3 (Khlebovich, 1968), показавшие резкое изменение относительного содержания растворённого кальция при солёности около 5–8‰. В экспериментах с поведением взвесей глинистых частиц в градиенте солёности было показано почти полное оседание иллита, пеллита и каолинита (основные вещества, влекомые рекой) при солёности 5‰ (Whitehouse et al., 1960). При солёности выше 5–8‰ в градиенте солёностей нарастает флокуляция приносимых рекой коллоидов, в том числе и органических (Sholkovitz, 1970; Sholkovitz, Copland, 1981).

Завершая свою монографию (Хлебович, 1974), я писал: «Она (концепция критической солёности, В.Х.) может оказаться весьма полезной для геологии, так как представляется, что характер органического осадкообразования в

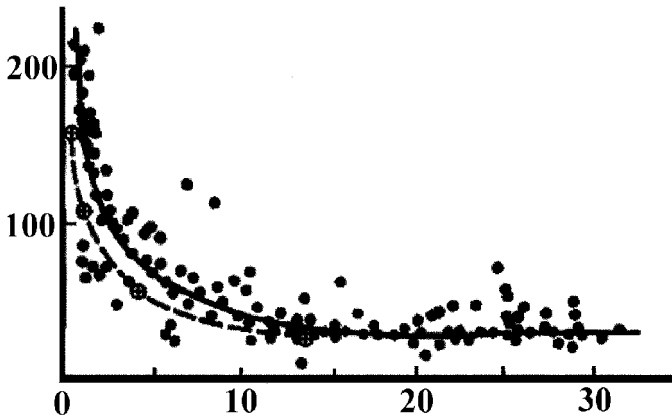


Рис. 18. Зависимость концентрации взвеси от солёности, устьевой район р. Шельдт (по: Wollast et al., 1979; из: Гордеев, 1983). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – концентрация взвеси, мг/л.

водоёмах по разные стороны от зоны, соответствующей солёности 5–8 ‰, может быть совершенно различным, потому что обеспечивается жизнедеятельностью разных фаунистических комплексов» (Хлебович, 1974). Л.Г. Коваль (1984), научившаяся различать мёртвых и живых зоопланктеров, показала массовую гибель как черноморских, так и приносимых реками пресноводных организмов около солёностей 5–8 ‰ и даже назвала добытый здесь комплекс некрозоопланктоном. Очевидно, именно проявления хорогалинной зоны, о которых писалось выше, делают их основой явления *маргинального фильтра океана* (Лисицин, 1994), служащего сейчас (экология) и в прошлом (геология) мощным природным фактором (рис. 20).

Растворённый кремний в градиенте «река–море»

Поведение кремния при смешивании речных и морских вод, очевидно, связано с его биогенной ролью, в первую очередь для диатомовых водорослей. На составленном нами

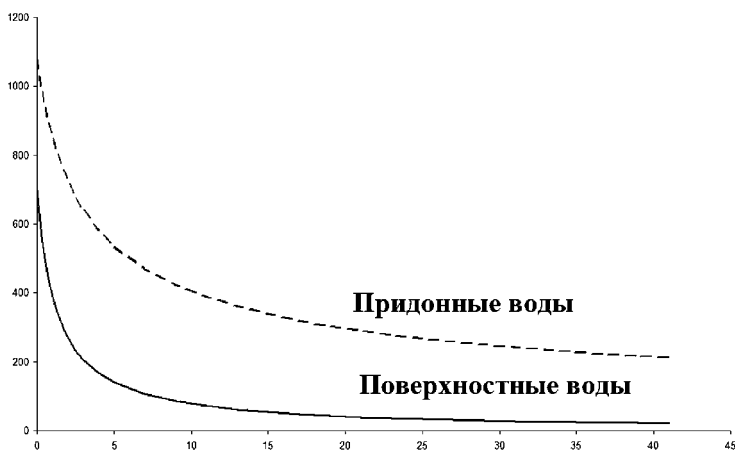


Рис. 19. Зависимость концентрации взвеси от солёности, устьевой район Амазонки (по: Монин и др., 1986; из: Емельянов, 1998). По оси абсцисс — солёность, ‰; по оси ординат — концентрация взвеси, мг/л.

графике зависимости содержания растворённого кремния от величины солёности «кривая насыщения» (рис. 21) проведена по крайним точкам, и этот прием может быть рекомендован при обработке многочисленных полевых данных, полученных в переменных условиях, когда положение точки отмечает, скорее, не устойчивую связь, а тенденцию. Последовательное уменьшение содержания растворённого Si от пресной воды до 5 ‰ можно связать с его поглощением диатомовыми водорослями, а его нарастание при повышении солёности — с вымыванием из отмерших раковин в результате смены видового состава водорослей. Напомним, что согласно Кольбе (Kolbe, 1927) именно на солёность 5 ‰ приходится граница галобности двух комплексов видов диатомей.

Внекишечное поглощение растворённых органических веществ

С действием фактора солёности оказалось связанным явление внекишечного (покровами) поглощения органиче-

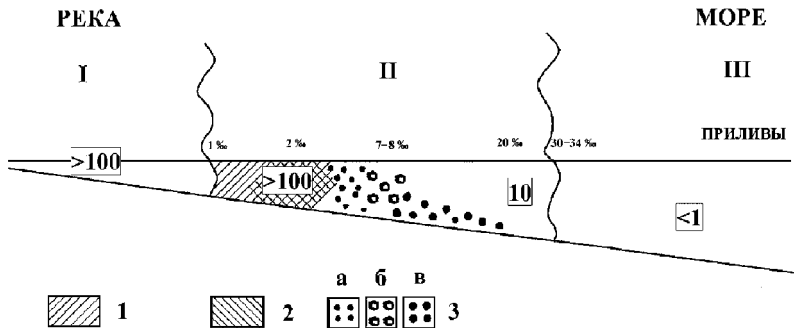


Рис. 20. Схема строения маргинального фильтра океанов (разрез через эстуарий). *I* – пресные воды, *II* – солоноватые воды, *III* – солёные воды. Области высоких концентраций абиогенных сорбентов и биогенного материала на барьере река–море («пробки»): 1 – иловая (коагуляция глинистых материалов); 2 – органо-минеральная (флокуляция растворенного органического вещества, оксигидратов Fe – область массового перехода из растворов во взвесь); 3 – биологическая (массовое развитие фитопланктона, переводящего растворы во взвесь (*а*) и организмов-фильтраторов зоопланктона (*б*); массовое макрофитов (*в*). Типичные концентрации взвеси (мг/л) даны в рамках (по: Лисицин, 1994).

ских веществ гидробионтами. Возможность этого обсуждалась почти в течение всего прошлого века (противостояние позиций А. Пюттера и А. Крога). В наших экспериментах (Комендантов, Хлебович, 1989) поглощение аминокислоты глицина эвригалинными моллюсками *Mytilus edulis*, *Macoma takahokiensis*, *Laternula limicola* и *Corbicula japonica* оказалось солёностно-зависимым процессом, максимальным при солёности выше 10–20 ‰ и практически прекращавшимся около 5 ‰ (рис. 22). Можно полагать, что внекишечное поглощение растворённых органических веществ осуществляется морскими организмами и отсутствует у пресноводных животных.

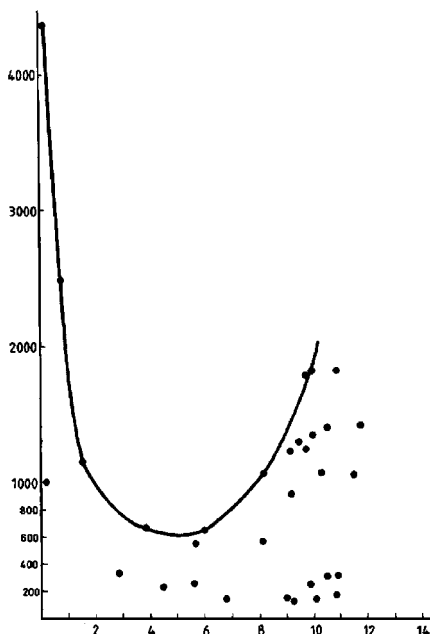


Рис. 21. Зависимость содержания растворённого кремния в водах северного Каспия (август 1981 г.) от солёности — «кривая насыщения» (по: Хлебович и др., 1989). По оси абсцисс — солёность, ‰; по оси ординат — концентрация кремния, мг/м³.

Осмотическая и рапическая составляющие солёности

Е. Пора (Pora, 1939, 1969) обратил внимание на то, что фактор солёности имеет двойственную природу. Суммой растворённых частиц, безотносительно к их природе, он действует как фактор *осмотический*, а спецификой действия отдельных ионов — как фактор *рапический*. В соответствии с нарушением изложенного выше правила постоянства соотношения ионов при солёности ниже 5–8 ‰ нужно признать также нарушения сопряженности осмотического и рапического ниже этих солёностей.

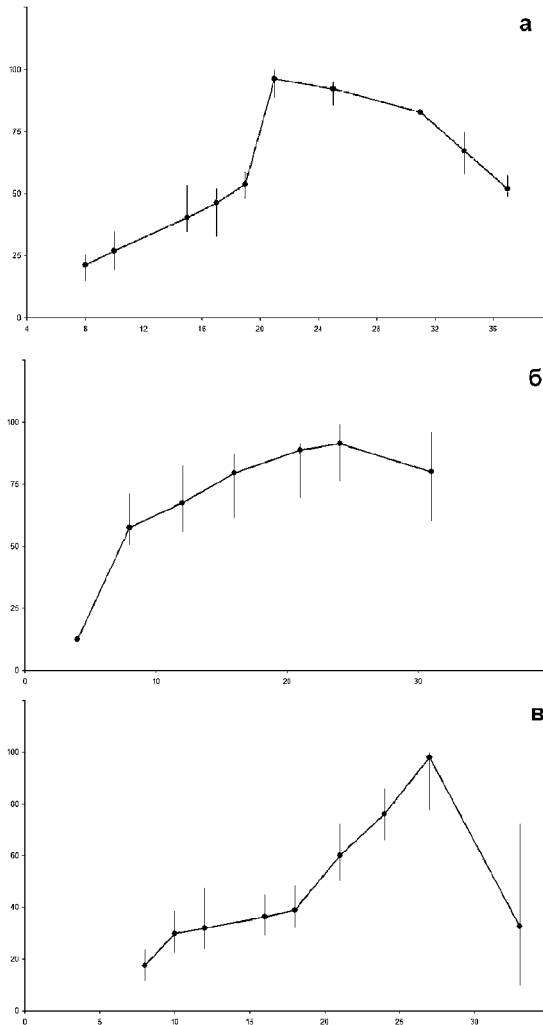


Рис. 22. Интенсивность поглощения глицина морскими эвригалинными моллюсками, акклиматизированными к разной солёности: *а* – беломорские *Mytilus edulis*, *б* – япономорские *Laternula limicola*, *в* – япономорские *Macoma takahoensis* (по: Комендантов, Хлебович, 1989). По оси абсцисс – солёность среды акклиматизации, ‰; по оси ординат – поглощение C^{14} -глицина особью, в импульсах, доли от максимального, %.

Исследования раздельного воздействия осмотического и рапического составляющих морской воды на беломорских беспозвоночных (Хлебович, 1973, 1976) проводили с использованием смесей морской воды с маннитом (многоатомный спирт $C_6H_{14}O_6$; М-182), который применяется в физиологических исследованиях и медицине для поддержания тоничности в связи с тем, что он не включается в метаболизм животных.

Во всех случаях к реальной морской воде солёностью 2, 4, 6, 8 ‰ и т.д. добавлялся маннит до общей концентрации, изомосмотичной морской воде солёностью 24 ‰ (солёность Белого моря). Контролем служила морская вода разной солёности без добавления маннита. Приведенные графики (рис. 23) свидетельствуют о том, что кривые активности моллюсков в опыте и контроле при высоких концентрациях совпадают, однако при низких концентрациях они расходятся – при добавках маннита диапазон здесь шире. Это может свидетельствовать о том, что при высоких солёностях она может действовать как осмотический фактор только при условии, что часть ее осмотического давления определяется именно присутствием солей.

Состав водных фаун в зависимости от солёности

Классификация фаун по солёности совпадает с классификацией вод по солёности и обычно определяется в тех же терминах. Именно по величине солёности различают основные типы водной фауны – пресноводную, солоноватоводную, морскую и пересолённых (гипергалинных) водоемов, причем последние парадоксальным образом имеют пресноводный облик (Хлебович, 1962, рис. 25). Из многочисленных систем классификаций вод и соответствующих им фаун по солёности наиболее популярна венецианская система, принятая международным симпозиумом по классификации солоноватых вод (Venice system, 1959) – табл. 3, рис. 24.

Особое внимание обратите на границу между олиго- и мезогалинными зонами, по существу разделяющую фауны

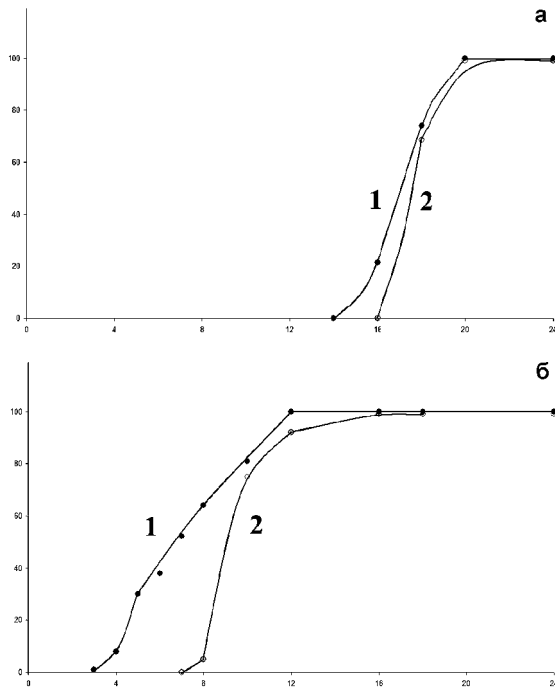


Рис. 23. Активность беломорских моллюсков через 1 ч экспозиции в растворах разной ионной силы, равных по тоничности морской воде солёностью 24‰ (опыт – 1) и в морской воде разной солёности (контроль – 2): а – *Margarites helycinus*, б – *Littorina littorea* (по: Хлебович, 1976). По оси абсцисс – ионная сила смеси морской воды с маннитом, ‰; по оси ординат – доля животных с открытой раковиной, %.

преимущественно пресноводного и преимущественно морского состава.

Исторически первые и наиболее значительные исследования связи состава фауны с величиной солёности были проведены в Балтийском море. Счастливым образом это совпало с уникальностью этого водоема, связанной с отсутствием приливо-отливных течений, относительным постоянством положения изогалин и их значительной разнесённостью в

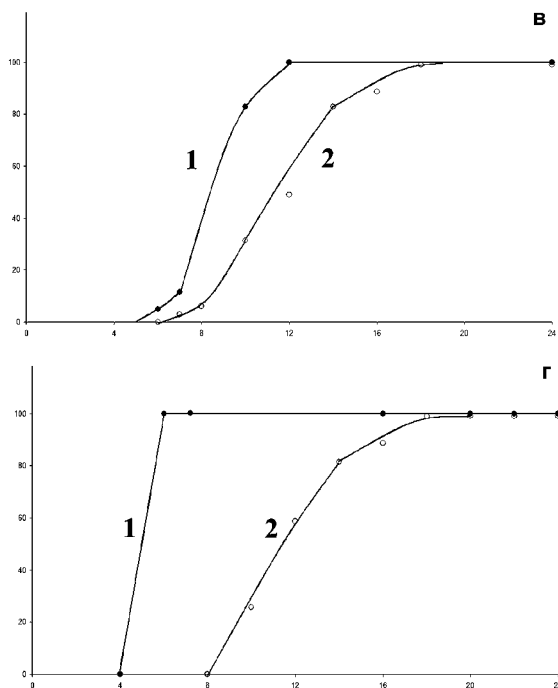


Рис. 23 (продолжение): в – *Littorina obtusata*, г – *Hydrobia ulvae* (по: Хлебович, 1976). По оси абсцисс – ионная сила смеси морской воды с маннитом, ‰; по оси ординат – доля животных с открытой раковиной, %.

пространстве (Ярвекюльг, 1979). Здесь солёностная зависимость самых разных физико-химических и биологических процессов выступает в чистом виде и не искажается, как в различных «типичных» эстуариях, колебаниями солёности, связанными с частотой, высотой и фазой прилива. Подобно тому, как все счастливые семьи счастливы одинаково, а несчастные отклоняются от нормы в самые разные стороны, солёностные зависимости процессов в бесприливных водоемах со стабильным градиентом фактора нужно считать нормой, исходной для понимания процессов в разных приливных эстуариях. В нашем понимании именно в Балтийском море

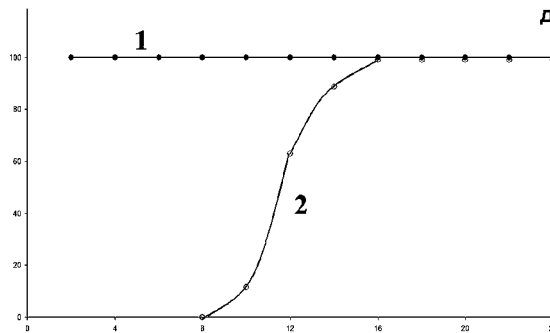


Рис. 23 (продолжение): δ – *Mytilus edulis* (по: Хлебович, 1976). По оси абсцисс – ионная сила смеси морской воды с маннитом, ‰; по оси ординат – доля животных с открытой раковиной, %.

в наиболее чистом виде будут проявляться солёностные границы зон, установленные венецианской системой (см. рис. 24, а). Схема, представленная на рис. 24, б, – это частный случай отдельной приливо-отливной эстуарной системы; она будет меняться в зависимости от высоты и частоты приливов в данном месте. С этим очевидным положением не всегда согласны многочисленные исследователи приливо-отливных эстуариев Эльбы, Сены, Темзы, Чезапикского залива и др. Мне даже был высказан упрёк, почему результаты моих экспериментов оказываются всегда привязанными к фиксированной солёности, а не к её перепадам (Attrill, 2002).

Таблица 3. Венецианская система классификации вод по солёности

Зоны	Солёность, ‰
Гипергалинная	$> \pm 40$
Эвгалинная	$\pm 40 - \pm 30$
Миксогалинная	$(\pm 40) \pm 30 - \pm 0.5$
Миксоэвгалинная	Более ± 30 , но меньше, чем в открытом море
(миксо) полигалинная	$\pm 30 - \pm 18$
(миксо) мезогалинная	$\pm 18 - \pm 5$
(миксо) олигогалинная	$\pm 5 - 0.65$
Лимнетическая (пресноводная)	$< \pm 0.5$

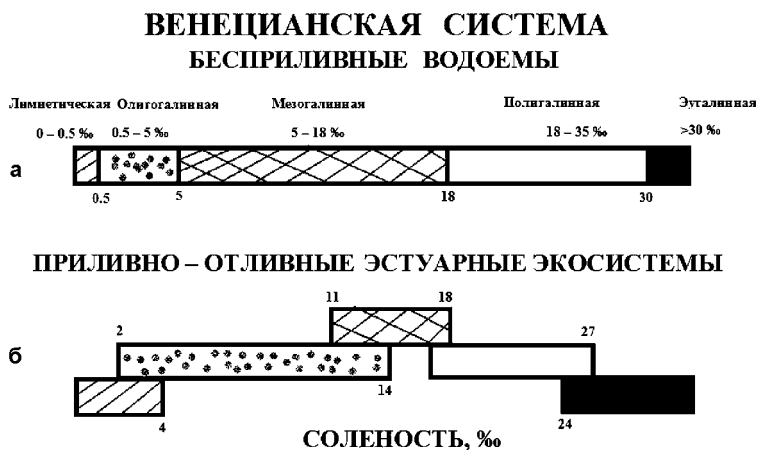


Рис. 24. Сравнение венецианской системы классификации солоноватых вод и биологически обоснованного зонирования вод приливо-отливных эстуариев атлантического побережья Северной Америки (по: Bulger et al., 1993).

Приближенная общая схема состава и распределения основных типов водной фауны представлена на рис. 25. Левая часть графика заимствована у А. Ремане (Remane, 1934), который предложил свою схему для Балтийского моря. Правая часть построена мной (Хлебович, 1962) по списку животных, составленному Хеджпетом (Hedgpeth, 1959) для водоёмов разного типа с солёностью, выше океанической. Для каждого вида списка по литературным данным устанавливали максимальную солёность, которая и отражалась на нашем графике. В целом основу водной фауны составляют пресноводные и морские организмы, обладающие (особенно морские) максимальным эндемизмом таксонов высшего ранга. Очевидно уменьшение числа пресноводных видов по мере увеличения солёности и уменьшения числа морских видов при уменьшении и увеличении солёности за пределы океанической. Солоноватоводных видов в мировой фауне значительно меньше, и уровень их эндемизма, как правило, не превышает семейства. Все они – явно морского или

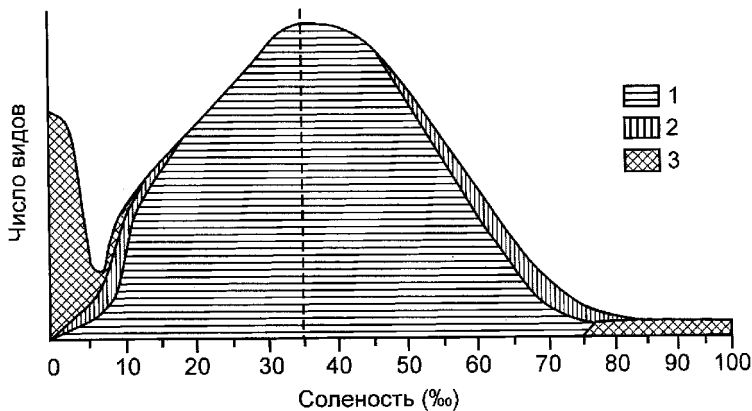


Рис. 25. Состав водной фауны в зависимости от солёности (по: Хлебович, 1962). Левая часть графика взята из Remane, 1934, правая составлена на основе списка видов Hedgpeth, 1959): 1 – морские виды, 2 – солонатоводные виды, 3 – виды пресноводные и гипергалинные пресноводного происхождения.

пресноводного происхождения. Фауна гипергалинных и ультрагалинных водоемов еще беднее, таксономический ранг ее эндемиков еще ниже. Парадокс, но гипергалинная фауна по мере увеличения солёности все более приобретает «пресноводный» облик (виды *Artemia* близки пресноводным жаброногам, *Chironomus salinarius* относится к пресноводному роду и т.д.). Очевидно, необходимая для жизни в гипергалинных условиях гипотоническая регуляция не могла возникнуть из пойкилоسمотического состояния, а произошла из гиперосмотической регуляции путем изменения направления транспорта ионов натрия. Малочисленность и низкий таксономический ранг солонатоводной и гипергалинной (ультрагалинной) фаун можно объяснить геологической эфемерностью водоёмов – первые могут прекращать существование прорывом устьев рек в другое место, вторые – в связи с полным высыханием или, наоборот, прорывом в них морских или пресных вод.

Artenminimum и Horohalinicum

Особенностью графика Ремане (см. левую часть рис. 25) оказывается зона минимума видов (Artenminimum), приходящаяся на узкий диапазон около 5–8 ‰, до которого в сторону повышения солёности доходит минимум пресноводных видов, а в сторону опреснения – минимум морских видов.

