

И. В. Ивлева и М. И. Попенкина

ВЛИЯНИЕ ОБЩЕГО СОДЕРЖАНИЯ СОЛЕЙ В СРЕДЕ НА ТЕПЛОВУЮ УСТОЙЧИВОСТЬ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ ПОЛИХЕТ

Известно, что условия жизни в солоноватых водах неустойчивы и что из большого числа видов морских животных, проникающих в эту зону, выживают лишь формы, обладающие высокой адаптивной способностью. Своеобразные черты организации этих животных давно привлекали внимание исследователей, и к настоящему времени накоплено много данных, касающихся морфологических и физиологических особенностей отдельных представителей солоноватоводной фауны (A. Remane und C. Schlieper, 1958; M. Fontaine, 1960; A. E. Poga, 1960).

Исследования по определению солевых границ жизни животных, изменению их общего метаболизма, скорости сердцебиения и частоты дыхания, способности к ионной регуляции, проницаемости покровов тела и т. д. в средах гипо- и гипертонических свидетельствовали о том, что солоноватоводные организмы обладают регуляторными гомеостатическими механизмами, действие которых направлено на поддержание физиологических функций на некотором устойчивом уровне.

Вместе с тем, как справедливо указывает Кинне (O. Kinne, 1958b), имеется еще крайне недостаточное количество данных, которые помогли бы понять, «на каком уровне: энзимном, протоплазматическом, клеточном, органном или нервном» — проявляются первоначальные адаптивные изменения.

Среди выполненных в этом направлении исследований, относящихся к действию солевого фактора, следует отметить работы Уэлс и Ледингама (Wells and Ledingham, 1940), В. Савватеева (1952); Кинне (Kinne, 1954, 1956, 1958a), Шлипера и Ковальской (Schlieper und Kovalski, 1956), Ресхофта (Reshoft, 1961), Вернберга и др. (Vernberg and oth., 1963). Этими исследованиями установлены адаптации и на клеточно-тканевом уровне, хотя и не всегда отчетливо показано, относятся ли наблюдаемые реакции к простому ответу на внешние воздействия или к адаптациям типа «регуляции» и «приспособления» в понимании Проссера (C. L. Prosser, 1955).

В этой связи представлялось интересным проанализировать полученные нами данные по изменению тепловой чувствительно-

сти мышечной ткани полихет, подвергающихся акклимации к различным солевым условиям.

В ранее опубликованной работе (Ивлева, 1962) было установлено, что близкие в систематическом отношении виды полихет четко различаются по показателям тканевой теплоустойчивости, всегда более высоким у видов тропического и субтропического происхождения по сравнению с формами, расселенными в водах умеренных широт. Эти данные согласуются с положением В. Я. Александрова (1952) и Б. П. Ушакова (1958, 1959, 1961, 1963), рассматривающих тепловую устойчивость многоклеточных пойкилотермных животных как приспособительную реакцию клеток и образующих их белковых субстратов к температурным условиям существования. На большом материале сотрудниками Б. П. Ушакова установлено, что термофизиологические свойства клеток и тканей, сложившиеся за длительный срок формирования видов, оказываются достаточно консервативными и почти не изменяются в процессе индивидуальных приспособлений.

Анализ материалов по тепловой чувствительности мышечной ткани полихет, принадлежащих к одному и тому же виду, но обитающих в разных водоемах (Черное и Средиземное моря), свидетельствовал, что величины клеточной терморезистентности у них, в противоположность многим другим морским беспозвоночным (Ушаков, 1956, 1956а, 1959; Шляхтер, 1959; Джамусова, 1960; Жирмунский, 1960), не являются стабильными. Так, в популяциях *Nereis diversicolor* и *Nephtys hombergii* Черного моря особи обладали тканью, характеризующейся более низкой теплоустойчивостью по сравнению с особями тех же видов, населяющих тунисские прибрежные воды. Разница в тканевой устойчивости средиземноморских и черноморских животных в среднем достигала 1,9—2,6 раза. При акклимации черноморских полихет к воде Средиземного моря величины терморезистентности ткани не совпадали с таковыми у средиземноморских особей, равно как акклимированные к черноморской воде средиземноморские животные обладали показателями, отличными от особей Черного моря.