Справедливо отмечалось, что схема Ремане, не имея числовых показателей по оси ординат, оказывается по существу интуитивной. Она была легко принята, в частности, благодаря хорошо известным фактам выпадения около 5 ‰ таких ярких представителей морской фауны, как сцифомедузы *Aurelia aurita*, морская звезда *Asterias rubens*, асцидии *Stiella rustica* и т.д. Недавно на основе анализа около 4000 видов зоопланктов Балтийского моря опубликованы конкретные данные о связи их видового разнообразия с солёностью (Telesh et al., 2011) (рис. 26). Неожиданными и противоречащими схеме Ремане оказались данные, показавшие пик численности видов инфузорий около 6 ‰.

К сожалению, в силу трудоёмкости полного сбора данных, мы пока не можем разделить виды всех таксонов (на рисунке) на морских и пресноводных и тем самым определить зону стыка морской и пресноводной фауны. Я по-прежнему полагаю, что зона стыка между морской и пресноводной фаунами (самыми главными типами водной фауны) во всех пойкилогалинных водоёмах с плавным градиентом солёности лежит близко к солёности 5–8 ‰ (Khlebovich, 1969; Хлебович, 1974). Сам факт отсутствия зоны минимума видов, даже если он будет доказан для фауны в целом, не может быть свидетельством отсутствия чёткой и узкой солёностной зоны стыка – дошедшие сюда последними морские и пресноводные виды могут суммироваться. Относительно большое количество пресноводных видов в малосолёных водах, перед резким падением их численности в мезогалинных водах, может быть объяснено обилием экологических ниш и высокой продуктивностью олигогалинных лагун, которых так много в Балтийском море. В таком случае можно

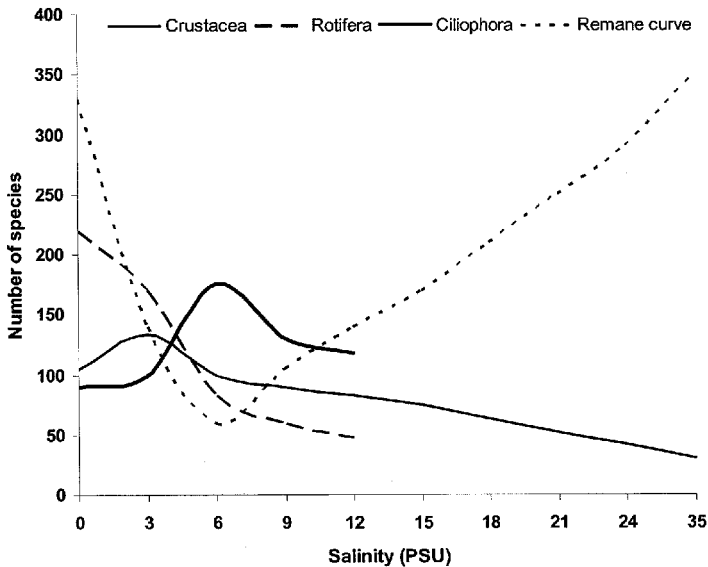


Рис. 26. Связь с солёностью видового разнообразия некоторых таксонов планктона Балтийского моря (по: Telesh et al., 2011). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – число видов.

предполагать что, схема Ремане проявится на конкретных разрезах «река–море», минуя лагуны.

Совпадение зоны стыка морской и пресноводной фауны с отмеченными выше изменениями физико-химических свойств воды дали основание видеть в последних историческую и экологическую причину первой (Khlebovich, 1968, 1969; Хлебович, 1974). Учитывая масштабность этого явления – существования узкой солёностной зоны, разделяющей пресноводную и морскую фауну, а также характер протекающих по обе стороны физико-химических процессов, О. Кинне (Kinne, 1971) удачно предложил называть эту экологическую зону *хорогалинной* (horohalinicum; horeo, греч. – разделяю).

Дитон и Гринберг (Deaton, Greenberg, 1986) подвергли сомнению существование хорогалинной зоны на том

основании, что ход кривых на их графиках солёностной зависимости соотношений Ca/Cl и Ca/Na соответствовал максимальным изменениям не 5–8 ‰, как у Хлебовича (Khlebovich, 1968), а 2 ‰. Однако дело не в том, при какой солёности быстрее идут изменения указанных соотношений, а при какой солёности они начинаются, ибо там, где начинаются эти изменения (со стороны моря), там прекращается действие закона постоянства соотношения ионов Диттмара (см. рис. 12–15). Кроме того, в своих пересчётах табличных данных Дитон и Гринберг допустили систематическую ошибку – они рассчитывали солёность ниже 5–8 ‰ по хлорности, что по задачам самой работы некорректно. В целом представления о хорогалиникуме базируются на комплексе солёностных зависимостей – состава фауны, применимости правила Диттмара, изменений коэффициента активности ионов, коагуляции и осадкообразования и пр.

Укажем, что в замкнутых морях–озерах, Каспийском и Аральском, с их иным, чем в океане, составом солей и где солёность определяется по иным хлорным коэффициентам, хорогалинная зона оказывается более широкой и сдвинутой в сторону высоких солёностей – в Каспийском море она 7–11 ‰, в Аральском – 8–13 ‰. При этом во всех трёх случаях хорогалинная зона характеризуется одинаковой концентрацией ионов натрия (Аладин, 1983). Далее будет ясно, что это обстоятельство может быть объяснено особой ролью ионов натрия в процессах трансмембранных переносов в живой клетке.

Следует отметить, что явление хорогалинной зоны – это экологическая часть более общего явления критической солёности (Хлебович, 1974). Дело в том, что если выразить близкую по соотношению ионов внутреннюю среду организмов (плазму крови, лимфу, гемолимфу, полостную жидкость) с известными оговорками в единицах солёности, то и здесь солёность около 5–8 ‰ оказывается пограничной для течения самых разных физиологических процессов (Хлебович, 1974). Ниже этих солёностей не проникают в сторону пресных вод лишённые осморегуляции типично морские

пойкилоосмотичные животные. Внутренняя солёность большинства пресноводных организмов не бывает ниже 5 ‰ – «правило Бидла» (исключение – *Bivalvia*); эта солёность оказывается пределом жизнеспособности клеток животных. Активность многих клеточных ферментов (в частности, основы активных транспортов – K^+ - Na^+ -АТФазы) резко падает при солёности ниже 5 ‰. Все эти физиологические проявления критической солёности (Хлебович, 1974) своим существованием, безусловно, подкрепляют объективность и масштабность экологического явления хорогалиникума.

Отметим, что группой, являющейся четким исключением из правила Бидла (имеющей «внутреннюю солёность» всего около 2 ‰), являются двустворчатые моллюски (Хлебович, Комендантов, 1986), и именно эта группа была основным объектом исследований Дитона и Гринберга. Вероятно, это обстоятельство послужило одной из причин необоснованных атак этих авторов на весь комплекс проявления хорогалиникума.

В целом, даже если в некоторых случаях (таксоны, регионы) *Artenminimum* не будет выраженным, это не означает отсутствия зоны стыка главных типов водной фауны – морской и пресноводной, и тем более это не дает основания ставить под сомнение комплекс абиотических и биотических проявлений важнейшей экологической и физиологической границы – хорогалиникума.

О некоторых особенностях эстуарных экосистем

В геоморфологическом отношении устьевые районы рек подразделяют на воронковидные эстуарии, многорукавные дельты и широкие лагуны с узким проливом через запирающую реку косу. Если река впадает в море, на пространствах эстуария, лагуны, или в рукавах дельты возникает градиент солёности, в котором происходят те физико-химические и биологические процессы, которые определяют эстуарную экосистему. Очень серьезные преобразования физико-химических и биотических процессов на пути пресных вод

в море происходят уже в олигогалинной зоне (Mc'Lusky, Elliott, 2004), однако истинным ядром эстуарной экосистемы служит солёность около 5–8‰, отвечающая хорогалинной зоне, или зоне критической солёности (Хлебович, 1986; Telesh, Khlebovich, 2010).

Обратите внимание – эстуарная экосистема может развиваться в градиенте солёности не только на пространствах эстуария, но и в лагунах и рукавах дельты, но нельзя говорить об эстуарной экосистеме, когда река через эстуарий впадает не в море, а в озеро. Подчеркнем: эстуарий и эстуарная экосистема – не синонимы.

Важнейшей характеристикой эстуарной экосистемы нужно признать динамику её ядра – хорогалинной зоны. Эта зона может перемещаться как в режиме приливов-отливов, так и по сезонам (эстуарные экосистемы муссонного климата, осенние нагоны морской воды в Клайпедский пролив Куршского залива).

Даже в наиболее стабильных бесприливных эстуарных экосистемах постоянному стоку пресной воды в море сопутствует придонный противоток относительно солёной воды. Это малозаметное, но постоянно существующее явление используется организмами для адаптивных горизонтальных перемещений путем выхода из глубины к поверхности или наоборот. В 1966 г. на организованном С.А. Милейковским и О. Кинне симпозиуме по экологии морских личинок (в рамках Международного океанографического конгресса, Москва) я предложил умозрительную схему, объясняющую стабильность поселения устрицы *Crassostrea virginica* в определённых зонах эстуарной экосистемы. Сама эстуарная экосистема может быть уподоблена наклонной плоскости, по которой основная масса воды движется вниз в сторону моря при некотором придонном противотоке. В опреснённом верховье пойкилосмотические устрицы жить не могут. В условиях полносолёного моря они не живут, очевидно, из-за хищничества морских звёзд. Если бы размножение происходило бы беспорядочно, популяция бы постепенно сместилась бы в сторону моря и погибла. Стабильность положения

популяции предположительно могла бы поддерживаться расчётливой циркуляцией личинок (вид яйцеживородящий) с их метаморфозом у дна. Эта картина была подтверждена для этого вида спустя 30 лет (Dame, Allen, 1996) (рис. 27). Сейчас такие схемы опубликованы для многих обитателей эстуарных экосистем, включая промысловых ракообразных и рыб, и они очень помогают понять судьбу разных стадий их развития в сложных условиях эстуарных экосистем.

Об эволюции солёностных отношений животных

Основные предпосылки становления первых животных организмов и соответствующей нынешнему состоянию солёности Мирового океана осуществлялись почти одновременно под действием одного фактора – нарастания в среде кислорода как результата фотосинтеза синезеленых. Кислород окончательно создал современное соотношение ионов морской воды (в частности, окислив сульфиды до сульфатов) и дал толчок эволюции дышащих им организмов, поэтому можно исходить из того, что с начала палеозоя показатели солёности Мирового океана были близки современным (Вернадский, 1933; Виноградов, 1967). При этом всегда в океаны текли реки, в заливах аридных зон вода испарялась, и таким образом существовал широкий градиент солёности. Первыми возникли морские пойкилосмотические животные, не способные выйти за пределы хорогалинной зоны. Их потомки смогли породить пресноводные организмы, только приобретя гиперосмотическую регуляцию и гарантированную внутреннюю солёность не менее 5 ‰ (у *Bivalvia* – 2 ‰). Внутренняя солёность чуть выше 5–8 ‰ оказалась настолько выгодной, что её сохранили вернувшиеся в море потомки пресноводных организмов, хотя, казалось бы, энергетически было бы выгодней вернуться к пойкилоосмотичному состоянию (к таким относятся морские *Teleostei*, креветки *Palaemonidae*, кладоцеры *Podonidae*, некоторые *Ostracoda*).

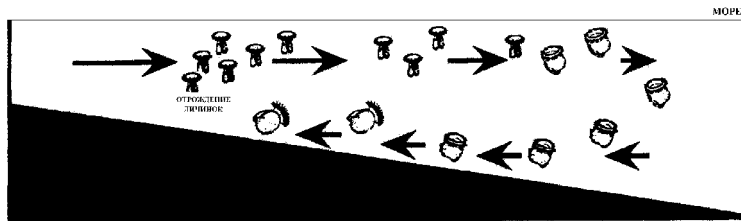


Рис. 27. Размножение устрицы *Crassostrea virginica* на «наклонной плоскости» эстуарной экосистемы (по: Dame, Allen, 1996).

Мы полагаем, что сам факт гипотонической регуляции у морских организмов можно считать свидетельством их пресноводного происхождения (Хлебович, Аладин, 2010).

Для существования в пресных водах животные, помимо гиперосмотической регуляции, должны были приобрести репродуктивные адаптации. Таковыми являются не проникаемые для воды оболочки оплодотворения, эмбрионизация (в пресной воде почти нет животных со свободной личинкой), внутреннее оплодотворение, развитие в марзупиях, паразитирование личинки в соленой внутренней среде хозяина (глохидии унионид). Описаны «физиологически пресноводные животные морского происхождения» (Хлебович, Комендантов, 1985), которые благодаря гиперосмотической регуляции могут жить во взрослом состоянии неопределенно долго в пресной воде, но для размножения и личиночного развития они хотя бы на краткое время нуждаются в воде солёностью выше 5–8 ‰. Таких видов, до конца не решивших проблемы полного освоения пресных вод, много на морских побережьях муссонного климата с их сезонными колебаниями солёности.

Кроме пойкилоосмотических беспозвоночных, внутренняя солёность которых всегда оказывается практически равной внешней, в морской эугалинной фауне имеются организмы с постоянной внутренней солёностью, примерно отвечающей таковой пресноводных организмов, которая дополняется до изоосмотичного внешней среде состояния

соответствующим количеством органических веществ, обычно мочевины – Elasmobranchia, лягушка-крабоед *Rana cancrivora*. Этих животных следует также считать вторично морскими, произошедшими из пресноводных (Хлебович, Аладин, 2010).

Наземные животные (во всяком случае, те, которые произошли от пресноводных), сохраняют полученный от предков уровень внутренней солености чуть меньше критической (во время Второй Мировой войны в госпиталях Ленинграда и военно-морских сил Великобритании в качестве кровезаменителя использовали морскую воду солёностью 9‰).

Солёностные потребности эндопаразитических животных обычно аналогичны таковым морских пойкилосмотических (Хлебович, 1974).

Наиболее общий вывод из всего изложенного – критическая соленость внешней среды морских организмов и внутренняя соленость пресноводных животных около 5–8‰ универсальна, и смысл всех видов осморегуляции – в обеспечении клеток и тканей внутренней соленостью не ниже критической, с оптимальными значениями чуть выше критической (исключения – пресноводные двустворки – см.: Хлебович, Комендантов, 1986).

Представления о солёностных зависимостях состава фаун и физиологии осморегуляции могут быть увязаны с разрабатываемой в последние годы теорией Ю.В. Наточина (Наточин, 2005, 2007; Наточин, Ахмедов, 2005) о происхождении жизни в калиевой среде, поскольку только в ней возможно нативное состояние нуклеиновых кислот. С нарастанием (в далёком прошлом) в среде концентрации натрия возникла необходимость его откачки через протомембрану. Этой цели служил калий-натриевый насос ($K^+-Na^+-ATФазa$). Затем $K^+-Na^+-ATФазa$ приобрела массу других функций, и в клетках современных животных почти все трансмембранные переносы происходят с её участием. Подобно в свое время кислороду, натрий из яда превратился в условие жизни, и его минимальная концентрация вокруг клетки должна соответствовать солености не ниже примерно 5‰.

От экологии пойкилоосмотиков к медицинской физиологии

Концепция критической солёности, говорящая о барьерной роли солёности 5–8 ‰ как во внешней, так и во внутренней среде, тем самым оказывается в центре проблем как экологии, так и физиологии. Исторически почти все важнейшие открытия в физиологии имеют отношение к медицинским проблемам, решаемым на высших позвоночных, включая человека, – учение о внутренней среде, формах иммунитета, активном транспорте, пищеварении, роли нервной системы и др. По моему глубокому убеждению, практически все эти явления обязаны своим происхождением прямым экологическим адаптациям морских пойкилоосмотических животных – предков всех остальных.

Только в морской среде вокруг и внутри организмов концентрация ионов натрия достаточна для обеспечения деятельности K^+Na^+ АТФазы. Только на основе многократно усиленного этого механизма, изначально присущего каждой клетке, возникла гипертоническая регуляция, обеспечивавшая проникновение животных в пресные воды и осмотический (солёностный) гомеостаз, в том числе и высших позвоночных.

По современным взглядам первичными формами нервной системы считаются нейроэксреторные клетки (НЭК), выделяющие в жидкости организма высокомолекулярные белковые продукты сигнального значения. Отмечается при этом, что по происхождению НЭК близки эпителиям, осуществляющим контакт с внешней средой (Поленов, Кулаковский, 1993; Гарлов и др., 2005).

Интересное явление было описано Лёбом для сцифомедузы *Chrysaora quinquecirrha* (Loeb, 1974; Loeb, Hayes, 1981). Полипоидная стадия этого вида весной приступает к стробиляции – образованию «заготовок» будущих медузок, которые должны будут приступить к самостоятельному плаванию, когда в планктоне будет достаточно пищи. Для особей, обитающих в верхнем, более прогреваемом слое,

сигналом начала стробилиации служит повышение температуры. У особей, начавших первыми стробилировать, часть клеток поверхностного эпителия начинает секретировать во внешнюю среду высокомолекулярный белок, молекулы которого достигают рецепторов особей из нижележащих, еще холодных слоев воды и служат сигналом их стробилиации. Это, – безусловно, экологическая адаптация, подготавливающая особей через внешнюю среду к будущим оптимальным для медузоидного поколения температурам. Тот факт, что многие белки коагулируют в пресной воде и сохраняют «нормальную» структуру в воде морской, делают именно морскую воду пригодной для передачи сигналов белковой природы в такой же мере, как это происходит с многообразием гуморальных элементов в нашей внутренней среде.

Последние годы внимание исследователей привлекли функции активных форм кислорода (АФК) как обязательно-го продукта общего метаболизма, имеющего разнообразные вредные последствия. Затем на макрофагах (белых кровяных клетках позвоночных) было показано, что эти клетки, загружаясь поглощенными вредными бактериями, изолируют их в полостях и уничтожают (иногда вместе с собой), активно выделяя АФК, часто в форме перекиси водорода. Предполагалось, что такая иммунная реакция характерна для специализированных клеток внутренней среды позвоночных, и хотя позже подобный механизм был обнаружен в их ротовой полости и половых путях, он по-прежнему считался приобретением внутренней среды позвоночных. Ю.А. Лабас и соавторы (2006) показали, что не прикрытые хитиновыми и известковыми образованиями эпителиальные поверхности всех морских беспозвоночных буквально покрыты облаком АФК, специально генерируемых в целях защиты от внешних атак бактерий. Эти же авторы обратили внимание на роль процесса генерации АФК в экологических процессах – основная масса бактерий может нападать только на мёртвые организмы, что ускоряет их разложение и общий биологический круговорот веществ.

4. Соотношение разных форм фенотипических адаптаций

Описанная нами (Комендантов, Хлебович, 1989) солёностная зависимость внекишечного поглощения глицина, как нам кажется, должна прекратить почти вековой спор сторонников А. Пюттера, с одной стороны, и А. Крога, с другой, о вероятности этого процесса – он, очевидно, возможен в морской воде и невозможен (или ограничен) в воде пресной, и первичной здесь нужно считать ситуацию в морской воде. Видимо, механизмы поглощения мономеров покровными эпителиями предшествовали оформившемуся позже процессу поглощения их в пищеварительном тракте.

Первичность описанных выше процессов в покровных эпителиях морских пойкиломотических организмов по отношению к таковым во внутренней среде высших животных, включая человека, делает их исследования в методическом отношении весьма перспективными. Возможно, к решению вопросов медико-биологического характера в ряде случаев будет легче подойти не в клиниках, а в морских аквариальных.

3. ВИДЫ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ

Фенотипические адаптации, или адаптации особи, включаются, когда величина внешнего воздействия превысит некий порог. Можно выделить следующие виды фенотипических адаптаций – поведенческие реакции, физиологические регуляции, акклимации, дискретные адаптивные нормы, синтез белков теплового шока и сезонные адаптации (анабиоз, диапауза, миграции). Эти формы адаптации особи могут проявляться по отдельности или последовательно в зависимости от лежащих за ними механизмов, а также от времени и силы воздействия фактора.

3.1. ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

При изменении среды возникает градиент соответствующего фактора. При достижении пороговых доз организм начинает искать более комфортную среду и перемещается туда, либо пытается изолироваться от воздействия.

Таксисы, или движение по градиенту фактора, – уход, убежание от отрицательного действия в зону оптимальной дозы фактора. Оптимальные условия определяют по устойчивому скоплению особей (зона преферендума). Самый простой прибор для определения термопреферендума (мостик Хертера) представляет собой длинный медный жёлоб, один конец которого охлаждается, а другой – нагревается. Мы (Хлебович, Львова, 1974) для определения галопреферендума литоральных беспозвоночных применили низкий цилиндр с центральной сухой стартовой площадкой и секторами, заполненными водой разной солёности.

Следует подчеркнуть, что преферендум будет зависеть от того, к какой дозе фактора и полностью ли были акклимированы (см. ниже) особи накануне эксперимента. Имеющиеся случаи выбора животными доз, явно не соответствующих представлениям об оптимуме (Кауфман, 1995), я объяснял незавершенностью происходящей при этом акклимации (Хлебович, 2002а).

Таксисы проявляются как практически мгновенные реакции на основе оперативной деятельности нервной системы у многоклеточных или других возбудимых структур (например, у жгутиконосцев и инфузорий).

Изолирующим рефлексом (Гинецинский, 1963) характеризуются некоторые двустворчатые моллюски, обладающие крышечкой брюхоногие моллюски, ракушковые и усногие ракообразные. В ответ на измененную солёность воды (или сигналы от хищника) эти организмы могут смыкать створки, изолируя свою мантийную среду. На литорали Белого моря у устьев ручьев это происходит с мидиями каждый отлив, когда моллюски до следующего прилива оказываются в пресной воде. Как показали опыты (рис. 28), некоторые литоральные организмы могут жить в пресной воде днями, сохраняя между створок высокую солёность. Само название этого типа поведения особей свидетельствует об оперативной деятельности нервной системы в ответ на раздражение контактирующих с внешней средой рецепторов.

Долговременным привыканием было названо постепенно затухающее во времени отдергивание части тела животного в ответ на повторяющиеся локальные воздействия небольшой силы. На механическое прикосновение к ноге гастропода *Aplysia* сначала каждый раз реагировала отдергиванием этой части тела, но постепенно, при последующих прикосновениях, реакция исчезала. Кендел (Kendel, 1976) показал, что такое изменение поведения моллюска сопровождается перестройками синтеза белков в синапсах, происходящих на основе изменения активности генов. Это исследование легло в основу цикла работ, получивших Нобелевскую премию 2000 г. Мною (Хлебович, 2002б) было обращено внимание

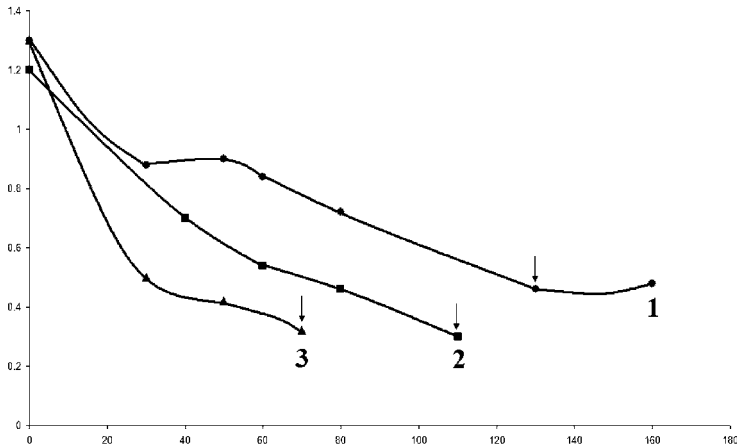


Рис. 28. Динамика изменения осмотической концентрации внутрираковинных и мантийных жидкостей беломорских литоральных беспозвоночных, помещенных в пресную воду (по: Хлебович, 1974): 1 – *Balanus balanoides*, 2 – *Mya arenaria*, 3 – *Macoma baltica*. По оси абсцисс – время, ч; по оси ординат – депрессия (температура замерзания внутри раковинных и мантийных жидкостей), – °C.