Можно было предположить, что отсутствие видовой специфичности термической устойчивости ткани в данном случае определялось различиями в адаптивных свойствах мышечных клеток, обусловленных длительным существованием животных в неравноценных условиях. Поскольку Черное и Средиземное моря обнаруживают существенные отличия в температурном и солевом режимах, представляло интерес специально исследовать действие данных факторов на изменение терморезистентных свойств ткани. В настоящей работе приводятся материалы, характеризующие зависимость термической устойчивости мышечной ткани полихет от изменения общего содержания солей в среде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены на двух близких видах nereid — *Nereis diversicolor* O. F. Muller и *Nereis succinea* Leuckart, обитающих в Черном море в районе Севастополя. *N. diversicolor* собирався в мелководных заиленных участках Камышовой бухты с соленостью воды 17—19‰, *N. succinea* — в отшнурованных от залива лагунах в районе Инкермана, в которых концентрация солей была несколько выше и составляла 19—21‰. В лабораторных условиях при комнатной температуре животных акклимировали к морской воде различной солености. Срок акклимации в основном равнялся 5 суткам. Специальная серия опытов была поставлена для определения скорости изменения изучаемой реакции при кратком и длительном привыкании червей к измененным осмотическим условиям.

Среда с определенным содержанием солей приготавливалась из воды Ионического моря (39‰), разбавляемой в соответствующих пропорциях дистиллированной водой до 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 и 40‰.

По окончании срока акклимации у каждой группы nereid измерялась чувствительность мышечной ткани (отпрепарированные кусочки кожно-мышечного мешка) к повреждающему действию летальных температур. Метод измерения теплоустойчивости, разработанный Лабораторией сравнительной цитологии Института цитологии АН СССР (Ушаков, 1959, 1961) и несколько видоизмененный нами применительно к изучению полихет, равно как и количественная обработка полученных данных, описаны ранее (Ивлева, 1962).

Для характеристики тканевой чувствительности использованы значения обоих коэффициентов уравнения.

$$m = m_0 e^{-kt}$$

или

$$\ln m = \ln m_0 - kt,$$

где k является угловым коэффициентом прямых, построенных в полулогарифмической системе координат. Параметр k отражает термолабильные свойства ткани, т. е. показывает, на какую величину смещается теплоустойчивость при изменении температуры на один градус. Показатель $\ln m_0$ представляет точку пересечения экспериментальной прямой с нулевой ординатой. Поскольку эта точка не имеет биологического смысла, в некоторых случаях мы сравнивали точки пересечения линии с ординатой, расположенной в зоне экспериментальных температур, например 42°. При суждении об уровне теплоустойчивости мы пользовались еще одним показателем τ ($\tau = \frac{\ln m_0}{k}$), численно равным температуре, при которой ткань живет одну минуту.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Изменения чувствительности мышечной ткани *N. diversicolor* и *N. succinea* к воздействию летальных температур при различной солености иллюстрируется рис. 1, а также табл. 1, в которой приводятся значения коэффициентов, вычисленные на основании