на то, что долговременное привыкание по механизмам (регуляция активности генов) и времени реализации (около 2 недель) сходно с акклимацией и может считаться её частным случаем

3.2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Физиологическая регуляция внутренней среды организмов – центральный раздел физиологии. Впервые концепцию внутренней среды организма и её постоянства сформулировал в 1878 г. великий французский физиолог К. Бернар: «Эта внутренняя среда никогда не изменяется, атмосферные колебания не могут проникнуть за ее пределы, и потому можно с полным правом утверждать, что физиологические условия среды у высших животных неизменны. <...> Организм как бы укрыт в своего рода оранжерее. Не-

прерывные изменения внешних условий не достигают его, он не подвержен этим условиям, он остается свободным и независимым. <...> Все физиологические механизмы, сколь бы различны они ни были, имеют только одну цель – сохранение постоянства условий жизни во внутренней фазе» (перевод А.Г. Гинецинского, 1963).

Именно это, описанное Бернаром постоянство внутренней среды организмов животных, позволяющее им активно существовать при широких колебаниях среды внешней, американский физиолог У. Кеннон предложил в 1929 г. называть *гомеостазом* (окончательно термин утвердился в 1932 г., когда была опубликована книга Кеннона «Мудрость тела») (Cannon, 1932).

В наши дни это понятие часто распространяют и на другие этажи биологической целостности – клетки, популяции, экосистемы и т.д.; мы же ограничимся рассмотрением гомеостаза на уровне организма. И Бернар, и Кеннон писали о постоянстве внутренней среды только высших организмов, прежде всего позвоночных и (особенно) человека. Это и понятно: в природе существуют животные, у которых некоторые виды гомеостаза вообще отсутствуют или слабо выражены. Известный эволюционист Б.М. Медников (1973) считал становление и совершенствование гомеостаза важнейшим путем прогрессивной эволюции. Действительно, способность организмов к гомеостазу – величайшее эволюционное приобретение, позволившее животным освоить новые, ранее не доступные им среды и пространства, что стало возможным благодаря выработке соответствующих, весьма сложных механизмов. К примеру, только терморегуляция позволила животным освоить приполярные области, а в умеренном климате оставаться активными даже суровой зимой и холодными ночами. Благодаря «осморегуляции» (значение кавычек поясню чуть позже – В.Х.) многие животные, занявшие различные ветви эволюционного древа, смогли проникнуть из морей в пресные воды с их низкой минерализацией. При этом гомеостаз мог выработаться по отношению к одному фактору среды и не проявиться – к

другому. Так, организм может быть гомойосмотическим, т.е. поддерживать гомеостаз по отношению к осмотическому фактору (как большинство пресноводных организмов), и быть при этом пойкилотермным, т.е. имеющим ту же температуру, что и окружающая их среда (этим характеризуются холоднокровные животные – рыбы, раки, амфибии).

Есть основания полагать, что гомеостатические реакции могли возникать независимо в разное время и в разных группах. Но тогда хотелось бы знать, на каких именно уровнях в разных независимо произошедших группах поддерживается постоянство внутренней среды по тому или иному фактору? Иными словами, какой параметр фактора избирает природа, чтобы далее поддерживать его постоянство?

Рассмотрим ситуации с факторами, регуляция которых организмами привлекает внимание исследователей чаще других, – температурой, осмотическим давлением и концентрацией водородных ионов (pH).

Терморегуляция

Терморегуляция возникла в эволюции довольно поздно – она характерна только для птиц и млекопитающих. Благодаря приобретенной теплокровности звери и птицы (в сравнении с их холоднокровными предками) стали более независимы от температуры внешней среды. Ни один из процветавших в тепличных условиях мелового периода динозавров, бывших хозяев Земли, сегодняшних морозов не выдержал бы, да и при нуле он бы тоже не выжил.

Два класса высших позвоночных (птицы и млекопитающие) сформировались независимо друг от друга и, очевидно, столь же независимо выработали способность регулировать температуру тела. При этом «избрали» они в качестве оптимальной практически одинаковую температуру – около 37–40 °С (Зотин, Зотин, 1999; Дольник, 2003). Случайно ли?

Любопытно, что примерно до тех же значений температуры разогреваются в полёте (или перед ним) мышцы некоторых насекомых, и эти же значения оказываются

верхним температурным пределом для жизнедеятельности рыб, а также для сперматозоидов других самых разных холоднокровных животных. Не распространяется это лишь на обитателей гидротермальных вод, живущих при специфических условиях температуры, газового режима и давления на дне моря. Для прочих организмов, населяющих «типичные» биотопы Земли, это заключение, судя по всему, справедливо.

По мнению В.Р. Дольника (2003) «избранная» птицами и млекопитающими температура *«очень опасна, так как близка к летальной, приводящей к денатурации белков (43 °C у млекопитающих и 4 °C у птиц)»*. Эту близость температуры тела теплокровных животных к критическим значениям их организменной термоустойчивости пытались объяснить разными причинами. Наиболее правдоподобным выглядело объяснение «завышенной» температуры тела птиц и млекопитающих энергетическими преимуществами физиологии нагрева их тел по сравнению с охлаждением (Дольник, 2003). Действительно, нагрев тела, который происходит за счет усиления обменных процессов или произвольной и непроизвольной активности мышц (дрожь, тонического сокращения), оказывается энергетически выгоднее охлаждения, осуществляемого испарением воды при дыхании или с поверхности кожи. Казалось бы, именно поэтому теплокровные и «избрали» в качестве постоянной температуру, самую высокую из возможных, – чуть ниже тепловой смерти. Однако анализ других видов гомеостаза (*о которых пойдет речь ниже – В.Х.*) не позволяет объяснить избранный уровень температуры тела теплокровных только энергетическими преимуществами теплопродукции перед тратами на охлаждение.

Осморегуляция

Существующие около полутора веков термин и понятие «осморегуляция» не совсем корректны. Дело в том, что осмотическое давление (тоничность) определяется только

количеством частиц, растворенных в объеме жидкости, независимо от их природы. Однако для функционирования организма далеко не безразлично, какие именно частицы растворены во внешней (вода) или внутренней (плазма крови, целомическая жидкость, лимфа, гемолимфа) средах. Как правило, обитающие в море организмы, как и клетки пресноводных животных, нуждаются в некотором количестве определенного набора солей, весьма близкого морской воде по соотношению ионов. Одно из ярких доказательств этого – сходство по составу и концентрации ионов морской воды и различных физиологических растворов, используемых в качестве заменителей плазмы крови («растворов Рингера»). Это сходство дало основание ввести термин «солёность внутренней среды», выражая её в принятых в океанологии единицах – в граммах солей в литре воды (промилле, ‰ – Хлебович, 1974).

В отношении осмотической регуляции у животных могут быть только три состояния – отсутствие регуляции (пойкилоосмотическое состояние), гипотоническая (= гипоосмотическая) регуляция и гипертоническая (= гиперосмотическая) регуляция. При этом в разных группах в зависимости от величины солёности среды могут проявляться различные сочетания их состояний осморегуляции. Практически все эти формы осморегуляторных способностей обнаружены Н.В. Аладиным (1996) у Ostracoda и Brachiopoda. Особенно интересны случаи амфиосмотичности – способности одного и того же организма в зависимости от внешней солёности иметь разные типы осморегуляции (рис. 29).

Доля осмотического давления, создаваемого во внутренней среде органическими веществами – сахарами, аминокислотами, белками (*так называемая онкотическая компонента тоничности*), обычно очень мала. Однако у некоторых вторично-морских позвоночных (пластиножаберных рыб и немногих видов амфибий) тоничность плазмы крови, солёность которой около 10–15 ‰, повышается до изоосмотичного морской среде состояния за счет накопления соответствующего количества мочевины.

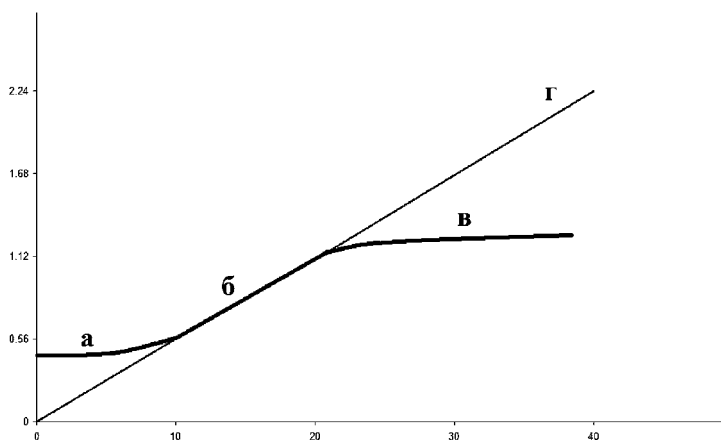


Рис. 29. Амфиосмотичность у некоторых австралийских *Ostracoda*: *а* – гиперосмотическая регуляция, *б* – пойколоосмотическое состояние, *в* – гипоосмотическая регуляция, *г* – изоосмотическая линия (по: Аладин, 1996). По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – депрессия (температура замерзания гемолимфы), °С.

Первичные животные, очевидно, появились при солёности выше 5–8 ‰, но ниже современной океанической (рис. 30). Произшедшие от них организмы без внутренней среды (нет полостных жидкостей, крови, лимфы и гемолимфы, как у современных турбеллярий) вышли в пресные воды, а также заняли морские со всем спектром солёности. Кроме них, давно существуют пойколоосмотические организмы с выраженной внутренней средой (например, иглокожие, морские моллюски, большинство ракообразных). Некоторые из этих животных, только приобретая гиперосмотическую регуляцию, смогли освоить пресные воды с солёностью ниже критической (пресноводные раки, моллюски, рыбы и др.). Гиперосмотические пресноводные, сохранив характерные для них значения внутренней солёности, дали начало многим наземным и вторично морским животным. Большинство вторично-морских при этом стали гипоосмотическими (морские рыбы, креветки-палемониды), остальные – морскими

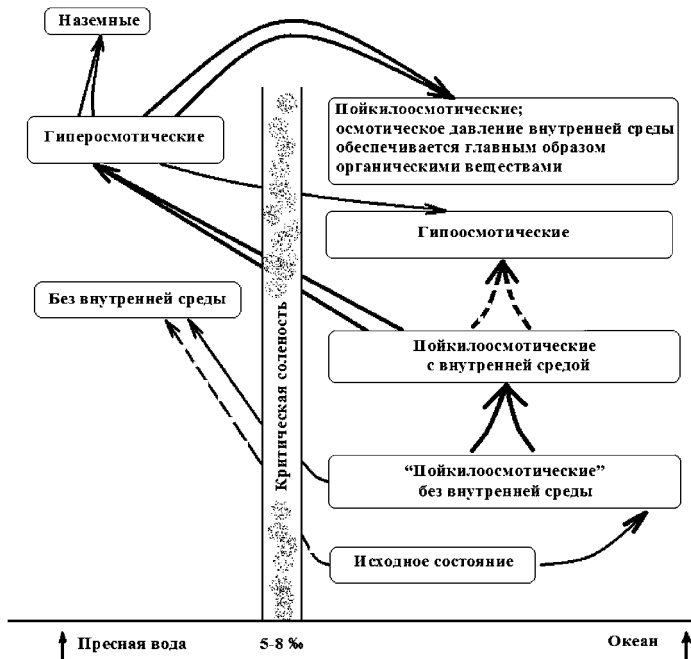


Рис. 30. Основные пути эволюции соленосных отношений животных (по: Хлебович, 1974).

пойкилоосмотическими, которые способны повышать то-
ничность внутренней среды за счет образования в крови
мочевины.

Выше отмечалось, что следует рассматривать солёность
внешней среды как сочетание двух факторов – осмотическо-
го, определяемого общим количеством растворённых частиц,
и рапического, обусловленного совместным специфическим
действием растворённых ионов. Результаты наших экспери-
ментов показали, что для нормальных реакций всем иссле-
дованным беломорским организмам, взятым из солёности
около 25‰, обычно требуется содержание в среде морских
солей в среде не менее 5‰, и только после этого они могут
реагировать на добавленный маннит как на осмотический
фактор (Хлебович, 1973).

В целом, когда речь идет об осморегуляции, чаще всего имеется в виду поддержание величин внутренней солености выше критической. Или, иными словами, осморегуляция осуществляется прежде всего механизмами ионорегуляции.

Отсутствие осморегуляции (пойкилоосмотическое состояние) характерно для большинства морских беспозвоночных, причем это состояние сохраняется в довольно большом диапазоне солёности внешней среды – от 34,5‰ (океанические воды) до 5–8‰, очень редко (*Bivalvia*) до 2–3‰. Ниже этого предела вплоть до пресных вод существование организмов возможно лишь за счет работы механизмов гиперосмотической регуляции, «следящей» за тем, чтобы внутренняя солёность вокруг клеток и тканей не опускалась ниже 5–8‰ (Хлебович, 1974).

Выработанный для жизни в пресных водах уровень внутренней солёности чуть выше 5-8 ‰ сохранился у вышедших на сушу потомков пресноводных организмов разных групп. У человека, например, солёность плазмы крови – около 9–10 ‰. Морскую воду, разведённую до этих значений солёности, медики использовали во время Второй Мировой войны в качестве дешевого кровезаменителя.

Уровень внутренней солености, выработанный в пресных водах, оказался в чем-то настолько выгодным, что его сохранили потомки пресноводных животных, вновь вернувшиеся в море. У таких организмов (костных рыб, креветок-палемонид, ветвистоусых рачков *Evadne* и *Podon*) в море осуществляется гипоосмотическая регуляция – у них работают механизмы, снижающие внутреннюю солёность. Это достигается постоянным питьем морской воды и выведением наружу значительной части содержащихся в ней солей специальными клетками покровов или жабр. При солёности внешней среды, близкой к океанической, солёность плазмы крови таких организмов часто оказывается примерно в 3 раза меньшей. Именно поэтому французский врач и путешественник Ален Бомбар, переплывший Атлантический океан на надувной лодке, использовал для питья сок, выдавленный из пойманных рыб.

Таким образом, уровень гомойосмии как у гиперосмотических пресноводных, так у гипоосмотических морских примерно одинаков и определяется внутренней солёностью обычно не ниже 5–8 ‰, но близкой этому пределу. При этом замечу, что осмотический гомеостаз вырабатывался у животных разных таксонов (кольчатых червей, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, различных отрядов ракообразных, рыб и др.), переместившихся из моря в пресные воды, независимо друг от друга.

Очевидно, нижний предел внутренней солёности так же, как верхний предел температурного гомеостаза, тоже располагается очень близко к границе устойчивости белковых комплексов. Об этом можно судить по резкому увеличению оптической плотности тканевых вытяжек разных пресноводных и морских организмов в морской воде солёностью ниже 5–8 ‰ (Хлебович, 1966 – рис. 31).

Регуляция рН

Здесь лучше всего процитировать монографию Г.А. Виноградова (2000): *«Анализ собственных и литературных данных позволяет считать, что у абсолютного большинства различных в таксономическом отношении групп солоноватоводных и пресноводных животных величина рН внутренней среды находится в пределах 7.4–8.0 и фактически не зависит от концентрации водородных ионов во внешней среде»* (с.193). Можно утверждать, что и кровь морских и наземных организмов имеет близкие этому значения рН (у человека в норме 7.35–7.45). Судя же по широкому распространению в животном мире, гомеостаз концентрации водородных ионов очень древний. Поддерживается он бикарбонатным буфером: при высоких значениях рН угольная кислота выделяется через органы дыхания, бикарбонат – почками.

Нельзя не заметить, что слабощелочная реакция внутренней среды животных также близка к критическому значению – при рН ниже 7.0 среда становится качественно иной, кислой.

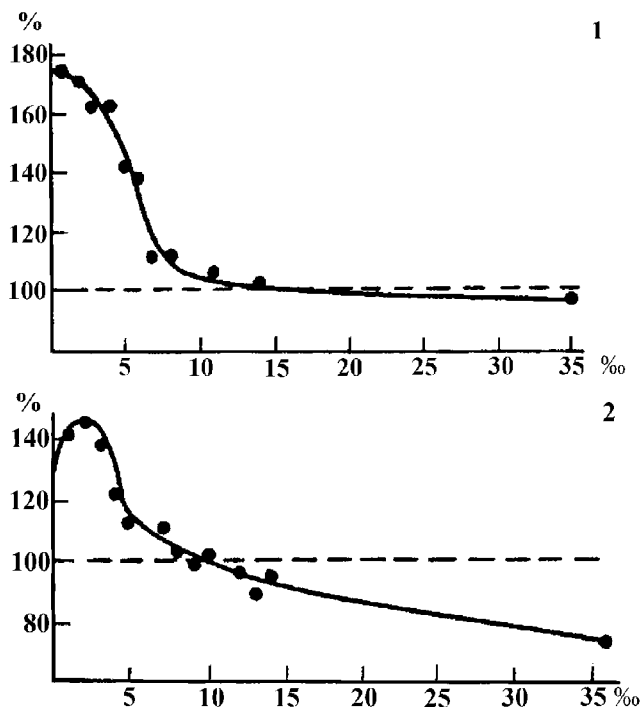


Рис. 31. Зависимость оптической плотности тканевых вытяжек некоторых пресноводных животных от солёности среды (по: Хлебович, 1974): 1 – гепатопанкреас *Astacus astacus*, 2 – печень *Gasteroateus axuleatus*. По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – относительная оптическая плотность, % к контролю.

В юбилейном сборнике докладов, посвященном 200-летию Московского общества испытателей природы, опубликовано единственное научное сообщение лауреата конкурса студенческих работ – Д.А. Суплатова (2005), тогда четверокурсника МГУ. На примере бактериальных пенициллинацилаз он отметил, что этот фермент стабилен при нейтральной величине рН, а при подщелачивании или подкислении начинается диссоциация его молекулы. Очевидно, такие ка-

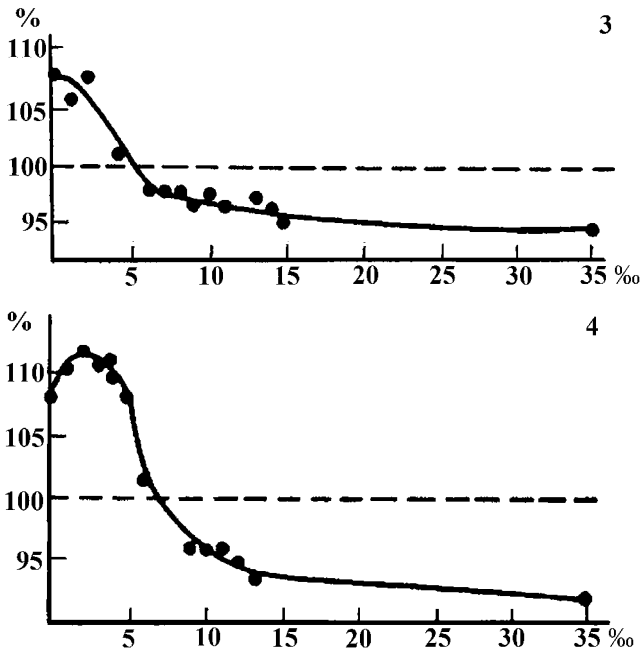


Рис. 31 (продолжение): 3 – жабры и мантия *Unio pictorum*, 4 – кожно-мускульный мешок *Naemopsis sanguisuga*. По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – относительная оптическая плотность, % к контролю.

чественные изменения состояния характерны и для многих белков других организмов.

Общие принципы гомеостаза

Избранные организмами разных таксономических групп уровни регулирования температуры и внутренней солёности оказались близки границам устойчивости белковых комплексов, а уровень регулирования pH жидкостей внутренней среды, находясь в слабощелочной зоне, оказывается совсем рядом с нейтральной точкой, за которой среда становится кислой.

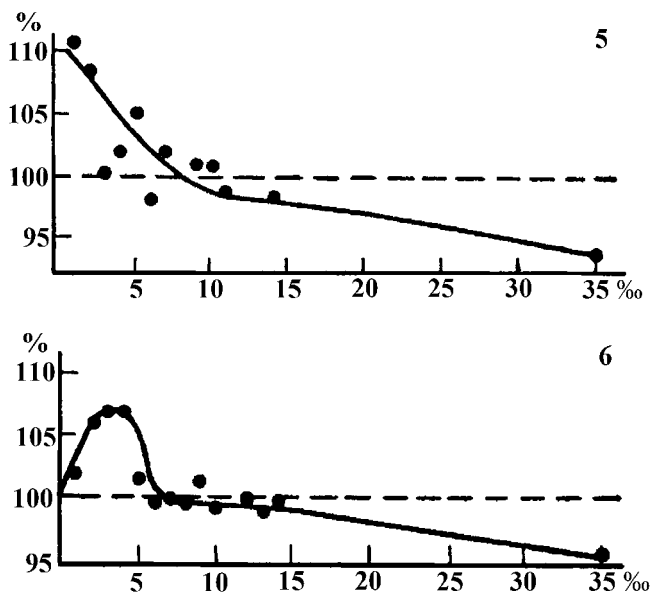


Рис. 31 (продолжение): 5 – тотально *Spongilla lacustris*, 6 – печень *Viviparus contectus*. По оси абсцисс – солёность, ‰; по оси ординат – относительная оптическая плотность, % к контролю.

Очевидно, есть какие-то преимущества регулирования биологическими процессами термо-, ионорегуляции и регуляции концентрации водородных ионов вблизи границ устойчивости белковых комплексов (Хлебович, 2005, 2007). Именно у этой опасной черты, но заведомо не переходя ее, оказываются оптимальными биологические процессы во внутренней среде организмов. Не частные ли это проявления общего принципа преимуществ регулирования вблизи критических точек?

По утверждению В.И. Полежаева и Е.Б. Соболевой (2003), резкие изменения свойств веществ вблизи критических точек могут быть вызваны минимальными воздействиями. Вспомним также управляемые ядерные реакции распада или синтеза. Создаваемые в реакторе условия выделения

полезной энергии можно рассматривать как своего рода предвзрыв. Они очень близки к тому, что может привести к взрыву, но делается все, чтобы этот взрыв не произошел. Только вблизи критической точки, не переходя ее, процессом можно управлять (например, в случае реакций распада – перемещением стержней). В теории управления функциональных систем сформулировано правило: *«Чем ближе реальное возмущающее воздействие приближается к детерминированным процессам, тем меньше мощность управления, требуемая для обеспечения устойчивости»* (Петров, Шишкин, 1993). Возможно, преимущество регулирования процессов вблизи их критических точек стоит рассматривать как проявление принципа минимального действия. Этот принцип Макс Планк (1966) считал самым крупным научным обобщением физики, вобравшим в себя как частность даже законы сохранения. Принцип этот часто связывают с именем Мопертюи, но открывался он под разными названиями многими авторами (см. Полак, 1959; Хлебович, 2005). Известный закон минимума Либиха – частное проявление этого принципа. Он также известен как принцип наименьших сопротивлений Спенсера-Богданова (Тахтаджян, 1998). Мне кажется, принцип минимального действия прекрасно выражен русской пословицей: «Где тонко, там и рвётся». Если хотите разорвать – рвите здесь, если укрепить – здесь и штопайте, но в обоих случаях цель будет достигнута минимальными усилиями.

3.3. Акклимация

Многие биологические исследования требуют сравнения выборок организмов по функциональным показателям – устойчивости, диапазону толерантности, той или иной активности, уровню метаболизма и т.д. Часто эти выборки берут из мест, существенно различающихся по условиям среды (например, когда нам предстоит сравнить по физиологическим показателям мидий, взятых из заливов с разной солёностью или из разных морей).

При этом на практике определились два методических подхода. При первом – соответствующие данные получали для каждой выборки, непосредственно взятой из ее изначальной среды, сразу же снимая соответствующие показатели (острый опыт). При втором подходе эксперименту предшествовало выдерживание всех сравниваемых выборок в течение *некоторого* времени при *некоторых* стандартных условиях. Такая процедура предварительного выдерживания сравниваемых по физиологическим показателям организмов при стандартных условиях получила название *акклимации* и стала широко применяться всего лишь около полувека назад. При этом сроки и дозы фактора подбирали сначала интуитивно. Стало ясно, что при акклимации происходит *«компенсаторное изменение, возникающее в организме в ответ на длительное отклонение какого-то одного фактора внешней среды (обычно в лабораторных условиях) от первоначального уровня»* (Проссер, 1977, с.19).

Следующим логическим шагом было специальное изучение акклимации уже не как методического приёма получения материала, пригодного для сравнительных физиологических исследований, а как биологического явления, характеризующегося специфическими свойствами и механизмами (Хлебович, Бергер, 1975; Хлебович, 1981). На основе обобщений материалов коллег и собственных данных мною было дано следующее определение акклимации, которое, полагаю, и спустя много лет не нуждается в корректировке: *«Акклимация – функциональная адаптивная модификация, свойственная организмам с эукариотной организацией, реализуемая в сроки от нескольких суток до 3–4 недель и имеющая в своей основе адаптивную смену биосинтезов на базе регуляции генной активности всех клеток или клеток регуляторных структур»* (Хлебович, 1981). Более развернуто можно отметить следующие черты акклимации:

1. Колебательный режим изменения функций, обычно с первичным её превышением (овершут) в начале адаптации к новой дозе фактора и затуханием, переходящим к стабиль-

ным значениям при завершении процесса акклимации. При этом восстанавливается прежний уровень функционирования или устанавливается новый (рис. 32–36).

2. Процесс адаптации завершается в сроки примерно от 5 суток до 3–4 недель (обычно за 10–15 суток) (см. рис. 32–36).

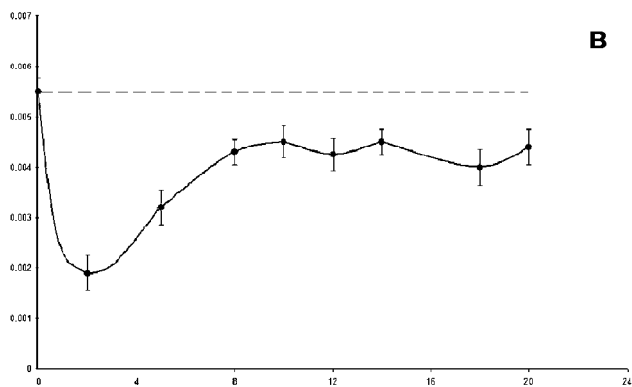
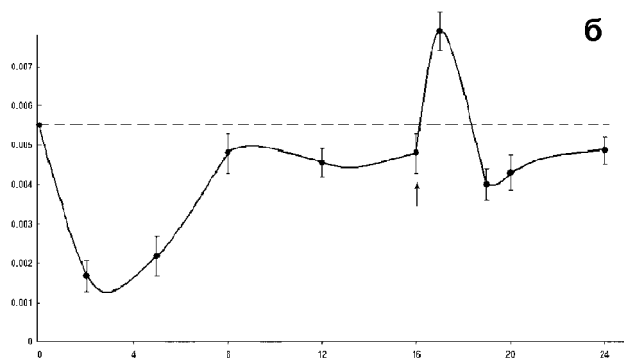
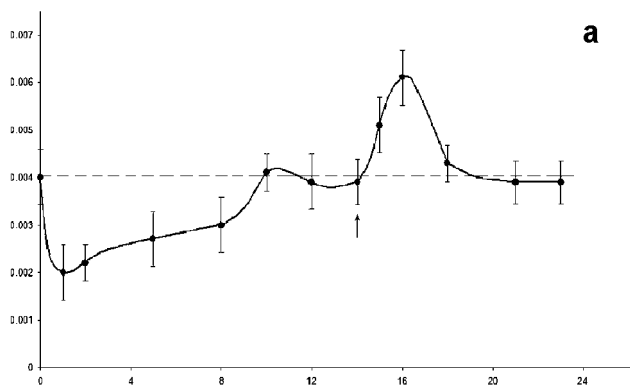
3. Акклимация обратима в случае восстановления прежних условий (деакклимация) (рис. 32, а, б).

4. В основе механизмов акклимации лежит регуляция активности генов. Это доказано применением одного из ингибиторов ДНК-зависимой РНК-полимеразы (актиномицина D – AmD). Признано, что если какой-то процесс подавляется нетоксичными дозами такого ингибитора, это означает, что он иницируется *de novo* активацией генов. Именно такое подавление акклимации к измененной солёности было показано сначала на беломорских беспозвоночных (обобщено: Хлебович, 1981), затем на инфузориях (Хлебович и др., 2004).

Продолжительность акклимации и её колебательный режим делают результаты, полученные в остром опыте (особенно в первые часы и дни эксперимента) практически артефактами, не пригодными в сравнительных эколого-физиологических исследованиях.

Следует обратить внимание на то обстоятельство, что одноклеточные, индивидуальная жизнь которых оказывается много короче указанных выше сроков акклимации, *акклимируются клоном как целым*. Диффузно разделенные

Рис. 32. Скорость потребления кислорода *Littorina saxatilis* (а), *L. obtusata* (б) и *L. littorea* (в) в процессе акклимации 25→14 ‰ (по: Бергер и др., 1970). По оси абсцисс – продолжительность опыта, сут.; по оси ординат – скорость потребления O₂, мг/(г сырого веса в час). Штриховая линия – интенсивность дыхания контрольных моллюсков. Стрелкой отмечено возвращение акклимированных моллюсков в исходную среду 25 ‰.



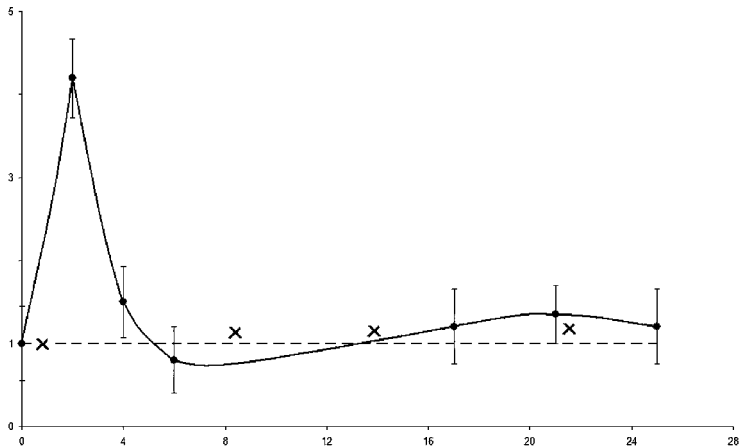


Рис. 33. Солёностная акклимация беломорских мизид *Mysis oculata* (20→8 ‰), тестируемая по потреблению кислорода (по: Хлебович, 1974). По оси абсцисс – время акклимации, дни; по оси ординат – интенсивность дыхания, мг O₂ на 1 г сырой массы в 1 ч. Штриховая линия – интенсивность дыхания в контроле.

клетки клона ведут себя как клетки единого многоклеточного организма. Это показано на акклимациях инфузорий к солёности, тестируемых по скорости образования пищеварительных вакуолей, частоте пульсации сократительных вакуолей, скорости плавания и даже частоте деления клеток (Хлебович, Селеннова, 1999; Хлебович и др. 1999, Хлебович и др., 2004) (см. рис. 36).

Генорегуляторная природа акклимации связана с тем, что этот вид адаптации эволюционно (генотипически) выработан по отношению к «старым» природным факторам, таким, например, как температура и солёность. Можно предполагать, что иногда акклимация может быть спровоцирована «не освоенным» антропогенным фактором. Например, логически можно допустить, что химическое поражение клеток жабр может вызвать в организме акклимацию к гипоксии.

С использованием актиномицина D, примененного в разные сроки после начала акклимации, было показано,

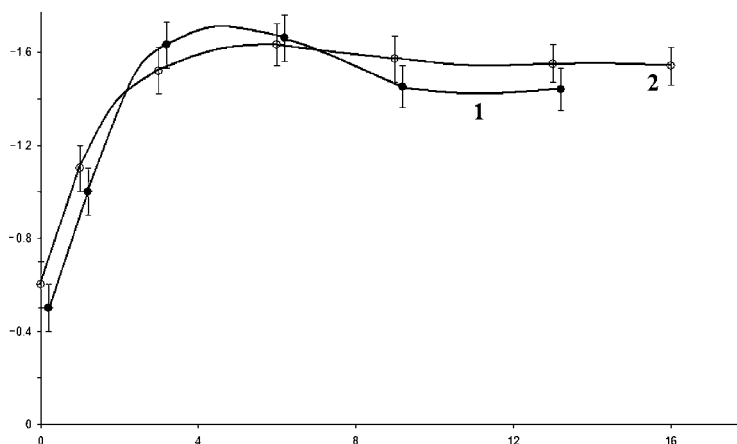


Рис. 34. Солёностная акклимация самок (1) и самцов (2) пресноводного бокоплава *Gammaracantus lacustris* к солёности 33 ‰ (по: Хлебович, 1974). По оси абсцисс – время акклимации, сут; по оси ординат – депрессия гемолимфы, °C.

что транскрипция соответствующих иРНК завершается за 1–2 суток – ингибитор, внесённый в среду в более поздние сроки, процесс акклимации не подавлял. Это было показано на планулах *Aurelia aurita* (Хлебович, Луканин, 1980) и инфузориях *Paramecium calkinsi* (Хлебович и др., 2004) (рис. 37, 38). Очевидно, что далее акклимация (вплоть до ее завершения) осуществляется на основе трансляции белков с наработанных ранее матриц иРНК.

Природным экологическим фактором, способным благодаря эволюционной ассимиляции активировать акклимацию, очевидно можно считать атаку вируса. Еще Хо (Хо, 1964) было показано, что в ответ на внедрение вируса в первые сутки образуются матрицы иРНК, на которых далее примерно неделю транслируется интерферон.

Интересно, что у планул и инфузорий, перенесённых в новую солёность, транскрипция начинается не сразу, а после паузы (см. рис.37, 38). Эта пауза биологически целесообразна в тех условиях морских побережий, где природная солё-

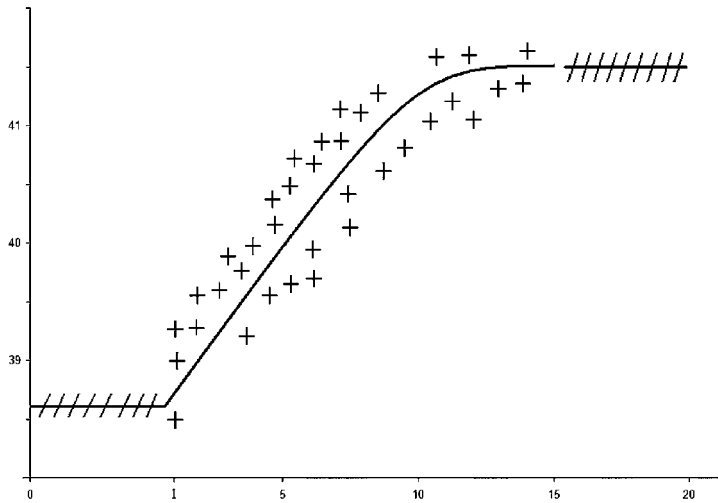


Рис. 35. Температурная акклимация (19→31 °C) меченосца *Xiphophorus helleri* (по: Precht et al., 1966). По оси абсцисс — время акклимации, сут; по оси ординат — температура прекращения движения жаберных крышек, °C. Заштрихованы зоны полной акклимированности.

ность и температура меняются в приливо-отливном режиме: нет смысла запускать процесс акклимации, если примерно через 7 ч изменение факторов пойдет в обратную сторону.

Генорегуляторная природа акклимации подразумевает адаптацию к природному фактору на клеточном уровне. При этом логически можно допустить три ситуации: 1) адаптируются все клетки организма, 2) перестраиваются в режиме акклимации нейроэндокринные структуры и далее по-новому воздействуют на клетки и органы и 3) в ответ на действие фактора происходит выброс накопленного ранее нейроэндокринного материала, что является сигналом для акклимации клеткам организма. На беломорской полихете *Nephtys minuta* Э.Е. Кулаковский (1976) показал, что инъекция мозга червей, акклимированных к понижению солёности, неакклимированным червям заметно сокращает время приспособления к опреснению среды.

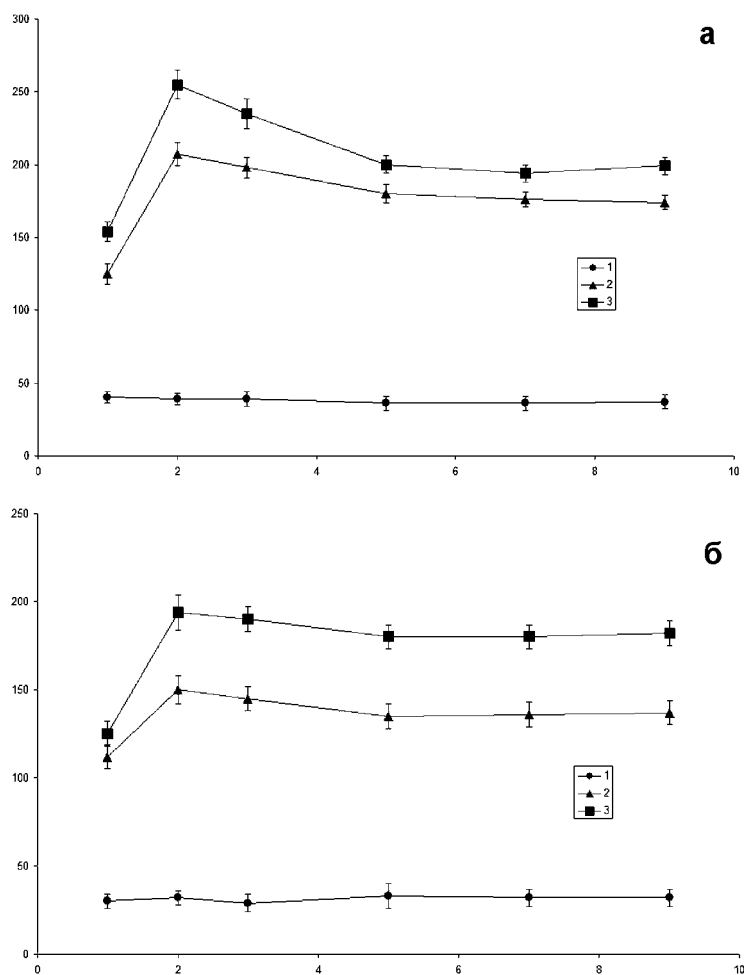


Рис. 36. Солёностная акклимация *Paramecium calkinsi*, перенесённых из пресной воды в среды высокой солёности, тестируемая по частоте пульсации сократительных вакуолей: **а** – передние вакуоли, **б** – задние вакуоли: 1 – солёность акклимации 12 ‰, 2 – солёность акклимации 8 ‰, 3 – контроль (по: Хлебович и др., 1999). По оси абсцисс – продолжительность эксперимента, сут; по оси ординат – время между пульсациями вакуолей, с.

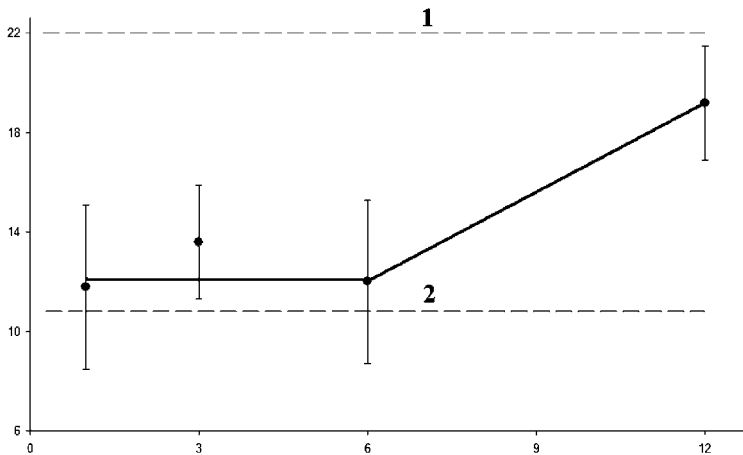


Рис. 37. Действие актиномицина D на динамику акклимации планул *Aurelia aurita* к опреснению среды – 26→14‰ (по: Хлебович, Луканин, 1980). По оси абсцисс – время акклимации до добавления ингибитора (общая экспозиция везде 48 ч); по оси ординат – скорость движения планул, мм/мин; 1 и 2 – скорость движения планул при солёности 26 и 14‰, соответственно, без ингибитора за 48 ч наблюдений.

Интересно, что к акклимации можно отнести явление долговременного привыкания, открытие которого ознаменовалось присуждением Э. Кенделу (E.R. Kendel) в 2000 г. Нобелевской премии. В результате регулярных слабых механических раздражений жабр моллюска *Aplysia* животное постепенно переставало реагировать на прикосновения. Эффект сохранялся 2–3 недели, связывался с образованием в синапсах новых белков и был инициирован избирательной активацией–репрессией генетического аппарата ядра. В этом можно видеть все признаки акклимации и, тем самым, функциональной дискретной адаптивной нормы (Хлебович, 2002б).

Характерные для завершения акклимации сроки свидетельствуют о том, что этот вид адаптации в природе не может быть связан с приливо-отливными и суточными колебания-

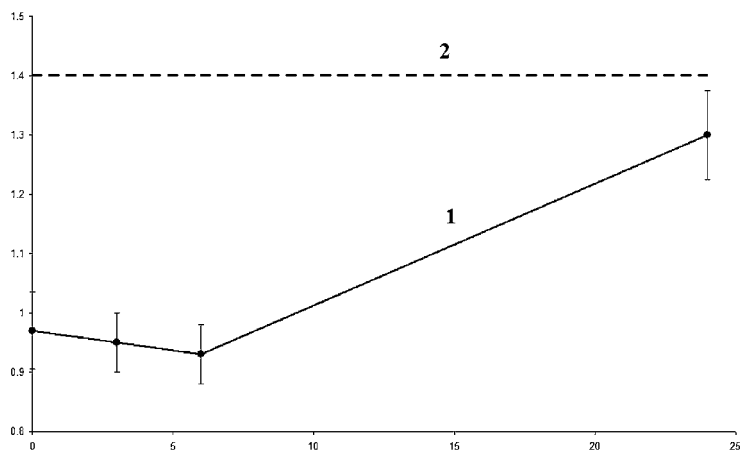


Рис. 38. Действие актиномицина D (12.5 мкг/мл) на солёностную акклимацию *Paramecium calkinsi* – 7→21‰ (по: Хлебович и др., 2004). По оси абсцисс – время акклимации до добавления ингибитора (общая экспозиция везде 48 ч); по оси ординат – скорость плавания инфузорий, мм/с: 1 – акклимация, 2 – контроль.

ми факторов (здесь должны доминировать поведенческие адаптации), но может проявляться как адаптации сезонные. При этом температурная акклимация в воде (в силу забуференности этого фактора теплоёмкостью воды) будет более выраженной, чем при резких и часто разнонаправленных температурных колебаниях на суше.

3.4. ДИСКРЕТНЫЕ АДАПТИВНЫЕ НОРМЫ

Разнообразие проявлений возможной модификационной изменчивости особи определяет границы её нормы реакции. Часть пространства нормы реакции занимают инадаптивные морфозы, вызываемые грубыми физическими или химическими воздействиями, нарушающими «нормальное» развитие. Для нормы реакции, ограниченной только адаптивными модификациями, биологически целесообразными, выработанными в результате длительного отбора в кон-

кретных условиях, И.И. Шмальгаузен (1940) ввел понятие *адаптивной нормы*.

Б.М. Медников (1987) выделил адаптивные модификации, реализующиеся при достижении пороговых доз фактора чётко и резко, в категорию «дискретных адаптивных норм» (ДАН). Адаптивные модификации, происходящие по мере изменения фактора постепенно, как в случае с формами побегов и листьев при разном освещении или размером и возрастом полового созревания у некоторых животных в зависимости от обеспечения пищей, я выделил в качестве «градуальных адаптивных норм» – ГАН (Хлебович, 1999).

Особенно привлекают внимание резкой сменой среды и изменением формы тела следующие ДАН (Хлебович, 1999, 2002а):

1. Сезонные (температурные) расы насекомых.
2. Планктотрофные и лецитотрофные личинки морских беспозвоночных – пецилогония (смена типов размножения и личиночного развития) некоторых полихет и голожаберников. Индуцируется, очевидно, температурой или фото-периодом.
3. Метаморфоз и педоморфоз – у бокоплавов-талитрид и саламандр. Регуляция частотой контактов через гормональные перестройки.
4. Гиганты и карлики при использовании ресурсов каннибализмом: мелкие более эффективно потребляют мелкую пищу, крупные поедают мелких собратьев (рис. 39).
5. Оборонительные морфы как реакция на появление хищника путём изменения размеров и формы тела или образования шипов, что имеет защитное значение.
6. Фазы насекомых, крылатых и бескрылых как реакция на плотность популяции.
7. Касты насекомых – образование не участвующих в размножении особей-альтруистов, которые обеспечивают существование и размножение плодящих самок.
8. Образование водных, воздушных и плавающих листьев стрелолистами и водными лютиками.

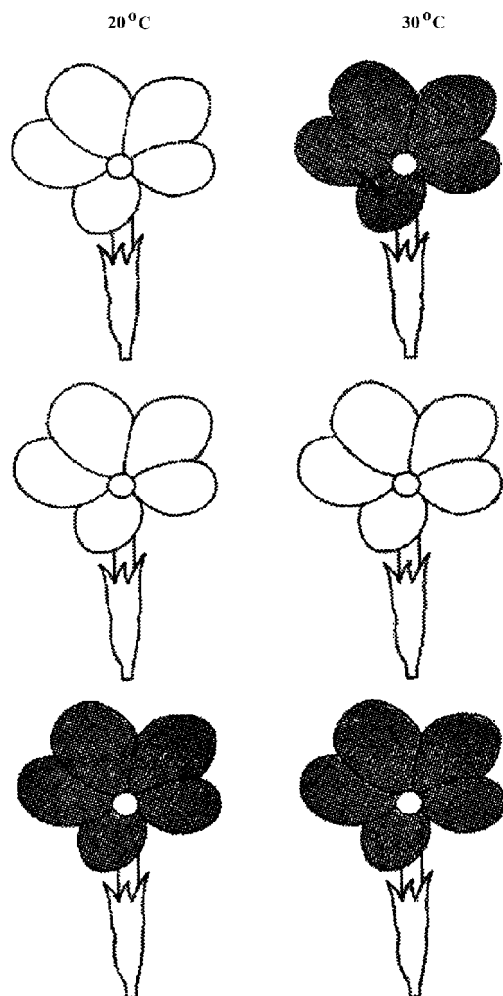


Рис. 39. Триада рас китайской примулы (по: Тыщенко, 1992).