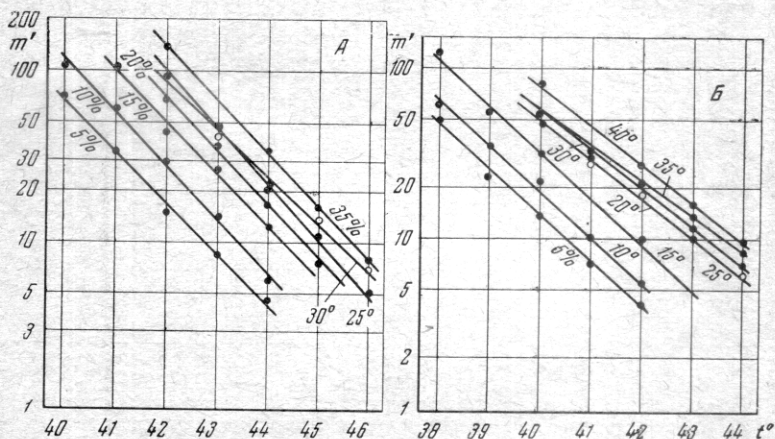


Рис. 1. Изменение тепловой устойчивости мышечной ткани *N. succinea* (А) и *N. diversicolor* (Б) в зависимости от солености. По оси абсцисс — температура. По оси ординат — логарифм времени потери возбудимости мышечной ткани в мин.

полученных экспериментальных точек. Можно видеть, что в обоих случаях общий уровень тканевой устойчивости закономерно повышался по мере увеличения содержания солей в среде.

Таблица 1

Показатели тепловой устойчивости *N. diversicolor* и *N. succinea* при разной солености

Вид	Показатель	Соленость, ‰								Контроль *
		5	10	15	20	25	30	35	40	
<i>N. diversicolor</i>	$\ln m_0$	26,95	27,05	28,42	24,28	25,85	26,93	22,08	26,14	30,97
	k	0,608	0,602	0,624	0,509	0,548	0,569	0,452	0,543	0,687
	τ	44,29	44,93	45,57	47,66	47,20	47,31	48,81	48,14	45,68
<i>N. succinea</i>	$\ln m_0$	31,74	33,51	33,91	36,75	34,98	31,84	35,41	—	37,24
	k	0,689	0,719	0,714	0,773	0,725	0,652	0,725	—	0,785
	τ	46,09	46,63	47,48	47,55	48,26	48,86	48,84	—	47,45

* Для *N. diversicolor* — 18‰, для *N. succinea* — 20‰.

Эта зависимость установлена на животных, привыкающих к новым солевым условиям в течение 5 дней. Представляло интерес проследить изменение в реакции на протяжении разных сроков акклимации, поскольку характер физиологического ответа ткани мог зависеть не только от силы фактора, но и продолжительности его воздействия. Материалы в этом отношении получены были на одном виде — *N. diversicolor*. В опытах испытаны две солевые концентрации: 10‰ и 40‰, т. е. среды, которые по общему содержанию солей отличались от нормы в ту и другую стороны примерно в два раза. Акклимация продолжалась от нескольких часов до многих дней.

На рис. 2 представлены данные по тепловой устойчивости мышц *N. diversicolor*, акклимированных к 40‰. Положение экспериментальных точек показывает, что при непосредственном перенесении животных в среду с повышенной концентрацией солей (7 часов акклимации) их ткань становится менее чувствительной к воздействию летальных температур. По положению линий теплоустойчивости на рисунке видно, что при этом нарушается характер возбудимости ткани, ибо прямая имеет иной угол наклона (показатель $\ln m_0$). По мере удлинения срока существования нереид в измененных условиях (3, 5, 7 дней акклимации) уровень теплоустойчивости становится все большим и к концу срока акклимации максимально отличается от исходной величины. Наоборот, коэффициент регрессии K постепенно возвращается к норме. Процесс акклимации заканчивался примерно через 7 дней: линии теплоустойчивости, существенно отличающиеся по положению и углу наклона при акклимации менее 7 суток, показывают почти полное совпадение на 7-е и 69-е сутки. Особенно изменения показателей $\ln m_0$, K и τ в продолжение указанных сроков представлены на рис. 3.

Перемещение животных в гипотоническую по сравнению с нормой среду также вызывало быстрое изменение уровня тепловой устойчивости мышечной ткани (рис. 4), заметно понижающегося в первые дни жизни червей в воде соленостью 10‰. Однако с увеличением времени действия данных условий наблюдалось постепенное повышение теплоустойчивости клеток. Как следует из рисунка, графически почти не заметны изменения коэффициента ни в первые, ни в последующие дни акклимации. Аналитически небольшие смещения значений этого параметра обнаруживаются лишь во втором знаке (рис. 5), что по сравнению с изменениями этого коэффициента при акклимации червей к 40‰ являются исчезающе малыми величинами.