9. Фенотипическое определение пола: температурой у некоторых рептилий, образование карликовых самцов у эхиуриды *Bonnellia* под воздействием химических выделений самки.

10. Дуализм – дрожжи-грибы как реакция на пищевые ресурсы.

Было обращено внимание на то обстоятельство, что, наряду с группами, способными образовывать две альтернативные ДАН, имеются группы с наследственно фиксированными признаками либо той, либо альтернативной морфы. Например, у китайской примулы, способной менять окраску цветов в зависимости от температуры с белой на красную, есть формы всегда только с красными и всегда только с белыми цветами (см. рис. 39). У инфузорий *Enthodinium*, способных в присутствии хищных инфузорий образовывать шиповатые защитные морфы, имеются, кроме того, всегда шиповатые или всегда бесшипные морфы. Таким образом формируются наследственные триады, которые можно обозначить как $A \leftrightarrow B$, А и В (Хлебович, 1999).

Одну триаду мы (Михайлова и др., 1976) создали искусственно. В длительных экспериментах у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* была получена мутация устойчивости к аминазину, проявляющаяся в трех вариантах: как при аэробном, так и при анаэробном ($A \leftrightarrow B$), только в аэробном (А) и только в анаэробном (В).

Признание реальности таких триад породило гипотезу о том, что приобретение способности образовывать ДАН связано с соответствующим обогащением генома, с образованием двух включаемых средой программ, а наследственная фиксация одной формы связана с выпадением (инактивацией) альтернативной программы (Хлебович, 1999). Гипотеза проверялась экспериментально на трёх водных организмах, способных к образованию ДАН в виде оборонительных морф, как ответ на появление хищника и/или его метаболитов (Хлебович, Дегтярёв, 2003, 2005а,б).

Оборонительная морфа характеризуется изменением формы тела и размеров, появлением выростов или шипов, затрудняющих доступность жертвы хищнику. При прекращении воздействия веществ хищника жертва или ее потомки вновь приобретают типичную форму, более энергетически выгодную для плавания. Оборонительные ДАН известны для

одноклеточных водорослей или их колоний, брюхоресничных инфузорий, коловраток, ветвистоусых ракообразных, мшанок. Они были описаны даже для позвоночных – было показано, что мальки серебряного карася приобретают более широкую форму тела в присутствии хищника-окуня (Brönmark, Pettersson, 1994).

Инфузория *Euplotes aediculatus*

На роль хищника, вызывающего преобразования инфузории в оборонительную ДАН, в была избрана турбеллярия *Stenostomum leucops*.

После посадки в чашки Петри с культурой инфузорий хищника-турбеллярии жертвы постепенно из типичной ДАН превращались в оборонительную, становясь явственно шире. Варианты эксперимента и динамика преобразований морф представлены на рис. 40. В контрольных сосудах без турбеллярий инфузории оставались неизменными. После подсадки хищников ширина тела жертв постепенно увеличивалась – отношение длины к ширине уменьшалось (рис. 40, А), добавление в среду нетоксичной дозы актиномицина D (в данном случае 6 мкг/мл) угнетало расширение тела эуплотесов (рис. 40, В). Через 12 дней в части экспериментальных сосудов без AmD хищников-стеностомумов удалили, следствием чего стало возвращение морфы к типичному виду (рис. 40, С). Добавление AmD в среду с удаленными стеностомуми блокировало превращение оборонительной морфы в типичную (рис. 40, D).

Зеленая водоросль *Scenedesmus acutus*

Впервые о модификационной изменчивости *Scenedesmus* как об оборонительной реакции в ответ на появление питающихся ими беспозвоночных зоопланктеров писали Т.М. Михеева и Н.М. Крючкова (1980). Сейчас образованию оборонительных морф зеленых водорослей сценедесмид посвящены десятки работ (см. обзор: Lürling, 2003). Известно, что

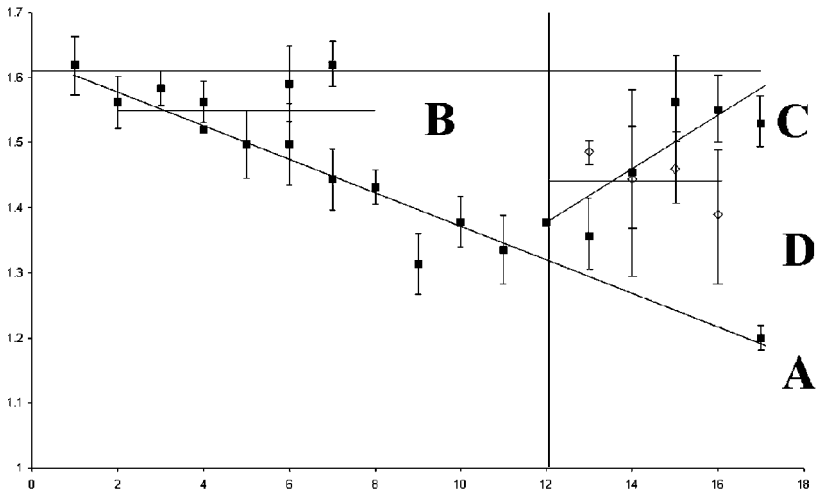


Рис. 40. Динамика преобразования морф инфузории *Euplanetes aediculatus* – тренды: *A* – к инфузориям подсажена хищная турбеллярия *Stenostomum leucops*, актиномицин *D* (AmD) не добавлен; *B* – в присутствии турбеллярий к культуре инфузорий добавлен AmD; *C* – после 12 дней содержания инфузорий с турбелляриями без добавления AmD турбеллярии удалены; *D* – то же, что *C*, но с добавлением AmD (по: Хлебович, Дегтярев, 2003). По оси абсцисс – время, сут; по оси ординат – отношение длины инфузорий к ширине. Доверительный интервал – 0.05. Вертикальная линия – время удаления турбеллярий из сред *C* и *D*.

стимулом образования оборонительных морф сценедесмид служит появление в среде отдельных видов-фильтраторов из *Cladocera*, *Copepoda* или *Rotifera*. Адаптивные преобразования морф водорослей в ответ на появление питающихся ими организмов заключаются в превращении преимущественно одноклеточных жизненных форм в четырех- и восьмиклеточные колонии, в увеличении размеров клеток и, в некоторых случаях, приобретении по бокам тела шипов.

На основании селективных преимуществ колониального существования особей зеленых водорослей перед одноклеточными в присутствии поедающих их организмов возникло

предложение видеть в этом общий стимул происхождения многоклеточных (Boraas et al., 1998). Следует отметить, что ранее эта гипотеза об экологическом стимуле формирования многоклеточности в более общей форме была изложена нами (Хлебович, Орфеев, 1975).

Культура *Scenedesmus acutus* была получена из музея культур лаборатории микробиологии Биологического научно-исследовательского института СПбГУ, организованного Б.В. Громовым. Содержали водоросли при круглосуточном освещении с периодической подкормкой удобрением «Кемира». В качестве поедающего водоросли беспозвоночного, вызывающего у них образование оборонительных морф, использовали коловраток *Brachionus calyciflorus*. Коловраток подсаживали к культуре водорослей в количестве, превышающем 100 экз./л. Проведенные опыты показали, что к 11-му дню воздействия хищника типичная форма постепенно заменялась оборонительной морфой водоросли. Динамика преобразования морф отражена на рис. 41.

В первой серии опытов к чистой культуре *S. acutus* подсаживали взрослых (яйценосных) коловраток. Культура без коловраток считалась контролем. Далее культуру с подсаженными коловратками делили на две части. Одну часть культуры водорослей с коловратками содержали без добавок, а в другую добавляли AmD в подобранной нетоксичной концентрации (2.5 мкг/мл). Как видно на рис. 41, А, у сценедесмусов в присутствии коловраток без добавления AmD изо дня в день постепенно увеличивалась длина особей 4-клеточной колонии. Однако добавление ингибитора практически полностью подавляло этот процесс: данные опыта (рис. 41, В) не отличались от контроля.

Во второй серии опытов сформировавшаяся на 11-е сутки воздействия коловраток культура водорослей с оборонительной морфой также была разделена на две части. Из одной части удалили коловраток, из другой части – тоже и добавили AmD. В первом варианте происходило быстрое превращение оборонительной морфы в типичную (рис. 41, С), во втором – этот процесс был угнетен ингибитором.

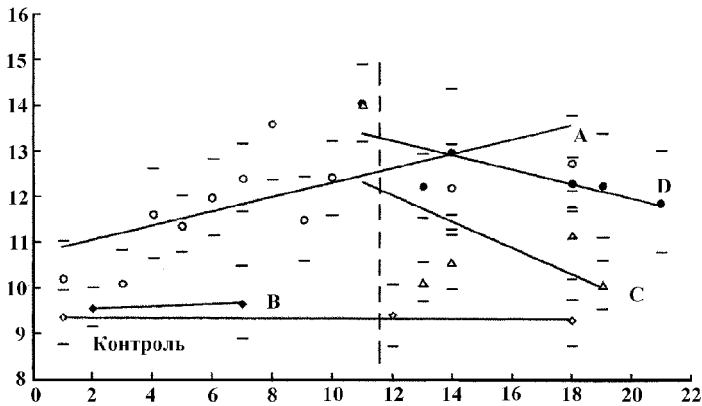


Рис. 41. Динамика преобразования морф зеленой водоросли *Scenedesmus acutus*, тренды: А – к водорослям подсажены коловратки *Brachionus plicatilis*, AmD не добавляли; В – в присутствии коловраток к культуре водорослей добавлен AmD; С – после 11 дней содержания водорослей с коловратками без AmD коловратки были удалены; D – то же, что С, но с добавлением AmD (по: Хлебович, Дегтярев, 2005а). По оси абсцисс – время, сут.; по оси ординат – длина 4-клеточной колонии, мкм; доверительный интервал – 0.05. Вертикальная пунктирная линия – время удаления коловраток из среды.

Кладоцера *Daphnia pulex*

Крюгер и Додсон (Krueger et Dodson, 1981) были, очевидно, первыми, связавшими появления шипов в популяциях (клонах) Cladocera не с сезонными изменениями температуры (цикломорфоз), а с воздействием химических сигналов от хищников. К настоящему времени формирование адаптивных оборонительных морф как защиты от хищников доказано для десятков видов ветвистоусых рачков. В качестве хищников, влияющих на образование у кладоцер оборонительных ДАН, отмечены клопы *Notonecta*, мальки рыб и, чаще всего, личинки комаров рода *Chaoborus*. Больше всего работ выполнено по влиянию *Chaoborus* на образование оборонительных ДАН у *Daphnia pulex*.

Мы (Хлебович, Дегтярёв, 2005б) впервые удачно применили для стимуляции образования ДАН у *Daphnia pulex* α -токоферол (витамин Е). Ранее было известно, что α -токоферол как метаболит, выделяемый хищной коловраткой *Asplanchna*, вызывает у ее жертв, тоже коловраток (*Brachionus* и *Keratella*), образование шиповатых оборонительных морф (Gilbert, 1980; Stemberger, Gilbert, 1987). Можно предположить, что в природе крупная коловратка *Asplanchna* может быть обычным хищником и в отношении молодых кладоцер мелких видов, отсюда и адаптивная реакция рачков на присутствие метаболитов врага. В отличие от личинок хаоборусов, вызывающих у *Daphnia pulex* образование затылочного шипа (Black, 1993; Lünning, 1995; Repka et al., 1995), α -токоферол в наших экспериментах стимулировал у этих рачков появление и удлинение каудального шипа (рис. 42).

Рачков отлавливали в Юсуповском пруду Санкт-Петербурга в бесшипной форме и содержали в чистой культуре, используя в качестве корма хлореллу. Раз в неделю у самых мелких (только что отрождённых) особей измеряли отношение длины каудального шипа к длине тела.

Проводили две серии экспериментов. В первой серии взятых из контроля лишённых шипов молодых яйценосных самок дафний помещали в два варианта сред с α -токоферолом – одну без добавления AmD (рис. 42, А) и другую – с добавлением 43 мкг/мл AmD (рис. 42, В). В обоих случаях через неделю опыта появлялись молодые особи с удлинённым каудальным шипом. При воздействии только одним α -токоферолом относительная длина каудального шипа особей оставалась примерно на одном уровне ко второй и третьей неделе (см. рис. 42, А). При совместном воздействии α -токоферола и AmD относительная длина каудального шипа оказывалась даже большей, чем при действии только одного α -токоферола (см. рис. 42, В), однако, если длина каудального шипа в первом случае на вторую и третью неделю оставалась на одном уровне, то во втором она последовательно уменьшалась.

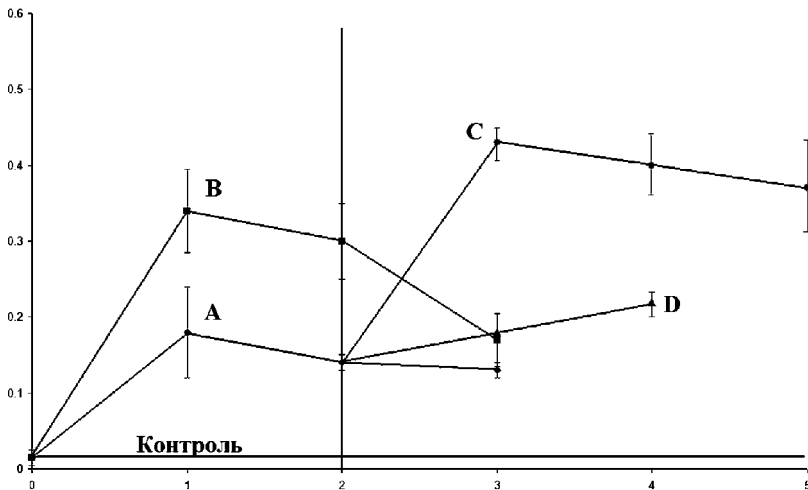


Рис. 42. Динамика преобразования морф *Daphnia pulex*, тренды: A — в среду добавлен α -токоферол, AmD не добавлялся; B — в среду добавлены α -токоферол и AmD; C — после двух недель воздействия α -токоферолом без AmD α -токоферол был удалён из среды; D — то же, что C, но с добавлением AmD (по: Хлебович, Дегтярев, 2005б). По оси абсцисс — время, нед.; по оси ординат — отношение длины каудального шипа к длине тела дафнии; доверительный интервал — 0.05. Вертикальная линия — время удаления α -токоферола из среды.

Во второй серии опытов дафнии, полученные на второй неделе действия только α -токоферола, освобождались от него. Часть из них далее содержалась без препаратов (рис. 42, C), в среду второй добавляли AmD (рис. 42, D). К концу первой и второй недель этой серии (3–4-я недели всего опыта) относительная длина каудального шипа в среде с добавлением AmD продолжала последовательно увеличиваться (см. рис. 42, D). В среде без препаратов к концу первой недели этой серии (3-ей недели всего опыта) относительная длина каудального шипа резко увеличилась, но затем на 2–3-ю (4–5-ю) последовательно уменьшалась (см. рис. 42, C).

На первый взгляд, результаты наших экспериментов с дафнией, суммированные на рис. 42, противоречат материалам, полученным на эуплотесах (см. рис. 40), свидетельствующих о подавлении актиномицином D как способности превращаться в оборонительную форму, так и способности их возврата к типичной форме после удаления хищника или его метаболитов.

Однако, если начинать рассмотрение результатов опыта на дафниях с конца первой недели воздействия α -токоферола и α -токоферола с добавлением AmD (см. рис. 42, A, B) и конца первой недели после удаления α -токоферола (3-я неделя опыта – см. рис. 42, C, D), то графики, полученные на дафниях и эуплотесах, оказываются сходными. Действительно, достигнутая под влиянием α -токоферола к концу первой недели относительная длина каудального шипа далее остаётся на одном уровне (см. рис. 42, A), добавление в среду AmD приводит с конца первой недели последовательно к уменьшению достигнутой ранее относительной длины тела (см. рис. 42B). Через неделю после прекращения действия α -токоферола (3-я неделя опыта) относительная длина каудального шипа последовательно уменьшается – идет возврат к типичной форме (см. рис. 42, C). В среде без α -токоферола, но с добавлением AmD каудальный шип не только не уменьшался, но продолжал увеличиваться – возврата к типичной морфе не происходило (см. рис. 42, D).

В отличие от инфузорий, реагирующих на сигнал хищника или его отмену немедленно, реакция дафний в первую неделю воздействия или его прекращения оказывается парадоксальной. Это, очевидно, может быть связано с большей продолжительностью жизни этих многоклеточных животных. Ранее было показано (Repka, Pihlajamaa, 1996), что у *Daphnia pulex* сигнал присутствия хищника-хаборуса может запускать образование затылочных шипов только при воздействии на определенные ранние стадии.

Таким образом, если игнорировать парадоксальные данные первой недели воздействия стимулятора образования

оборонительной морфы у *Daphnia pulex* так же, как первой недели после отмены этого воздействия, то можно утверждать, что AmD подавляет у них как образование оборонительной морфы из типичной, так и образование типичной морфы после прекращения воздействия сигналов хищника.

Нами были показаны для трёх весьма разных организмов (одноклеточной инфузории, одноклеточной зеленой водоросли и многоклеточного ракообразного), как подавление актиномицином D трансформации типичных морф в оборонительные, так и возвратный процесс превращения оборонительных морф в типичные после прекращения воздействия хищников. Поскольку AmD подавляет не просто транскрипцию, а транскрипцию именно *de novo*, это должно означать, что в основе как трансформации в оборонительную ДАН, так и в обратной трансформации в типичную форму лежат собственные относительно независимые генетические программы, а не включение–выключение одного гена. Тем самым подтверждается гипотеза о том, что виды, способные к образованию ДАН, имеют, соответственно, более богатую наследственную программу, а наследственная фиксация фланга модификационной изменчивости есть результат выпадения (или инактивации) альтернативной наследственной программы (Хлебович, 1999, 2002а).

Это дает основание, в частности, решительно пересмотреть существующие взгляды на эволюционную роль модификационной изменчивости. Проблема эта рассматривается более века, и можно выделить сложившиеся точки зрения.

1. Такие авторитеты, как Э. Майр (1968), Н.П. Дубинин (1970) и В. Грант (1980), считали адаптивные модификации не имеющими отношения к эволюционному процессу, так как они в силу определения реализуются при одном и том же геноме и поэтому не имеют селективной ценности. Более того, они, скорее всего, вредны для эволюции, так как, будучи при этом адаптивными, фактически уводят организмы от отбора.

2. Другая точка зрения ярко представлена эволюционистами прошлого века, сторонниками и создателями син-

тетической теории эволюции (СТЭ), среди которых много отечественных: сошлёмся только на обобщающие работы (Лукин, 1942; Кирпичников, 1949, 1992; Шмальгаузен, 1940, 1969; Камшилов, 1976; Гаузе, 1984, Берг, 1993). При всем многообразии взглядов создается впечатление, что все они солидарны с лаконичной характеристикой эволюционной роли адаптивных модификаций, данной Г.Ф. Гаузе (1984): *«Адаптивная модификация, будучи продуктом естественного отбора, уже в силу своей адаптивности указывает на то, что случайно возникшая похожая на нее мутация будет подхвачена отбором и будет эволюционно закреплена»*. К этой мысли исследователи часто приходили независимо друг от друга, отсюда и разные названия такого отбора – «органичный» (Осборн), «совпадающий» (Лукин), «косвенный» (Кирпичников), «стабилизирующий» (Шмальгаузен), «генетическая ассимиляция» (Уоддингтон). Обратим внимание на то, что в данном изложении адаптивная модификация, будучи продуктом отбора, тем не менее имеет неопределённый генетический статус и выступает как неясной природы предтеча, своего рода намёк на возможный успех в наследственном закреплении похожей, но не идентичной ей мутации.

3. Эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ) исходит из представлений о целостности организма, сложной системе его коррелят и устойчивости фенотипов И.И. Шмальгаузена (1940, 1982), о креоде онтогенеза Уоддингтона (1970). К этому я добавляю взгляды В.Н. Беклемишева (1994) на онтогенез и эволюцию как на *морфопроецесс*. Устойчивость фенотипов оказывается такой, что постоянство фенотипа, его оптимальный вариант, может обеспечиваться разными генотипами. Основу изменчивости, с которой начинается эволюция, эпигенетики видят в обилии морфозов, возникающих как шумы при реализации сложнейшего процесса онтогенеза на пути к взрослому состоянию. Благоприятные варианты морфозов наследственно фиксируются генетической ассимиляцией по Уоддингтону (Waddington, 1961; Гродницкий, 2001, 2002).

От СТЭ эпигенетическая теория эволюции отмежевывает себя тем, что первая считает началом эволюционного процесса мутации, а вторая – морфозы. Если же мы поставим вопрос о роли именно адаптивных модификаций как данности (они есть частное проявление морфозов), то приходится признать, что позиции 2 и 3 практически неотличимы.

Исходя из теоретических представлений о роли регуляции активности генов в эволюции животных (Лабас, Хлебович, 1976), о триадах – ДАН и её фланги (Хлебович, 1999, 2002а) и результатов экспериментов с применением AmD (Хлебович, Дегтярев, 2003, 2005а,б; Хлебович и др., 2004) мы делаем следующие заключения:

1. В основе ДАН лежат активируемые средой относительно независимые наследственные программы, как минимум, две. Можно принять, что эти гены организованы во включаемую средой эпигенетическую систему (Голубовский, Чураев, 1997; Чураев, 2005), поскольку ясно, что их активности альтернативно связаны: включение одного должно определять выключение другого. В целом мы должны признать, что геном форм, способных к образованию ДАН, относительно богаче, чем у форм, к этому не способных. Таким образом, ДАН – не продукт неких не связанных с генетикой процессов, намёк на перспективность закрепления похожей на неё мутации, а итог нормальных генетических процессов, причем прогрессивных, связанных с соответствующим обогащением геномов.

2 «Наследственное закрепление» флангов ДАН есть результат выпадения (или инактивации) альтернативной наследственной программы. Такая «стабилизация» не может считаться актом прогрессивной эволюции. В своем морфофизиологическом проявлении закрепленный признак не сходен с ДАН, а ей идентичен. Вспомним, как о том, что мутации и геновариации имеют одну и ту же физиологическую и биохимическую основу, писал ещё Голдшмидт (Goldschmidt, 1940).

3. Формирование ДАН легче всего представить через дупликацию гена и последующего разнесения дубликантов,

или, точнее, «под прикрытием удвойки» (Серебровский, 1973), которая консервативно сохраняет старые, проверенные, гарантированные отношения со средой, а второй дубликант начинает создавать новую ДАН, расширяя общую адаптивную норму. Вот тут-то и начинается реализоваться «генетическая ассимиляция», и, таким образом, из специалистов возникают генералисты.

Это положение о консервативной роли одного дубликанта как гаранта, облегчающего эволюционные преобразования второго, делающие шаги последнего более смелыми, очевидно, распространяется на другие формы амплификации генов. При сравнении геномов двух близкородственных видов дрожжей – тетраплоида *Sacchacromyces cerevisiae* (16 пар хромосом) и диплоида *Kluyveromyces waltii* (8 пар хромосом) – выяснилось, что многие их гены гомологичны; при этом каждой паре хромосом *K. waltii* соответствуют две пары *S. cerevisia*. Из этого следует, что произошли они от общего диплоидного предка. Удвоение его генома привело к возникновению *S. cerevisiae*, у которого за 100 млн лет каким-либо изменениям подвергся лишь один ген из каждой пары, второй же ген оставался неизменным (Wolfe, Schields, 1997; Kellis et al., 2004), очевидно, «подстраховывая» последствия перестройки первого. Если вернуться к ДАН, то в свете сказанного нужно признать, что в их парах одна форма консервативна (скорее всего, это – типичная форма), а другая – «новаторская».

Образование ДАН через дубликацию генов и наследственное закрепление его флангов посредством выпадения/инактивации альтернативной программы соответствуют преобразованиям генералистов в специалистов, что реализуется в виде упомянутых наследственных триад. Процесс этот может быть многократным (любая наследственно закрепленная форма в будущем цикле будет типичной) и осуществляться как бы пунктиром, определяя ход эволюции в довольно крупных таксонах. Мне известны два таких случая, которые имеют отношение к нашему предмету.

У многих клопов-водомеров семейства Gerridae существуют крылатые и бескрылые ДАН как адаптации к размерам водоемов (по большим водным пространствам можно беспрепятственно бегать, а с тесного и высыхающего озера нужно улететь). Существуют при этом близкие формы (или виды) всегда крылатые или всегда бескрылые. Каждый из этих специалистов может (очевидно, через дубликацию) породить генералиста с ДАН. Тщательный анализ, проведенный Андерсеном (Andersen, 1993), показал, что именно таким путём, через периодическую смену признаков от генералистов к специалистам и наоборот, шла эволюция внутри подсемейства клопов-водомеров Gerrinae.

В.В. Барсуков (1981) показал, что в подсемействе морских окуней Sebastinae на больших пространствах двух океанов, Атлантического и Тихого, были семь синхронных циклов видообразования, связанных не с классической географической изоляцией, а с биотопической. В каждом цикле один старый вид (обычно из средних глубин) сохраняя себя порождал два новых вида – один мелководный, другой – глубоководный. Так образовывались триады близких видов. Затем спустя некоторое время всё повторялось в следующем цикле.

Дискретные адаптивные нормы и акклимации объединяет то, что в основе этих форм фенотипической адаптации лежат механизмы регуляции активности генов. Это означает, в частности, что акклимация может рассматриваться как функциональная ДАН со всеми поименованными выше ее особенностями, только выраженными не морфологически, а физиологически. Напомню, что лежащую в основе акклимации регуляцию активности генов подтвердили также эксперименты с применением AmD.

Виды, обладающие способностью к акклимации, тем самым оказываются эврибионтными, с широким толерантным диапазоном. За этим должна стоять широкая норма реакции на основе включаемых средой генов.

Что касается акклимации к солёности, то мы (Khlebovich, Abramova, 2000) нашли много примеров (преимуществен-

но среди ракообразных) существования триад по галинности – широко эвригалинных форм, способных обитать в широком диапазоне солёности, от пресной воды до почти океанической (аналог морфологических форм $A \leftrightarrow B$), преимущественно пресноводных (А) и преимущественно морских (В). Граница между формами А и В обычно лежит в узком солёностном диапазоне «критической солёности» (Хлебович, 1974). Противоречивые литературные данные об отношении к солёности так называемых *ледниковых реликтов* можно объяснить именно существованием этих видов в разных водоёмах в виде отдельных проявлений этих триад. Очевидно, выявленные свойства ДАН могут во многом быть применимы и к солёностным акклимациям.

ДАН и клоны

При исследованиях общих свойств особи постоянной заботой аутоэколога оказываются поиски представительных выборок с индивидуумами, как можно более близкими генетически. Именно из этих соображений мы изначально стали исследовать адаптации особей на внутриклональных выборках (одинаковый геном особей), но оказалось, что именно клоны особенно четко демонстрируют проявления дискретных адаптивных норм. Об этом, в частности, говорят результаты изложенных выше наших экспериментов по преобразованию ДАН у эуплотесов, сценедесмусов и дафний.

В недавно изданной книге С.Д. Гребельного (2008) последовательно проводится мысль о том, что не только облигатный партеногенез с полным отсутствием при этом генетической рекомбинаций, но и сезонный партеногенез на примере дафний оказываются эволюционно бесперспективными. С этим трудно согласиться. В группах с перемежающимся партеногенезом и половым процессом (сезонный партеногенез – частный случай этого), среди коловраток, трематод, кладоцер, тлей и перепончатокрылых (с полиэмбрионией), можно видеть, что именно в конкурентных отношениях клонов возникают «удачные» клоны, дающие затем массу половых особей, носителей соответствующих

удачных генов. Таким образом, популяция половых особей после группового отбора в клонах их родителей быстро насыщается полезными аллелями.

Только в групповом отборе в клонах могут сформироваться такие изоэкранные ДАН, индивидуумы, которых я назвал *особями-камикадзе* (Хлебович, 1999) – они имеют настолько специализированные приспособления для защиты своего клона от врагов и конкурентов, или адаптивно для клона попадают в такие ситуации, что сами теряют способности оставлять потомство (как половое, так и бесполое). Такой особью-камикадзе оказывается та церкария ланцетовидной двуустки, которая первая проникает в соответствующую часть ганглия муравья, что служит сигналом другим церкариям (как правило, это – клон) инцистироваться в мышцах хозяина, а самого муравья побуждает к нетипичному поведению – он без нужды выползает на вершину травинки, где становится более доступным окончательному хозяину трематоды – овце.

Особями-камикадзе можно считать солдат некоторых тлей (Aoki, Myazaki, 1985), а также возникших среди клона личинок некоторых перепончатокрылых (полиэмбриония) отдельных экземпляров с гипертрофированными жвалами для защиты от конкурентов (Cruz, 1981; Тобиас, 2004).

В целом создается впечатление, что в группах с партеногенетическим размножением, перемежающимся с половым, микроэволюционные процессы идут быстрее, и глубже проявляются их морфо-физиологические адаптации, вплоть до быстрого видообразования в замечательных экспериментах на тлях Г.Х. Шапошникова (1987, 1990). При этом в сложном жизненном цикле эволюционно продвинутой фазой оказываются не депрессивные половые стадии (особенно самцы), а партеногенетические особи клонов, вырабатывающие разнообразные ДАН.

ДАН и другие формы эпигенетической изменчивости

В природе эпигенетическая изменчивость – фенотипическая реализация одного и того же генома – в чистом виде наиболее доступна исследованию в трех случаях:

1. в обратимых образованиях ДАН (желательно в кло-нах);
2. в повторных акклимациях к природным факторам;
3. в каскаде клеточных дифференцировок онтогенеза (индивидуального морфопроцесса по Беклемишеву).

В отношении происхождения ДАН и акклимаций на основе дупликаций писалось выше. В отношении индивидуального развития представим себе, что подстрахованный консервативным собратом второй «творческий» дубликант включается не альтернативно первому под действием внешней среды, а последовательно, после сигналов от первого (внутренний фактор!) – вот и основа онтогенеза-морфопроцесса, вплоть до формирования сложных метаморфозов. Это уже раздел нарастающего направления “evo-devo”, который представляется весьма перспективным в эпигенетической теории эволюции.

К эволюции эволюционных синтезов

В Институте эволюционной физиологии и биохимии РАН В.Ф. Левченко и В.В. Меншуткин (1987) моделировали процесс макроэволюции, взяв в качестве исходных объектов морфологию примитивной амфиподы, которая считалась близкой к истокам фауны Байкала, а также ланцетника – предка позвоночных. Машине были заданы параметры дарвиновской триады – наследственность, изменчивость и естественный отбор. Модель не работала. Однако, когда к исходным условиям добавили четвертый параметр, который можно приблизительно передать как мягкую несмертельную конкуренцию или способность к компромиссам, модель заработала. Из этой амфиподы появились раки, весьма похожие на современные специализированные байкальские роды. Математическими “потомками” ланцетника явились особи с позвоночником, четырьмя конечностями и даже молочными железами (труднее всего всегда давался выход на сушу – переход от «амфибий» к «рептилиям»).

Я пытался найти подобия этого четвертого фактора в работах наших авторитетов. Ближе всего представляются наблюдения А.А. Шорыгина (1952) над взаимоотношениями популяций промысловых рыб Каспия.

В целом сказанное, безусловно, подтверждает справедливость основных эволюционных положений Дарвина, а четвертый параметр (Левченко-Меншуткина), относящийся к экологии популяций, связывает классический дарвинизм с синтетической теорией эволюции – СТЭ. Кроме того, СТЭ, не отрицая дарвинизма, конкретизирует положения о наследственности и изменчивости (генетика и мутагенез), обращая основное внимание на процессы в популяциях. Об этом подробнейшим образом пишет Н.Н. Воронцов (1999), который много говорит и об ограниченности СТЭ и необходимости нового синтеза.

Этот новый синтез сейчас представляется в виде складывающихся разделов эпигенетической теории эволюции – эволюция онтогенезов, морфопроцесс в онтогенезе и макроэволюции, роль фенотипической пластичности, регуляции активности генов, неоднозначности трансляции и роль мобильных элементов генома, теория биологического поля (Шишкин, 1984, 1988а,б, 2006; Гилберт и др., 1997; Schlichting, Pigliucci, 1998; Гродницкий, 2001, 2002; Корочкин, 2002; Инге-Вечтомов, 2002; Расницын, 2002; Чураев, 2005; Карпов, 2005; Хлебович, 2006 и др.).

По существу, это – третий синтез после классического дарвинизма с его постулатами происхождения видов и синтетической теории эволюции с ее проникновением в генетические и популяционные процессы. Каждый новый синтез, обобщая все более широкий круг накопленных знаний, делает упор на современные ему «прорывы» отдельных наук. Все три синтеза не отрицают друг друга, а каждый последующий вбирает в себя достижения предыдущего, переосмысливая их. Даже то, что делается «вопреки», делается “благодаря”. Часто речь идет о реанимации отвергнутых прежде положений, возвращении наук с периферии в центр эволюционных проблем (сейчас в эпигенетической теории это происходит с биологией развития).

Эта особенность истории трех теорий эволюции, насчитывающая полтора века, относится к области гносеологии, т.е. к процессам, происходящим в головах людей, последовательно изучающих природные процессы. Тем удивительнее, что таким же образом, сохраняя и подчиняя себе достижения предыдущих этапов, эволюционировали и природные объекты. Пример – эволюция центральной нервной системы позвоночных (Орбели, 1961). И не так ли эволюционировала материя от частиц Большого взрыва к атомам, от атомов – к молекулам, от молекул – к организмам?

3.5. Белки теплового шока (БТШ)

Связь белков теплового шока с фенотипическими адаптациями обнаружилась сразу при их открытии. Было показано, что в политенных хромосомах личинок *Drosophila* в ответ на быстрое повышение температуры тела от 20° до 35° уже через несколько минут образуются пuffs характерной локализации (Ritossa, 1962). С середины 70-х годов XX века и до сегодняшних дней не ослабевает поток публикаций о белках теплового шока (БТШ). Сейчас ясно, что БТШ образуются не только при резком нагреве, а и в ответ на любые резкие внешние воздействия, нарушающие внутриклеточный метаболизм. Принято выделять 3 семейства БТШ соответственно их молекулярной массе – около 20 кДа (hsp20), около 70 кДа (hsp70) и около 90 кДа (hsp90). Каждое семейство выполняет разнообразные функции, до конца не исследованные, и в целом все они направлены на поддержание клеток в нативном состоянии. В частности, БТШ осуществляют *фолдинг* (скручивание вновь синтезируемой белковой молекулы, после чего она приобретает свойственную ей активность) и выполняют *шаперонную* функцию (исправляют аномальные белки, транспортируют их, меняют их функцию, участвуют в переносе сигналов, связываясь со стероидными гормонами). То обстоятельство, что БТШ присутствуют во всех организмах бактерий, растений, грибов и животных, и оказываются чрезвычайно консервативными

(гомология аминокислотных повторов их у бактерий и животных достигает 50%), дает основание считать основанные на них фенотипические адаптации универсальными и эволюционно самыми древними (Кулаева, 1997; Маргулис, Гужова, 2000; Мюльберг, 2004; Evgen'ev et al., 2007).

Поскольку в наших очерках особое внимание уделяется адаптациям к солёностному фактору, уместно отметить, что описывалась связь между синтезом hsp 70 и реакциями на изменение солёности двух видов парамеций, различающихся степенью эвригалинности (Смуров и др., 2007) (рис. 43).

Адаптация с участием белков теплового шока как акклимация и образование дискретных адаптивных норм связана с избирательной активацией генов, однако, очевидно, что транскрипция и трансляция, связанные с образованием БТШ, происходят с большими скоростями. В отношении hsp70 было показано (Morimoto, 2002), что в цитоплазме и ядре интактных клеток он присутствует в связанном состоянии с *фактором теплового шока* (HSF), и в этом комплексе нет ДНК-связывающей активности. В ответ на стресс hsp70 освобождается и сразу же начинает выполнять шаперонную функцию, исправляя денатурированные белки. Одновременно HSF собираются в тримеры и приобретают способность связываться с ДНК, в результате чего активируется соответствующая hsp70 транскрипция и трансляция. После прекращения стрессового воздействия БТШ вновь связываются с HSF.

Нужно отметить, что признанный консерватизм БТШ, отмечающий их общность в филогенетически удаленных группах, не отрицает их видоспецифичную «микроэволюционную» пластичность. В частности, показана такая видовая пластичность БТШ, связанная с адаптациями к большим суточным перепадам температур у живущих в пустынях пойкилортермных и гомойотермных животных (Evgen'ev et al., 2007). При этом показана относительная быстрота такого рода эволюционных перестроек на основе повышенной мутабельности соответствующих промоторов

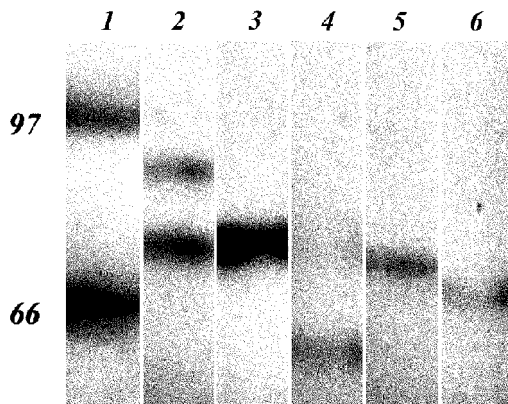


Рис. 43. Уровень экспрессии белков теплового шока hsp70 у эвригалинной инфузории *Parametium nephridiatum* после стрессового воздействия и у интактной пресноводной инфузории *P. jenningsi* (по: Смуров и др., 2007). *Дорожки:* 1 – маркеры молекулярной массы; 2 – интактные инфузории *P. jenningsi*, акклимированные к пресной воде; 3 – интактные инфузории *P. nephridiatum*, акклимированные к пресной воде; 4 – интактные инфузории *P. nephridiatum*, акклимированные к среде солёностью 10‰; 5 – инфузории *P. nephridiatum*, акклимированные к среде солёностью 10 ‰, через 2 ч после проведения солёностного шока при пресной воде в течение 1 ч; 6 – инфузории *P. nephridiatum*, акклимированные к солёности 10 ‰, через пребывание в стрессовой для них пресной воде.

генов при их взаимодействии с мобильными генетическими элементами.

3.6. Биологический покой

Большая часть исследований адаптаций особей касается активных стадий организмов. В природе животные подвергаются длительным сезонным колебаниям условий. Даже в тропиках во многих местах чередуются влажные и засушливые сезоны. Что же касается средних широт, с чередованием знойного лета и суровой зимы с её морозами и бескормицей,

то проблема переживания неблагоприятного сезона представляется для них предельно актуальной. Решается эта проблема общим снижением метаболизма – *биологическим покоем* в тот сезон, когда активная жизнь особей крайне ограничена или просто невозможна.

Диапауза – самая совершенная форма биологического покоя (Алексеев, 2010). Она включает в себя перестройки функций, предваряющие наступление вредных внешних воздействий, которые, помимо снижения общего метаболизма и прекращения формообразования, могут быть связаны с накоплением пищевых резервов (чаще липидов). Диапаузой могут характеризоваться разные онтогенетические стадии, от оплодотворённого яйца до дефинитивного состояния. Время пребывания в диапаузе у разных организмов колеблется от полутора месяцев до нескольких лет. Глубина диапаузы бывает разной. Особенно часто она встречается у обитателей суши и пересыхающих или промерзающих водоёмов. Наиболее глубокие проявления диапаузы, когда метаболизм максимально подавлен, известны под названием *анабиоза*. При анабиозе часто отмечается значительная потеря воды – *ангидробиоз* (Шмидт, 1948; Макрушин, 1985) или насыщение организма антифризами – веществами, препятствующими образованию кристаллов льда.

Почти полное прекращение метаболизма позволяет при анабиозе использовать в качестве антифризов низкомолекулярные вещества – свободные аминокислоты, сахара и глицериды, которые могут буквально насыщать зимующие организмы. У активных животных концентрация этих веществ высочайшей биологической активности (это – основные продукты как анаболизма, так и катаболизма) особенно тщательно контролируется. Поэтому, в частности, ведущие активную жизнь в условиях возможного замерзания тканей антарктические рыбы используют в качестве антифризов совсем другие вещества – гликополисахариды, сетка из которых изолирует возникший центр кристаллизации льда. Иными словами, в природе имеются два типа биологических антифризов, и только первый тип (низкомолекулярные

осмотически активные аминокислоты, сахара и глиcerиды) имеет отношение к анабиозу (Khlebovich, 1996a).

Сигналом к началу ведущих к диапаузе перестроек обычно является фотопериод, достижение определенной длины светового дня (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977; Заславский, 1984; Алексеев, 1990, 2010). Фотопериод запускает каскад эндокринных воздействий, определяющих далее как вхождение организмов в диапаузу, так и выход из неё. Сигнал подготовки к не благоприятному по температуре сезону (морозам зимой или жаре летом) в виде фотопериода оказывается более надежным, чем только температура, с ее погодными временными падениями и подъёмами. Это, в частности, особенно заметно по судьбе завезённых к нам, на северо-запад, дальневосточных растений. У себя на родине они трогаются в рост с первым потеплением, которое означает дружное прекращение сибирских морозов муссонного климата. В прибалтийском регионе обычные для него временные оттепели оказываются ложным сигналом к росту, и растения страдают от «отпотевания» корневой шейки.

Очевидно, что у видов с ареалом, вытянутым с севера на юг, должны быть популяции с различным фотопериодом регуляции диапаузы, что и есть на самом деле (рис. 44). Как правило, при этом фотопериод как сигнал подготовки к сезонным изменениям не альтернативен температурному сигналу. Под влиянием фотопериода может изменяться температурный порог диапаузы, а под действием температуры меняются активирующие значения фотопериода (рис. 45).

Высокая видовая пластичность, а также различная регуляция фотопериодом вхождения в диапаузу на разных стадиях в самых разных группах, дали основание А.С. Данилевскому (1961) считать процесс фотопериодического регулирования стадий покоя возникшим независимо в самых разных таксонах. С другой стороны, В.Р.Алексеев (2010) полагает фотопериодическую регуляцию диапаузы (в силу относительного постоянства сезонных изменений условий) эволюционно преемственной и, возможно, даже имеющей единую генетическую основу.

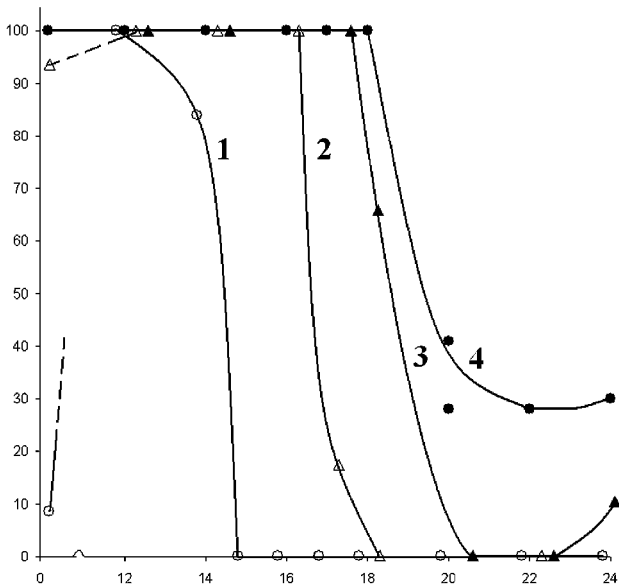


Рис. 44. Географическая изменчивость фотопериодической реакции бабочки *Acronycta rumicis*; температура 23°C. (по: Данилевский, 1961). Популяции: 1 – абхазская (43° с. ш.); 2 – белгородская (50° с. ш.); 3 – витебская (55° с. ш.); 4 – ленинградская (60° с. ш.).

Однажды от орнитологов Зоологического института я услышал, что на биостанции ежегодно некоторая часть ласточек теряет способность к осенней миграции и, конечно, с приближением зимы неизбежно погибает от бескормицы и холода. И я подумал, что «мутации полома жизненного цикла» могут быть довольно обычными в природе, но не фиксируются в силу их скорой полной элиминации. Я уже планировал соответствующие эксперименты, когда получил доказательства относительной легкости и распространенности явления потери способности к образованию покоящихся стадий. Из разных лабораторий я получил

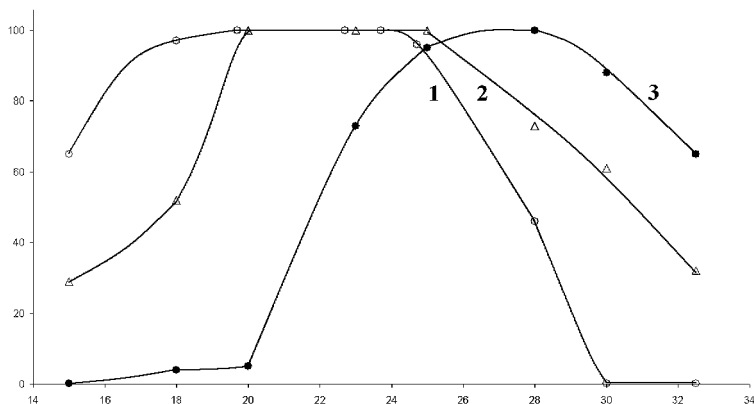


Рис. 45. Динамика преобразования морф *Daphnia pulex*, тренды: температурный оптимум фотопериодической реакции у разных географических популяций *Acronycta rumicis* (по: Данилевский, 1961). Процент популяций, реагирующих на длину дня при разной температуре: 1 – сухумская, 2 – белгородская, 3 – ленинградская.

культуру инфузории *Fabrea salina*, утратившую способность образовывать цисты, и культуры рачков *Daphnia magna* и *Moina mongolica*, утративших способность образовывать покоящиеся стадии эфиппии. В лабораториях они использовались для разных целей в связи с их круглогодичной доступностью, и никто уже не знал, как эти культуры получились. Это я счёл подтверждением своего предположения об относительной легкости утраты способности к диапаузе (Khlebovich, 1996b).

Кроме диапаузы, различают более простые формы биологического покоя – оцепенение (вспомните вялых мух или рептилий в холодной комнате) и спячку, вход и выход из которой происходит рефлекторно, быстро; отсюда, в частности, опасность охоты на разбуженного в берлоге медведя.