Результаты данных опытов убеждают в различном характере влияния гипо- и гипертонических условий на терморезистентные свойства ткани черноморских нереид и дают возможность судить о примерных сроках установления устойчивого состояния при заданных ситуациях. Вместе с тем, на основании полученных

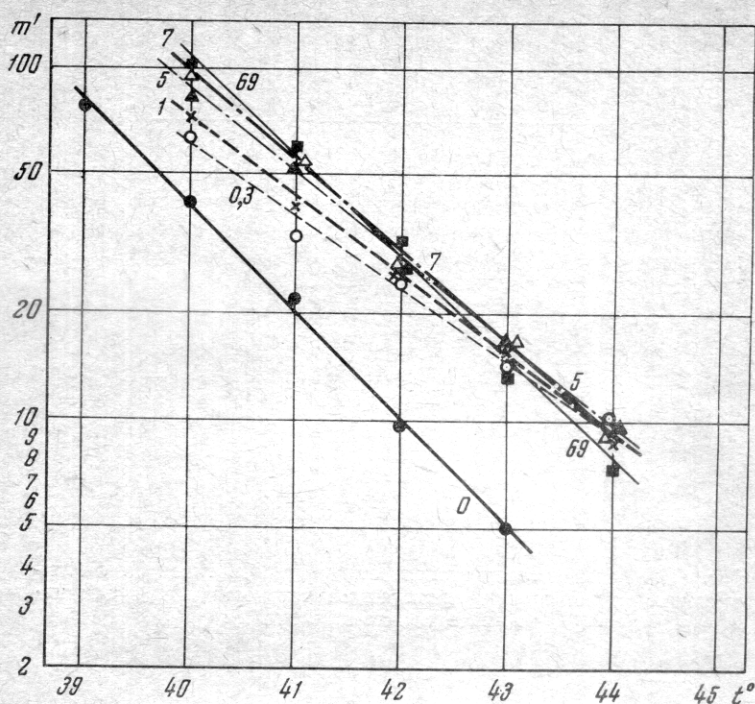


Рис. 2. Изменение теплоустойчивости мышечной ткани *N. diversicolor* при разных сроках акклимации животных к солености 40‰

Цифры у линий — срок акклимации в сутках. Жирная линия — исходная теплоустойчивость в морской воде 18‰

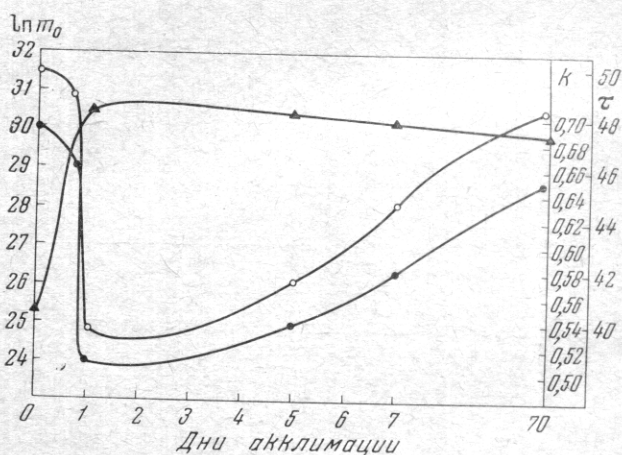


Рис. 3. Изменение показателей теплоустойчивости мышечной ткани *N. diversicolor* при разных сроках акклимации к солености 40‰