3.7. ШИРОТНЫЕ МИГРАЦИИ

Как и биологический покой, этот вид фенотипической адаптации связан с необходимостью для обитателей умеренного климата избегать зимних морозов и бескормицы. Явление это наиболее широко распространено и изучено у перелётных птиц (Дольник, 1975, 1977). Из млекопитающих сезонные миграции совершают некоторые летучие мыши, а также китообразные. Из беспозвоночных такие перемещения отмечены у некоторых бабочек. Так, далеко на юг осенью улетают наши репейницы, адмиралы, мёртвые головы и вьюнковые бражники. Там теплой зимой они, отложив яйца, вскоре погибают, а вышедшие из новых куколок молодые бабочки летят на север, где, отложив яйца, в свою очередь тоже погибают. Каждый их перелёт совершается впервые и только в одном направлении.

В отличие от биологического покоя этот вид адаптации подразумевает повышенный метаболизм, поскольку связан с длительным и дальним полётом, но он так же, как и диапауза, требует предварительного накопления запасных питательных веществ, и так же, как при диапаузе, основным сигналом к подготовке к этому виду адаптации оказывается фотопериод.

4. СООТНОШЕНИЕ РАЗНЫХ ФОРМ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ

Рассмотренные выше виды фенотипических адаптаций исторически возникли в разное время и могут проявляться в одном организме в разных сочетаниях. В зависимости от силы и продолжительности воздействия внешнего фактора фенотипические адаптации могут проявляться в определенной последовательности, т.е. эшелонировано.

Первая и очень быстрая реакция организма в ответ на опасное или некомфортное воздействие относится к поведенческим реакциям. Обычно животное быстро перемещается в сторону оптимальных значений фактора или изолируется, тесно смыкая створки или втягивая внутрь части тела. К поведенческим можно отнести такие реакции на хищника, как прыжки «в никуда» (кузнечики) или оцепенение (щелкуны, опоссум).

У многоклеточных поведенческие реакции связаны с оперативной деятельностью нервной системы, однако движение по градиенту фактора известно и для лишённых нервной системы простейших (см. Борисов, Бурковский, 2007) и также прокариот (Ермилова и др., 2004). Можно полагать, что такого рода поведенческие реакции возникали у многоклеточных с рефлекторной деятельностью многократно и на разной материальной основе.

Когда избежать вредного внешнего воздействия не удастся, и это воздействие вызывает внутриклеточные повреждения белковых молекул, почти немедленно включаются синтезы белков теплового шока, сначала на посттрансляци-

онном уровне на заранее заготовленных матрицах, а затем активацией соответствующих генов БТШ.

Различные виды физиологической регуляции возникли в разное время. Очевидно, механизмы гомеостаза рН (ввиду универсальности во всём животном мире) следует признать их наиболее древней формой.

Осмотическая (точнее – ионная) регуляция внутренней среды возникала тоже многократно и только у организмов с внутренней средой, проникающих в опресненные (обычно ниже 5 ‰) воды. Исключение составляет ряд видов *Bivalvia*, внутренняя солёность которых может достигать 2–3 ‰ (Хлебович, Комендантов, 1986). Смысл этой гиперосмотической регуляции – в обеспечении клеток и тканей организмов внутренней средой солёностью не ниже этих критических значений. Независимо друг от друга в пресные воды проникли отдельные группы аннелид (некоторые полихеты, олигохеты, пиявки), моллюсков (брюхоногие, двустворчатые), ракообразных (копеподы, остракоды, мизиды, изоподы, амфиподы, декаподы). Выработанный у них в пресных водах почти одинаковый уровень внутренней солёности оказался в чем-то настолько выгодным, что сохраняется при вторичном возвращении многих представителей этих групп в морскую среду. Это стало возможным благодаря гипоосмотической регуляции. Очевидно, гипоосмотическая регуляция возникает не сама по себе, а на основе сформированной до этого гиперосмотической регуляции. Видимо, происходящая при этом перемена направления потоков ионов и воды значительно легче, чем выработка самих механизмов, обеспечивающих эти потоки. В практическом отношении сам факт гипоосмотической регуляции у морских или гипергалинных организмов свидетельствует об их происхождении от пресноводных форм.

Терморегуляция характерна только для птиц и млекопитающих и поэтому считается поздним приобретением физиологической регуляции в эволюции животного мира. В этих двух группах она возникла независимо, причем из-

бранный уровень регуляции у них очень близок, практически одинаков – 37–40 °С.

Обращает на себя внимание, что независимо “избранные” природой в разных группах уровни регулируемых температур, внутренней солёности и рН почти одинаковы и близки критическим значениям устойчивости белковых структур.

Акклимация, завершающаяся в сроки около 1–2 недель и имеющая в своей основе регуляцию активности генов, тем самым связана с образованием новых белков. Неправильно думать, что акклимация – явление, характерное лишь для температурных и солёностных адаптаций эврибионтных видов из прибрежных морских биотопов, особенно литорали. В этих случаях она проявляется в «чистом» виде и наиболее доступна исследованиям. Но именно через изменение белковых синтезов признаки акклимации могут быть обнаружены в адаптивных изменениях физиологических регуляций и поведения. Отмечалось, что акклимация может сдвигать порог поведенческих реакций (Виленикина, Виленикин, 1981). Показательны в этом отношении результаты работ Кендела (Kandel, 1976), показавшего, что выработка и потеря долговременной памяти на раздражение тела брюхоногого моллюска *Aplysia* развиваются в сроки около 2 недель, блокируются актиномицином D и сопровождаются изменением спектра белков нервных синапсов. На этом основании процесс был отнесен к акклимации (Хлебович, 2002б). Очевидно так же, через изменения в том же режиме локальных синтезов под действием внешних условий, происходят многие адаптивные процессы – при инфекциях, смене диеты, перелёте в другие часовые пояса (дисхроноз), гормональных воздействиях (Хлебович, 1981). Последнее часто связывается с преобразованием в режиме акклимации белков-рецепторов соответствующих гормонов, особенно стероидных.

Таким образом, базирующиеся на регуляции активности генов процессы акклимации оказываются в тесном взаимо-

действии с имеющими нейрорефлекторную и нейрогуморальную природу процессами физиологической регуляции и поведения.

Регуляция активности генов сближает акклимацию с адаптивным преобразованием спектра белков теплового шока. Существенное различие между ними во времени развития адаптивной реакции. Акклимация завершается в сроки примерно от 1 недели (инфузории) до 2–3 недель. Одно время я полагал, что такие сроки адаптивной перестройки обмена определяются именно ограничением соответствующих процессов транскрипции и трансляции. Открытие БТШ, которые образуются на основе тех же процессов, но не через недели, а через минуты после начала внешних воздействий, снимает вопрос о том, что временные характеристики акклимаций определяются ограничениями механизмов изменения биосинтезов на основе регуляции активности генов. Очевидно, такие временные различия между акклимациями и адаптациями на основе БТШ имеют какой-то глубокий биологический смысл.

Осмелюсь предположить, что акклимации развились на основе более универсальных и шире распространенных синтезов БТШ в тех случаях, когда возникла потребность в приспособлениях к длительным (например, сезонным) воздействиям.

Дискретные адаптивные нормы отличаются от акклимаций явными морфологическими проявлениями, и в основе их лежат те же механизмы генетической регуляции. Остается загадкой, почему ДАН особенно часто отмечаются у клональных животных – инфузорий, коловраток, кладоцер, тлей, мшанок, гиногенетических рыб (например, серебряный карась).

Сезонные адаптации биологического покоя и миграций в конечном счете направлены на то, чтобы избежать действия неминуемо грозящих в будущем неблагоприятных температур в связи с суровой зимой или, наоборот, летней жарой (а также сопутствующим им воздействиям, например недостатку пищи). В самом простом случае сигналом для включения

механизмов предварительной подготовки может быть сама температура. Об этом свидетельствуют, в частности, результаты наших исследований бычка-керчака *Myoxocephalus scorpius*. На мелководьях Белого моря эта рыба обитает при солёности 20–25 ‰ и температуре от примерно 20° летом до –1.5 °С (температура замерзания морской воды солёностью 25 ‰) зимой. Благодаря гипоосмотической осморегуляции плазма крови бычков имеет летом точку замерзания (депрессию) около –0.65 °С (внутренняя солёность около 11 ‰). Зимой этот уровень депрессии на мелководье вблизи льда, который провоцирует кристаллизацию переохлажденной жидкости, поддерживать невозможно – кровь замерзнет. Плазма как минимум должна быть изоосмотична морской воде, т.е. иметь равную ей точку замерзания.

Бычков, отловленных при температуре 7–8 °С, переносили в температуру –0.5 °С, после чего ежедневно определяли у них депрессию плазмы крови. С первого же дня температура замерзания плазмы крови последовательно падала и на пятый день приближалась к таковой окружающей морской воды (рис. 46). Очевидно, эта сезонная температурная адаптация, происходящая по типу акклимации на основе механизмов осморегуляции, *запускается предварительно*, еще до прихода опасных температур. Вероятно, самым первым шагом на пути создания механизмов сезонного биологического покоя и сезонных миграций с их предварительным реагированием будет температурная акклимация со сниженным порогом её запуска. Следующим шагом оказывается вставка механизмов фотопериода, включающего соответствующий процесс вместе с температурой (или даже вместо температуры). Преимущества регулирования ответственных периодов жизни фотопериодом очевидны в силу погодных колебаний температур в природе и стабильных (космической природы) сигналов о длине дня в данной местности. В силу буферности температуры в морях и крупных пресных водоёмах регуляция сезонных процессов фотопериодом особенно актуальна там, где в связи с капризами природы температура меняется особенно резко – в мелких

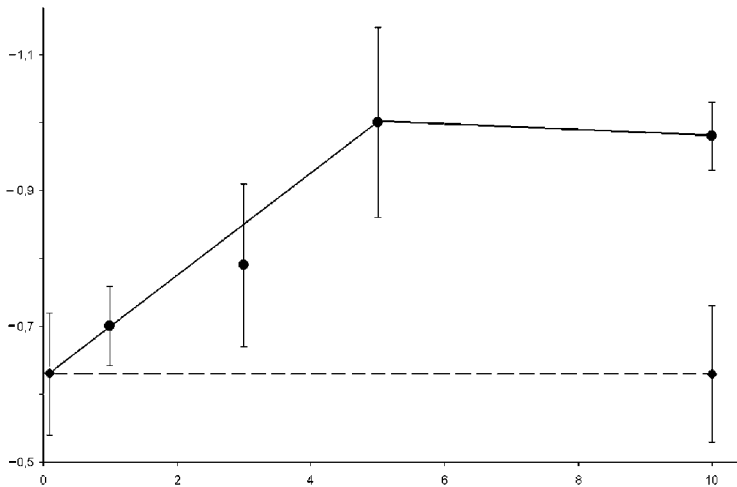


Рис. 46. Изменение депрессии плазмы крови бычка-кербача *Muchocephalus scorpius* при перенесении из среды температурой 7–8 °C в 0.5 °C (по: Хлебович, 1981). По оси абсцисс – время, сут; по оси ординат – депрессия, °C. Штриховая линия – контроль (депрессия плазмы крови рыб из 7–8 °C).

пересыхающих или промерзающих водоёмах, а также на суше, особенно с континентальным климатом. Механизмы фотопериода – обширная глава физиологии, которую здесь касаться не будем. Отметим только вовлеченность в процесс эндокринных органов и обязательность в нём действия биологических часов. Обратим внимание на парадокс: являясь по существу частью фотопериодической реакции, направленной на адаптации к температуре, биологические часы, как всякие другие, должны быть от температуры не независимы. Как и все химические реакции, биологические процессы в норме температурно зависимы – движение молекул либо ускоряется, либо замедляется. Независимость биологических часов от температуры (аналог маятника) легче всего представить в виде обратной связи – чем выше температура, тем сильнее транскрипция неких РНК, кото-

рые транслируют некие белки, подавляющие именно эту транскрипцию.

В целом имеющиеся в организме механизмы всех видов фенотипических адаптаций, направленные на выживание особи, находятся в сложном взаимодействии, а сам живой конкретный организм, действительно, является целью и средством проявления жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аладин Н.В.* **1983.** О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 5. С. 689–694.
- Аладин Н.В.* **1989.** Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7–11 ‰ и аральской воды соленостью 8–13 ‰ // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 196. С.12–21.
- Аладин Н.В.* **1996.** Солёностные адаптации Ostracoda и Brachiopoda // Труды Зоол. инст. РАН. Т. 265. 206 с.
- Аладин Н.В., Хлебович В.В., Комендантов А.Ю.* **1986.** Крискоскопические методы в гидробиологии // Тр. Зоол. института АН. Т.141. С.127–135.
- Алёкин О.А., Ляхин Ю.И.* **1984.** Химия океана. Л.: Гидрометеиздат. 341 с.
- Алексеев В.Р.* **1990.** Диапауза ракообразных. М.: Наука. 143 с.
- Алексеев В.Р.* **2010.** Биологические и молекулярно-генетические основы механизма биологического покоя у водных беспозвоночных // Онтогенез. Т.41. № 2. С.83–93.
- Алимов А.Ф.* **1989.** Введение в продукционную биологию. Л.: Гидрометеиздат. 151 с.
- Аникеев В.В., Волков А.А., Лобанов А.А. Шапошников Ю.А., Хова С.Л., Шумилин Е.Н.* **1987.** Поведение тяжелых металлов при смешении морских и речных вод. Влияние солевого фона на трансформацию форм нахождения Cr, Fe, Zn и Mn. // Радиохимия. Т.29. № 4. С.554–561.

- Барсуков В.В. 1981. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (Sebastinae). // Вопросы ихтиологии. Т. 21. С.3–27.
- Беклемишев В.Н. 1994. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press. 250 с.
- Берг Р.Л. 1993. Генетика и эволюция. Новосибирск: Наука. 283 с.
- Бергер В.Я., Луканин В.В., Лапшин В.Н. 1970. Дыхание некоторых литоральных беломорских моллюсков в процессе акклимации к изменениям солёности среды // Экология. Т.1. №5. С.68–72.
- Бергер В.Я., Луканин В.В., Хлебович В.В. 1970. Действие актиномицина D на способность личинок *Aurelia aurita* и *Epheria vineta* к акклимации при изменении к солёности среды // Журн. эволюц. биохим. физиол. Т.6. С.636–638.
- Борисов В.В., Бурковский И.В. 2007. Локомоторное поведение псаммофильных инфузорий // Успехи соврем. биологии. Т. 127. №6. С.580–592.
- Бруевич С.В. 1948. Элементарный состав воды Мирового океана // Труды Института океанологии АН. Т.2. С.21–25.
- Вернадский В.И. 1933. История минералов земной коры. Т.2. История природных вод. Ч.1, вып. 1. Л.: Госхимтехиздат. 202 с.
- Виленкина М.Н., Виленкин Б.Я. 1981. Акклимация и избираемая температура у *Littorina littorea* и *L. obtusata* (Gastropoda, Littorinidae) // Зоол. журн. Т.60. №11. С.1621–1628.
- Винберг Г.Г. 1968. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды // Методы определения продукции водных животных. Минск: Вышэйшая школа. С.9–19.
- Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общей биол. Т.44. №1. С.31–42.
- Виноградов А.П. 1967. Введение в историю Океана. М.: Наука. 215 с.

- Виноградов Г.А. 2000.* Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных. М.: Наука. 216 с.
- Воронцов Н.Н. 1999.* Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция. 640 с.
- Гарлов П.Е., Кузик В.В., Поленов А.Л. 2005.* Эволюционные аспекты нейроэндокринологии // Основы нейроэндокринологии. СПб: Элби-СПб. С. 403–417.
- Гаузе Г.Ф. 1984.* Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука. С. 5–105.
- Гилберт С.Ф. 2004.* Экологическая биология развития – биология развития в реальном мире // Онтогенез. Т. 35. С. 425–438.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. 1997.* Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. Т. 28. С. 325–343.
- Гинецинский А.Г. 1963.* Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 427 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1972.* Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путём анализа температурных условий на краях их ареалов // Доклады АН. Т. 203. № 5. С. 1190–1192.
- Голубовский М.Д. 2000.* Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб: Борея. 262 с.
- Голубовский М.Д., Чураев В.Н. 1997.* Динамическая наследственность и эпигены // Природа. № 4. С. 16–25.
- Гордеев В.В. 1983.* Речной сток в океан и черты его геохимии. М.: Наука. 160 с.
- Гордеев В.В. 2009.* Система река–море и ее роль в геохимии океана: Автореф. докт. дисс. – М.: Ин-т. океанол. РАН. 36 с.
- Грант В. 1980.* Эволюция организмов. М.: Наука. 397 с.
- Гребельный С.Д. 2008.* Клонирование в природе, роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. СПб: ЗИН РАН. 287 с.
- Гродницкий Д.Л. 2001.* Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового эволюционного синтеза // Журн. общей биол. Т. 62. С. 99–109.

- Гродницкий Д.Л.* **2002.** Две теории биологической эволюции. Саратов: Научная книга. 159 с.
- Данилевский А.С.* **1961.** Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ. 243 с.
- Дольник В.Р.* **1975.** Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 388 с.
- Дольник В.Р.* **1977.** Фотопериодизм у птиц // Фотопериодизм животных и растений. Л. С. 47–81.
- Дольник В.Р.* **2003.** Происхождение гомойотермии – нерешенная проблема // Журн. общей биол. Т. 64. № 6. С. 451–462.
- Дубинин Н.П.* **1970.** Общая генетика. М.: Наука. 427 с.
- Емельянов Е.М.* **1998.** Барьерные зоны в океане. Калининград: Янтарный сказ. 416 с.
- Ермилова Е.В., Залуцкая Ж.М., Лапина Т.М.* **2004.** Подвижность и поведение микроорганизмов. Прокариоты. СПб: Изд-во СПбГУ. 192 с.
- Заика В.Е.* **1993.** Термозависимость процессов на организменном уровне // Биофизика. Т. 38. № 5. С. 837–845.
- Заславский В.А.* **1984.** Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука. 1280 с.
- Зотин А.И., Зотин А.А.* **1999.** Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. М.: Наука. 317 с.
- Ивлев В.С.* **1939.** Экологический баланс карпа // Зоол.журн. Т. 16. № 2. С. 303–318.
- Ивлева И.В.* **1981.** Температура среды и энергетический обмен водных животных. Киев: Наукова думка. 232 с.
- Инге-Вечтомов С.Г.* **2002.** Возможная роль неоднозначности трансляции в эволюции // Молекулярная биология. Т. 36. С. 268–276.
- Камшилов М.М.* **1976.** Эволюционное значение определенной изменчивости // Вестник АН. № 8. С. 77–85.
- Карпов В.Л.* **2005.** От чего зависит судьба гена // Природа. № 3. С. 34–43.
- Кауфман Б.З.* **1995.** Преферентное поведение беспозвоночных. Петрозаводск. 205 с.
- Кирпичников В.С.* **1949.** Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общей биол. Т. 1. С. 121–152.

- Киричников В.С. 1992.** От гипотезы о косвенном отборе к созданию новых пород рыб и изучению биохимического полиморфизма одомашненных и диких популяций // Цитология. Т. 34. С. 112–113.
- Коваль Л.Г. 1984.** Зоо- и некрозоопланктон Черного моря. Киев: Наукова думка. 128 с.
- Комендантов А.Ю., Хлебович В.В. 1989.** Соленостная зависимость поглощения водными беспозвоночными растворенных органических веществ // Труды ЗИН РАН. Т. 196. С. 22–50.
- Кондратенков А.П. 1976.** Анализ межпопуляционных различий *Hydrobia ulvae* (Gastropoda) метод ступенчатой акклимации // Соленостные адаптации водных организмов. Л.: Изд-во Зоол. ин-та. С. 124–131.
- Кондратенков А.П. 1977.** Жизненный цикл, биология и соленостные адаптации беломорской гидробии: Канд. дисс. Л.: ЗИН РАН.
- Корочкин Л.И. 2002.** Онтогенез, эволюция и гены // Природа. № 7. С. 10–19.
- Кулаева О.Н. 1997.** Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу // Соросовский образовательный журн. № 2. С. 5–13.
- Кулаковский Э.Е. 1976.** Влияние экстракта мозга беломорской полихеты *Nephtys minuta* Theel на ее акклимацию к понижению солености среды // Доклады АН СССР. Т. 229. № 4. С. 998–1000.
- Лабас Ю.А., Гордеева А.В., Наглер Л.Г. 2006.** Генерация активных форм кислорода морскими беспозвоночными: механизмы и возможная биологическая роль // Журн. эволюц. биохим. физиол. № 3. С. 201–207.
- Лабас Ю.А., Хлебович В.В. 1976.** Фенотипическое окно генома и прогрессивная эволюция // Соленостные адаптации водных организмов – Л.: Изд-во Зоол. ин-та. С. 5–25.
- Левченко В.Ф., Менишуткин В.В. 1987.** Имитация макроэволюционного процесса на ЭВМ // Журн. эволюц. биохим. физиол. Т. 23. С. 668–673.

- Лисицын А.Л. 1994. Маргинальный фильтр океанов // Океанология. Т. 34. №5. С. 735–747.
- Лукин Е.И. 1942. Адаптивные ненаследственные изменения и их судьба в эволюции // Журн. общей биол. Т. 3. С. 235–261.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Макрушин А.В. 1985. Ангидробриоз первичноводных беспозвоночных. М.: Наука. 104 с.
- Маргулис Б.А., Гужова И.В. 2000. Белки стресса в эукариотической клетке // Цитология. Т. 42. № 4. С. 323–342.
- Марфенин Н.Н. 1993. Феномен колониальности М.: МГУ. 327с.
- Медников Б.М. 1973. Дарвинизм в XX веке. М.: Знание. 64 с.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общей биол. Т. 48. С. 15–26.
- Михайлова Н.П., Лабас Ю.А., Сойдла Т.Р., Хлебович В.В. 1976. Мутации устойчивости к аминазину, специфически проявляющиеся при разного типа энергетического обмена дрожжевых клеток // Соленостные адаптации водных организмов Л.: Изд-во Зоол. ин-та. С. 232–245.
- Михеева Т.М., Крючкова Н.М. 1980. Морфологические изменения *Chlamidomonas* sp., и *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod. в присутствии зоопланктона // Научн. докл. высш. школы. Биол. Науки. № 5. С. 60–65.
- Монин А.С., Гордеев В.В. Кополевич О.В. 1986. Закономерности распространения и трансформации амазонских вод в в прилегающем районе Атлантического океана. Препринт № 1. – М.: Ин-т океанол. 60 с.
- Мюльберг А.А. 2004. Фолдинг белка. СПб: Изд-во СПбГУ. 156 с.
- Наточин Ю.В. 2005. Роль ионов натрия как стимула в эволюции клеток и эволюции многоклеточных животных // Палеонтол. журн. № 4. С. 19–24.
- Наточин Ю.В. 2007. Физиологическая эволюция животных: натрий – ключ к разрешению противоречий // Вестник РАН. Т. 77. № 11. С. 999–1010.
- Наточин Ю.В., Ахмедов А.С. 2005. Физиологические и палеогеохимические аргументы новой гипотезы стимула эволюции

- эукариот и многоклеточных животных // Доклады РАН. Т. 400. № 6. С. 836–839.
- Оно С. 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Наука. 227 с.
- Орбели Л.А. 1961. Эволюционные принципы в применении к центральной нервной системе. М.: Изд-во АН СССР. С. 166–262.
- Петров Ю.П., Шишкин В.И. 1993. Управление и диагностика функциональных систем. Методические указания к курсу Функциональные системы. Ч.2. СПб: Изд-во СПбГУ. 53 с.
- Планк М. 1966. Происхождение и влияние научных идей // Единство физической картины мира. М. С. 183–199.
- Полак Л.С. (ред.). 1959. Вариационные принципы математики. М.: Физматгиз. 923 с.
- Полежаев В.И., Соболева Е.Б. 2003. Гидродинамика околокристических жидкостей // Природа. № 10. С. 17–26.
- Поленов А.Л., Кулаковский Э.Е. 1993. Происхождение и эволюция нейроэндокринных клеток и нейрогормональной регуляции у Metazoa // Нейрофизиология. Кн. 1., Ч. 1. СПб: Наука. С. 13–31.
- Проссер Л. 1977. Сравнительная физиология животных. Т. 1. М.: Мир. 708 с.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русск. энтомол. о-ва. Т. 73. С. 1–107.
- Серебровский А.С. 1973. Некоторые аспекты органической эволюции. М.: Наука. 168 с.
- Смуров А.О. 2006. Соленостные адаптации инфузорий рода *Paramecium* (Ciliophora, Penniculia): Автореф. канд. дисс. – СПб: Зоол. ин-т. РАН. 24 с.
- Смуров А.О., Комендантов А.Ю., Халаман В.В. 2008. Соленостный толерантный полигон *Nereis pelagica* (Polychaeta, Nereididae) // Зоология беспозвоночных. Т. 5. Вып. 1. С. 9–16.
- Смуров А.О., Подлипаева Ю.И., Гудков А.В. 2007. Белок теплового шока семейства Hsp70 у эвригалинной инфузории *Paramecium nephridiatum* и его участие в адаптации к изменению солености среды // Цитология. Т. 49. № 4. С. 292–295.

- Суплатов Д.А. 2005. рН-зависимость активности и стабильности бактериальных пенициллинацилаз // Доклады на юбилейном заседании, посвященном 200-летию Московского общества испытателей природы. – М. С. 48–62.
- Тахтаджян А.Л. 1998. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб: Изд-во СПб химико-фарм. акад. 117 с.
- Тобиас В.И. 2004. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма // Труды. Русск. энтомол. о-ва. Т. 75. С. 1–148.
- Тыщенко В.П. 1977. Физиология фотопериодизма насекомых // Труды Всесоюзн. Энтомол. общ-ва. Т. 59. С. 1–154.
- Тыщенко В.П. 1992. Введение в теорию эволюции. СПб: Изд-во СПбГУ. 240 с.
- Уоддингтон Л.Х. 1970. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены. М.: Мир. С. 11–38.
- Хлебович В.В. 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды // Журн. общ. биол. Т. 23б, № 2. С. 90–97.
- Хлебович В.В. 1966. Зависимость изменений оптической плотности растворов тканевых белков некоторых пресноводных животных от солености среды // Цитология. Т. 8. № 3. С. 401–403.
- Хлебович В.В. 1973. Активность *Hydrobia ulvae* (Pennant) и планул *Aurelia aurita* (L.) при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды // Доклады АН СССР. Т. 208. № 5. С. 1221–1223.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
- Хлебович В.В. 1976. Активность некоторых беломорских беспозвоночных при раздельном изменении ионной силы и общей осмотической концентрации среды // Соленостные адаптации водных организмов Л.: Изд-во Зоол. ин-та. С. 220–231.
- Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 135 с.
- Хлебович В.В. 1986. К биологической типологии эстуариев Со-

- ветского Союза // Труды Зоол. ин-та. Т. 141. С. 5–16.
- Хлебович В.В.* 1990. Изучение солёностных отношений // Методы изучения двусторчатых моллюсков. Л.: Изд-во Зоол. ин-та. С. 87–100.
- Хлебович В.В.* 1999. Адаптивные нормы и генетические триады // Эволюционная биология: история и теория. СПб.: Изд-во СПб филиала Инст. истории естествознания и техники РАН и СПб о-ва естествоиспыт. С. 93–101.
- Хлебович В.В.* 2002а. Адаптации особи и клона: механизмы и их роли в эволюции // Успехи совр. биол. Т. 122. С.16–25.
- Хлебович В.В.* 2002б. Долговременное привыкание как частный случай акклимации // Докл. РАН. Т. 384. С. 139–141.
- Хлебович В.В.* 2004. Особь как квант жизни // Фундаментальные зоологические исследования: теория и методы. М.–СПб: КМК. С. 144–152.
- Хлебович В.В.* 2005. Уровни гомойотермии и гомойоосмии и вероятные причины, их определяющие // Журн. общей биол. Т. 66. № 5. С. 431–435.
- Хлебович В.В.* 2006. Новое окно в эпигенетику // Природа. № 7. С. 22–29.
- Хлебович В.В.* 2007. Уровни гомеостаза // Природа. № 2. С. 61–65.
- Хлебович В.В.* 2009. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Труды Зоол. ин-та. РАН. Приложение № 1. С. 219–231.
- Хлебович В.В., Аладин Н.В.* 2010. Фактор солёности в жизни животных // Вестник РАН. Т. 80. № 5–6. С. 527–532.
- Хлебович В.В., Ардабьева А.Г., Катунин Д.Н., Татаринцева Т.А.* 1989. Корреляция между величиной солёности, концентрацией кремния и развитием фитопланктона // Труды Зоол. ин-та. Т. 196. С.51–63.
- Хлебович В.В., Бергер В.Я.* 1975. Некоторые аспекты изучения фенотипических адаптаций // Журн. общей биол. Т. 36. № 1. С. 11–25.
- Хлебович В.В., Дегтярев А.В.* 2003. Механизмы образования

- оборонительных морф у *Euplotes aediculatus* (Ciliata, Hypotrichida) // Докл. РАН. Т. 392. С. 571–573.
- Хлебович В.В., Дегтярев А.В. **2005а**. Механизмы образования оборонительных морф у *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae, Scenedesmaceae) // Докл. РАН. Т. 403. С. 715–717.
- Хлебович В.В., Дегтярев А.В. **2005б**. Механизм образования оборонительных морф у *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniida) // Докл. РАН. Т. 404. С. 139–141.
- Хлебович В.В., Комендантов А.Ю. **1985**. О физиологически пресноводных беспозвоночных морского происхождения // Журн. общей биол. Т. 46. № 3. С. 331–335.
- Хлебович В.В., Комендантов А.Ю. **1986**. Низкая осмотическая концентрация крови как общее свойство двустворчатых моллюсков, проникающих в пресные воды // Труды Зоол. ин-та. Т. 152. С. 50–56.
- Хлебович В.В., Кулангиева Л.В., Дегтярев А.В. **2004**. Влияние актиномицина D на солёностную акклимацию *Paramecium calkinsi* // Известия РАН, сер. Биол. № 1. С. 5–7.
- Хлебович В.В., Луканин В.В. **1967**. Продолжительность жизни сперматозоидов некоторых беломорских беспозвоночных в воде различной солёности и температуры // Доклады АН СССР. Т. 176, № 2. С. 460–462.
- Хлебович В.В., Луканин В.В. **1970**. Выживаемость сперматозоидов некоторых моллюсков в морской воде разной солёности // Доклады АН СССР. Т. 192, № 1. С. 203–204.
- Хлебович В.В., Луканин В.В. **1980**. Динамика синтезов РНК и митохондриальных синтезов в процессе адаптации планулы *Aurelia aurita* к изменению среды по данным ингибиторного анализа // Теоретическое и практическое значение кишечнорастных. Л.: Изд-во ЗИН АН. С. 123–130.
- Хлебович В.В., Львова Т.Г. **1974**. Солёностный преферендум беломорской гидробии *Hydrobia ulvae* // Зоол. журн. Т. 52. № 2. С. 75.
- Хлебович В.В., Орфеев Ю.Ф. **1975**. Об экологическом стимуле протозойной колониальности и становления многоклеточности // Проблемы эволюции. Т. 4. Новосибирск: Изд-во АН СССР. С. 11–14.
- Хлебович В.В., Селеннова Т.В. **1999**. Солёностная акклимация

- эвригалинных инфузорий *Fabrea salina* и *Condylostoma arenarium* (Ciliophora Heterotrichida) // Зоол. журн. Т. 78. № 2. С. 142–145.
- Хлебович В.В., Фокин С.И., Селеннова Т.В. 1999. Солёностная акклимация эвригалинных инфузорий *Paramecium calkinsi* и *P. woodruffi* (Ciliophora Hymenostomatida) // Зоол. журн. Т. 78. № 4. С. 421–425.
- Цурикова А.П., Шульгина Е.Ф. 1964. Гидрохимия Азовского моря. Л.: Гидрометеоиздат. 258 с.
- Чураев Р.Н. 2005. Контуры неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // Журн. общей биол. Т. 66. С. 99–122.
- Шапошников Г.Х. 1987. Образование комплексов близких форм и их изучение у тлей (Homoptera, Aphididae) // Зоол. журн. Т. 66. С. 1196–1208.
- Шапошников Г.Х. 1990. Различия в жизненных циклах и адаптивных тактиках между близкими формами тлей (Homoptera, Aphididae) // Энтومол. обозрение. Т. 69. С. 264–280.
- Шишкин М.А. 1984. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (Еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука. С. 196–216.
- Шишкин М.А. 1988а. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология М.: Недра. С. 142–169.
- Шишкин М.А. 1988б. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология М.: Недра. С. 169–209.
- Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюции // Онтогенез. Т. 37. С. 179–198.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т. 1. С. 509–528.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. М.: Наука. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 228 с.
- Шмидт П.Ю. Анабиоз. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 376 с.

- Шорыгин А.А. 1952.** Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 268 с.
- Ярвекюльг А.А. 1979.** Донная фауна восточной части Балтийского моря. Таллинн: Валгус. 382 с.
- Andersen N.M. 1993.** The evolution of wing polymorphism in water striders (Gerridae): a phylogenetic approach // *Oikos*. Vol. 67. P. 433–443.
- Aoki S., Myazaki M. 1985.** Larval dimorphism in Hormaphidinae and Pomaphidinae aphids in relation to the function of defending their colonies // *Evolution and biosystematics of Aphids*. Wrocław: Zakład narodowy im. Osoloińskich. P. 337–338.
- Attrill M.J. 2002.** A testable linear model for diversity trends in estuaries // *Journ. Animal. Ecol.* Vol. 71. P. 262–269.
- Beitinger T.L., Bennett W.A. 2000.** Quantification of the role of acclimation temperature in temperature tolerance of fishes // *Environmental Biology of Fishes*. Vol. 58. P. 277–288.
- Black A.R. 1993.** Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: life history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus* // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 8. P. 986–996.
- Boraas M.E., Seale D.V., Boxhorn J.E. 1998.** Phagotrophy by a flagellate selects for colonial prey. A possible origin of multicellularity // *Evolutionary Ecology*. Vol. 12. P. 153–164.
- Brönmark C., Pettersson L. 1994.** Chemical cues from piscivores induce a change in morphology in crucian carp // *Oikos*. Vol. 67. P. 396–402.
- Bulger A.J., Hayden B.P., Monaco M.E., McCormic-Ray M.G. 1993.** Biology-based estuarine salinity zones derived from a multivariate analysis // *Estuaries*. Vol. 16. № 2. P. 311–322.
- Cannon W.B. 1932.** The wisdom of the body. New York.: Norton Company. 312 p.
- Cruz I.P. 1981.** Asterile defender in a polyembryonic hymenopterous parasite // *Nature*. Vol. 194. № 5840. P. 446–447.

- Dame R.F., Allen D.M. 1996.* Between estuaries and the sea // Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 200. P. 169–185.
- Davey C.B., Miller J., Nelson L.A. 1966.* Temperature-dependent anomalies in the growth of microorganisms // Journ. Bacteriol. Vol. 91. P. 1827–1830.
- Deaton L.E., Greenberg M.J. 1986.* There is no horohalini-
cum // Estuaries. Vol. 9, № 1. P. 20–30.
- Dittmar W. 1884.* Physics and Chemistry // Rep. Scient. Res. H. M. S. Challenger, 1873–1876. Vol. 1. 251 p.
- Drost-Hansen W. 1956.* Temperature anomalies and biological temperature optima in the process of evolution // Naturwissenschaften. Bd. 45. S. 512.
- Drost-Hansen W. 1969.* Structure of water near solid interfaces // Industr. Engin. Chemistry. Vol. 61. P. 10–47.
- Drost-Hansen W. 2006.* Vicinal hydration of biopolymers: cell biological consequences // Water and the cell (eds. G.H. Pollack, I.L. Cameron). The Netherlands, Springer Press. H. 175–217.
- Drost-Hansen W., Neill H.W. 1955.* Temperature anomalies in the properties of liquid water // Phys. Rev. (Abstr.). Vol. 100. P. 1800.
- Eugen'ev M.B., Garbuz D.G., Shilova V.Y., Zatsepina O.G. 2007.* Molecular mechanisms underlying thermal adaptation of xeric animals // Journ. Biosciences (Indian Acad. Sci.). Vol. 32. № 3. P. 489–499.
- Fry E.J., Brett J.R., Clawson G.N. 1942.* Lethal limits of temperature for young goldfish // Rev. Canad. Biol. 1. 1. S. 50–56.
- Fry E.J., Hart J.S., Walker K.F. 1946.* Lethal temperature relation for a sample of young speckled trout *Salvelinus fontinalis* // Publ. Ontario Fish. Res. Lab. Vol. 66. P. 8–35.
- Gilbert J.J. 1980.* Further observation on developmental polymorphism and its evolution in *Brachyonus calyciflorus* // Freshwater Biology. Vol. 10. P. 281–294.
- Goldschmidt R. 1940.* The material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press. 436 p.
- Hedgpeth J.W. 1959.* Some preliminary consideration of the bio-

- logy of inland mineral waters // Archivio oceanogr. limnol. Vol. 11 (Suppl.). P. 111–141.
- Hemmingsen A.M.* **1960**. The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms. Copenh.: Rep. Stenool. Memor. Hospital. Vol. 4. P. 7–58.
- Ho V.* **1964**. Identification and “induction” of interferon // Bacteriology Review. Vol. 28. P. 367–381.
- Kandel E.R.* **1976**. Cellular basis of the behaviour: an introduction to behavioral neurology // San Francisco: Freeman. 727 p.
- Kellis M., Birren B.W., Lander E.S.* **2004**. Proof and evolutionary analysis of ancient genome duplication in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* // Nature. Vol. 428. P. 617–624.
- Khlebovich V.V.* **1968**. Some peculiar features of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters // Marine Biology. Vol. 2. № 1. P. 47–49.
- Khlebovich V.V.* **1969**. Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state // Marine Biology. Vol. 2. № 4. P. 338–345.
- Khlebovich V.V.* **1996a**. On various types of antifreezes in active and resting stages of organisms // Hydrobiologia. Vol. 320. P. 81–82.
- Khlebovich V.V.* **1996b**. The susceptibility to loss of diapause capacity in hydrobionts of ephemeral waterbodies // Hydrobiologia. Vol. 320. P. 83–84.
- Khlebovich V.V., Abramova E.N.* **2000**. Some problems of crustacean taxonomy related to the phenomenon of horohalinity // Hydrobiologia, Belgium. Vol. 417. P. 109–113.
- Khlebovich V.V., Kondratenkov A.P.* **1973**. Stepwise acclimation – the method for estimation the potential euryhalinity of the gastropod *Hydrobia ulvae* // Marine Biology. Vol. 18. № 1. P. 6–8.
- Kinne O.* **1971**. Salinity – Invertebrates // Marine Biology. I. Pt. 2. N.Y., Sydney, Toronto: Wiley-Interscience. P. 683–995.
- Kirsch M.* **1956**. Ionic ratio of some of the major components in river diluted sea water in Bute and Knight inlets, British Columbia // Journ. Fish. Rep. Board Canada. Vol. 13, № 3. P. 273–289.

- Knudsen M. 1901.** Hydrographical tables. Copenhagen: G. E. C. Gad. 63 p.
- Kolbe R.W. 1927.** Über Einschlussmittel für Diatomeen // Z. Wiss. Mikrosk. Bd 44. S. 196–211.
- Krueger D.A., Dodson S.I. 1981.** Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex* // Limnol. Oceanogr. Vol. 26. P. 219–223.
- Lavergne M., Drost-Hansen W. 1966.** Discontinuities in slope of the temperature dependence of the thermal expansion of water // Naturwissenschaften . Bd. 43. S. 511–512.
- Loeb M.J. 1974.** Strobilation in the Chesapeake bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. III. Dissociation of the neck-inducing factor from strobilating polyps // Compar. Biochem. Physiol. Vol. 49A. P. 423–432.
- Loeb M.J., Haves D.K. 1981.** Strobilation in the Chesapeake bay sea nettle *Chrysaora quinquecirrha* .V. Neurons and neuro-secretion // Trans. Amer. Microscop. Soc. Vol. 100. P. 264–270.
- Lünning J. 1995.** Life-history responses to *Chaoborus* of spined and unspined *Daphnia pulex* // Journ. Plankton Research. Vol. 17. P. 71–84.
- Lürling M. 2003.** Phenotypic plasticity in the green algae *Desmodesmus* and *Scenedesmus* with special reference to the induction of defensive biology // Annales de limnologie. T. 39. P. 85–101.
- Mc'Lusky D.S., Elliott M. 2004.** The estuarine ecosystem: ecology, threats, management, 3-th ed. Oxford: Univ. Press. 214 p.
- Mitchell H.K., Houlahan M.D. 1946.** *Neurospora*. IV. A temperature sensitive riboflavinless mutant // Amer. Journ. Botany. Vol. 33. P.31–35.
- Morimoto R. 2002.** Dynamic remodeling of transcription complexes de molecular shaperons // Cell. Vol. 110. P. 281–284.
- Oppenheimer C.H., Drost-Hansen W. 1960.** A relationship between multiple temperature optima for biological systems and the properties of water // Journ. Bacteriol. Vol. 80.P. 21–24.
- Pettit L.D., Sukhno I., Buzko V. 2004–2008.** Ionic Strength Corrections for Stability Constants using Specific Interaction

- Theory. Ver. 2.0. // IUPAC–Academic Software–Aqua Solution Software (UK).
- Pora E.* **1939.** Sur le comportement des crustacés bracioures de la mer Noire aux variations de salinité de milieu ambient // Ann. sci. univ. Jassy. T. 25. Fasc. 1. P. 1–34.
- Pora E.* **1969.** L'importance du facteur rapique (équilibre ionique) pour la vie aquatique // Verh. Int. Ver. Limnol. Bd. 17. S. 970–986.
- Precht H., Basedow T., Bereck R., Lange F., Theede W., Wilke L.* **1966.** Reaktionen und Adaptationen wechselwarm Tiere nach einer Anpassungiemperature und der zeitliche Verlauf // Kieler Meeresforuntersuch. Bd. 13. № 4. S. 369–401.
- Remane A.* **1934.** Die Brackwasserfauna // Zool. Anz. (Suppl.). Bd. 7. S. 34–74.
- Repka S., Pihlajamaa K.* **1996.** Predator–induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: uncoupling morphological defenses and life history shifts // Hydrobiologia. Vol. 339. P. 67–71.
- Repka S., Walls M., Ketola M.* **1995.** Neck spine protects *Daphnia pulex* from predation by *Chaoborus*, but individuals with longer tailspine are at great risk // J. Plankton Research. Vol. 17. P. 393–403.
- Ritossa F.* **1962.** A new puffing pattern induced by heat and DNA // Experientia. Vol. 18. № 4. P. 568–571.
- Schlichting C.D., Pigliucci M.* **1998.** Phenotypic evolution. A reaction norm perspective. Sunderland: Sinauer. 387 pp.
- Schlieper C.* **1958.** Physiologie des Brackwasser // Die Binnen-gewässer. Bd. 22. S. 217–348.
- Sholkovitz E.R.* **1976.** Flocculation of dissolved organic and inorganic matter during the mixing of river water and seawater // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 40. P. 831–845.
- Sholkovitz E.R., Copland D.* **1981.** The coagulation, solubility and adsorption properties of Fe, Mn, Cu, Ni, Cd, Co and humic acids in a river water // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 45. P. 181–189.
- Smurov A.O., Fokin S.I.* **2001.** Use of salinity tolerance data for investigation of phylogeny of *Paramecium* (Ciliophora, Penniculia) // Protistology. Vol. 2. P. 130–138.

- Stemberger R.S., Gilbert J.J. 1987.* Defences of planktonic rotifers against predators // *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. Hanover: Univ. Press of New England. P. 227–247.
- Telesh I.V., Khlebovich V.V. 2010.* Principal processes within the estuarine salinity gradient: a review // *Marine Pollut. Bull.* Vol. 61. P. 149–155.
- Telesh I.V., Schubert H., Scarlato S.O. 2011.* Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohaliniacum of the Baltic sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 421. P. 1–11.
- Venice system. 1959.* Final resolution // *Archivio oceanogr. e limnol.* T. 11 (Suppl). P. 243.
- Waddington C.H. 1961.* Genetic assimilation // *Advances in Genetics*. Vol. 10. P. 257–283.
- Wittig H. 1940.* Über die Verteilung des Kalziums und der Alkalinität in der Ostsee // *Kieler Meeresforsch.* Bd. 3. Hf. 2. S. 460–496.
- Whittemore U.G., Jeffrey L.M., Debbrecht J.D. 1960.* Differential settling tendencies of clay minerals in saline waters. In: Swineford A. (Ed.). *Clays and clay minerals*. Proc. 7th Natl. Conv. Pergamon. New York. P. 1–79.
- Wolfe K.H., Shields D.C. 1997.* Molecular evidence for an ancient duplication of the entire yeast genome // *Nature*. Vol. 387. P. 708–713.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
1. Особь как квант жизни	7
Резистентность и толерантность	19
2. Главные абиотические факторы	27
2.1. Температура	27
2.2. Солёность	32
Правило Диттмара и его границы	32
Осадкообразование в градиенте солёности	40
Растворённый кремний в градиенте «река–море»	44
Внекишечное поглощение растворённых органических веществ	45
Осмотическая и рапическая составляющие солёности	47
Состав водных фаун в зависимости от солёности	49
Artenminimum и Norohalinicum	55
О некоторых особенностях эстуарных экосистем	58
Об эволюции солёностных отношений животных	60
От экологии пойкилоосмотиков к медицинской физиологии	63
3. Виды фенотипических адаптаций	66
3.1. Поведенческие реакции	66
3.2. Физиологическая регуляция	68
Терморегуляция	70
Осморегуляция	71
Регуляция pH	76
Общие принципы гомеостаза	78
3.3. Акклимация	80

3.4. Дискретные адаптивные нормы	89
Инфузория <i>Euplotes aediculatus</i>	93
Зеленая водоросль <i>Scenedesmus acutus</i>	93
Кладоцера <i>Daphnia pulex</i>	96
ДАН и клоны	105
ДАН и другие формы эпигенетической изменчивости	106
К эволюции эволюционных синтезов	107
3.5. Белки теплового шока (БТШ)	109
3.6. Биологический покой	111
3.7. Широтные миграции	116
4. Соотношение разных форм фенотипических адаптаций	117
Список литературы	125

Владислав Вильгельмович Хлебович

ЭКОЛОГИЯ ОСОБИ
(очерки фенотипических адаптаций животных)

Редактор Т. А. Асанович
Технические редакторы А. О. Смуров, А. В. Гудков
Дизайн обложки Г. А. Кузнецовой
Компьютерная верстка А. В. Гудков

Подписано к печати 26.12.2011. Формат 60×88 1/16.
Печать офсетная. Бумага офсетная.
Усл.-печ. л. Тираж 250 экз. Зак. №

Изготовлено в ООО «Полиграф экспресс»
194223, Санкт-Петербург, ул. Курчатова, 9