Светлые кружки — $\ln m_0$, черные кружки — K , треугольники — τ

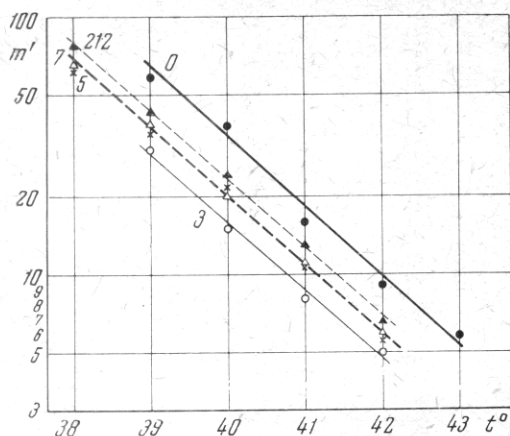


Рис. 4. Изменение теплоустойчивости мышечной ткани *N. diversicolor* при разных сроках акклимации к солености 10‰. Обозначения те же, что и на рис. 2

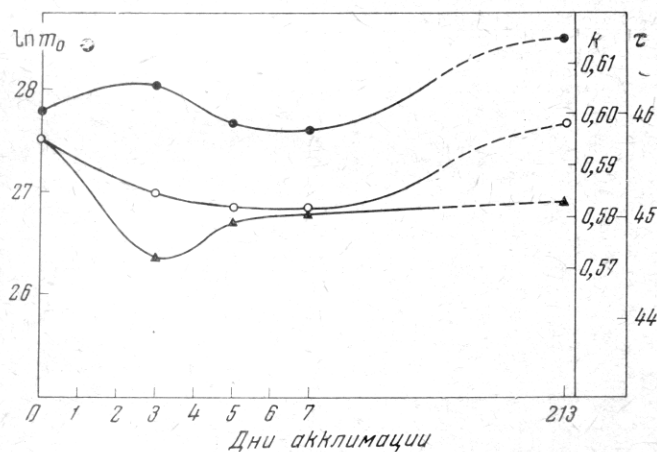


Рис. 5. Изменения показателей теплоустойчивости мышечной ткани *N. diversicolor* при разных сроках акклимации к солености 10‰. Обозначения те же, что и на рис. 3.

материалов трудно заключить о наличии реакций с явно выраженными адаптивными свойствами, ибо в том и другом случае изменение показателей теплоустойчивости могло быть результатом простого физико-химического ответа. Более определенное

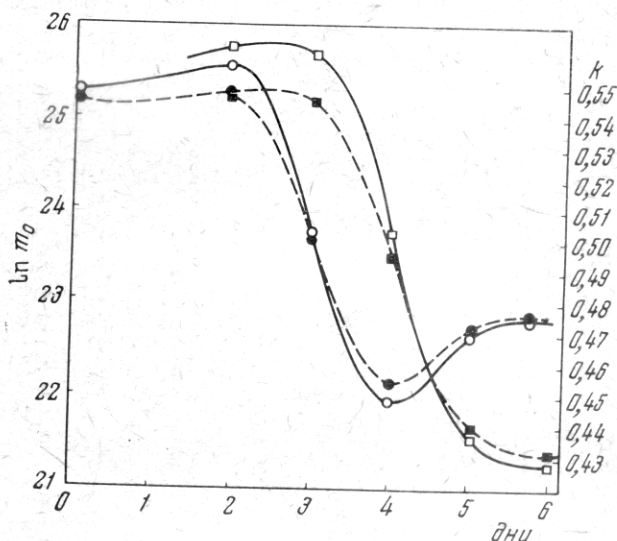


Рис. 6. Изменения показателей теплоустойчивости мышечной ткани *N. diversicolor* при разных сроках акклимации к солености 35‰ и измеренных: *a* — в среде акклимации (квадраты); *б* — при исходной солености 18‰ (кружки). Черные значки — *k*; светлые значки — $\ln m_0$

суждение о наблюдаемых явлениях могло иметь место, если сравнивать величины теплоустойчивости не только у ткани в среде акклимации, но и при помещении ее в исходную морскую воду с соленостью 18‰.

Исследования в этом направлении проведены также с *N. diversicolor*, содержащимися от 2 до 6 дней при солености 35‰. Препараты кожно-мускульного мешка, приготовленные по окончании каждого срока акклимации, подвергались нагреву при летальных температурах при 35 и 18‰.

Как видно из табл. 2, во всех случаях ткань животных, акклимированных к 35‰, теряла возбудимость быстрее при солености 18‰, но продолжительность ее жизни все же была значительно выше контроля (0 дней акклимации). Кроме того, на протяжении всего срока акклимации характер изменения обоих показателей ($\ln m_0$ и *k*) у препаратов, испытанных в 18‰ и 35‰, оказался весьма сходным (рис. 6).

Таблица 2

Время потери возбудимости (в мин.) мышечной ткани *N. diversicolor*, акклимированных к воде соленостью 35‰.

Теплоустойчивость ткани к воздействию летальных температур 39—42° измерена: А — в среде акклимации (35‰); Б — при помещении ткани в исходную морскую воду (18‰)

t°, С		Срок акклимации в днях					
		0	2	3	4	5	6
39	А	—	83,7	81,0	82,0	78,5	79,6
	Б	54,3	68,2	66,6	69,8	68,2	72,8
40	А	—	49,0	51,6	55,6	53,2	56,0
	Б	31,7	38,7	33,7	42,4	43,0	45,8
41	А	—	28,7	25,2	31,8	34,0	36,7
	Б	18,7	22,3	21,2	25,0	26,5	27,0
42	А	—	16,2	16,7	19,0	21,0	21,7
	Б	10,5	13,2	14,5	18,3	16,6	17,8

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Приведенные материалы свидетельствуют о значительном смещении общего уровня тканевой теплоустойчивости полихет под влиянием солености. Этот факт отмечался рядом исследователей и для других морских беспозвоночных (Савватеев, 1952; Шлипер и Ковальская, 1956; Резхофт, 1960; Дрегольская, 1961; Жирмунский, 1962). В результате этого явления высказывалось мнение, что клеточная резистентность в большей мере зависит не от общего содержания солей в среде, но ее ионного состава (Шлипер и Ковальская, 1956; Закс и Соколова, 1960; Бандас и Бобович, 1961). Шлипер и Ковальской удалось поддерживать активность изолированной жаберной ткани *Mytilus edulis* на постоянном уровне даже в условиях значительного разведения морской воды, если концентрация ионов кальция оставалась неизменной. Отсюда авторы сделали заключение, что реактивность ткани находится в прямой зависимости от содержания в среде кальция.

Если принять точку зрения Шлипер и Ковальской, то каждое повышение общей концентрации солей в воде (а следовательно, и кальция) в наших опытах должно было вызывать адекватное изменение и в реакции теплоустойчивости. Вместе с тем были получены следующие данные. При увеличении общей солености с 5 до 10‰, с 10 до 20‰, с 15 до 30‰, с 20 до 40‰ терморезистентность ткани соответственно повышалась в 1,4, 2,8, 2,2, 1,6 раз у *N. diversicolor* и в 1,6, 2,4 и 1,7 раз у *N. succinea*.

Разница в показателях термической устойчивости ткани

у *N. diversicolor*, обитающего в Средиземном море, в этих же диапазонах была иной: в границах 10—20‰ реакция изменялась в 4,7 раз, 15—30‰ — в 5,3 раза, 20—40‰ — в 2,6 раз.

Эти факты заставляют предполагать, что положение, высказанное Шлипер и Ковальской, не имеет универсального значения и справедливо лишь для отдельных случаев, например для небольших отклонений солевого режима от нормы.

Различная степень смещения показателей теплоустойчивости черноморских и средиземноморских полихет могла обуславливаться воздействием рапического фактора (Poga, 1960, 1962; Fontain, 1960). Воды Черного и Средиземного морей отличаются не только количественным содержанием отдельных ионов, но и соотношением сумм одновалентных и двухвалентных катионов.

Вместе с тем по характеру изменения реакций у тех и других животных следовало заключить, что не только специфика ионного состава вод сказывалась на функциональном состоянии тканевых элементов. Существенным могло оказаться влияние предшествующих адаптаций черноморских и средиземноморских животных к конкретным условиям их постоянных мест обитания. Имеется много примеров, показывающих, что отдельные популяции животных, длительно обитая в тех или иных условиях, оказываются хорошо приспособленными именно к этим условиям и отклонения от последних в каждом случае вызывают неравные изменения в их функциональных особенностях (Smith, 1955; Беляев, 1957; Rao, 1958).

Действительно, если измерить величины тканевой теплоустойчивости у полихет, однородных по своим адаптивным свойствам (например, *N. diversicolor* Черного моря) в черноморской и средиземноморской воде равной солености (приготовленной путем разбавления дистиллированной водой или медленного испарения), но сохраняющих присущие им соотношения ионов, то трудно обнаружить сколько-нибудь существенные различия (табл. 3). Вместе с тем четко проявляется неравная степень реагирования мышечных клеток на знак изменения солевых условий у животных, приспособленных к существованию в соленых (Средиземное море) и слабосоленых (Черное море) водах. Величины, характеризующие терморезистентные свойства мышечной ткани *N. diversicolor*, обитающего в Черном море, при разведении воды примерно в два раза показывают, что ткань становилась заметно более чувствительной к воздействию летальных температур только в первые дни акклимации (см. рис. 4 и 5). В последующее время ее теплоустойчивость постепенно повышалась. По постоянным значениям коэффициента регрессии k можно в какой-то мере считать, что нарушения функциональных свойств клеток было менее существенным.

Иная тенденция обнаруживается при повышении концентрации солей в среде (см. рис. 2 и 3). В этом случае оба показателя,

Таблица 3

Время потери возбудимости (в мин.) мышечной ткани *N. diversicolor*, акклиматизированных к воде Черного и Средиземного морей разной солености. Срок акклимации 5 дней

Вода	Соленость (S, ‰)	Температура, °C				
		39	40	41	42	43
Черноморская	10	50,8	23,2	12,3	5,4	—
Средиземноморская		44,8	21,6	10,7	5,5	—
Черноморская	35	—	60,8	33,0	21,0	12,4
Средиземноморская		—	62,7	34,0	23,7	13,0

характеризующие термофизиологические свойства ткани, резко отклонялись от исходной величины. В первые дни влияние новых условий особенно сильно сказывалось на параметре k , но он довольно быстро возвращался к норме. Наоборот, уровень теплоустойчивости повышался постепенно и достигал максимального отличия от исходного в конце срока акклимации.

Таким образом, у черноморских полихет снижение содержания солей в среде вызывало менее существенные изменения функциональных свойств ткани, обнаруживающих тенденцию возвращения к нормальному состоянию в процессе акклимации.

Особенности изменения реактивных качеств ткани средиземноморских полихет при снижении солености воды примерно в два раза (с 38,6 до 18,2‰) (Ивлева, 1962) напоминали описанные выше изменения в реакциях тканевых элементов черноморских животных в гипертонических условиях. Процесс характеризовался лишь заметным отклонением по обоим показателям, но имел обратный знак действия.

Различный характер реакции ткани у черноморских и средиземноморских животных весьма показателен.

Длительное существование полихет при определенных условиях определяет тот или иной уровень функционального состояния их тканей и то обстоятельство, что степень смещения его оказывается неодинаковой у особей одного вида, но существующих в неравных солевых условиях, свидетельствует о различной исходной активности механизмов, непосредственно участвующих в регулировании внутреннего состояния клеток.

Функциональные изменения, возникающие в тканях полихет, следует рассматривать как адаптивные реакции, направленные на поддержание физиологической активности животных на уровне, благоприятном для их нормального существования. В этом убеждает нас характер изменений показателей теплоустойчивости ткани, хорошо прослеживаемый на рис. 3, 5 и 6. Ход кривых здесь

отражает типичный адаптационный процесс (Prosser, 1955), при котором функциональные нарушения, значительные в первые часы и дни действия измененных условий, постепенно сглаживаются и через определенный срок намечается четкая тенденция к установлению реакции на новом устойчивом уровне. Последний

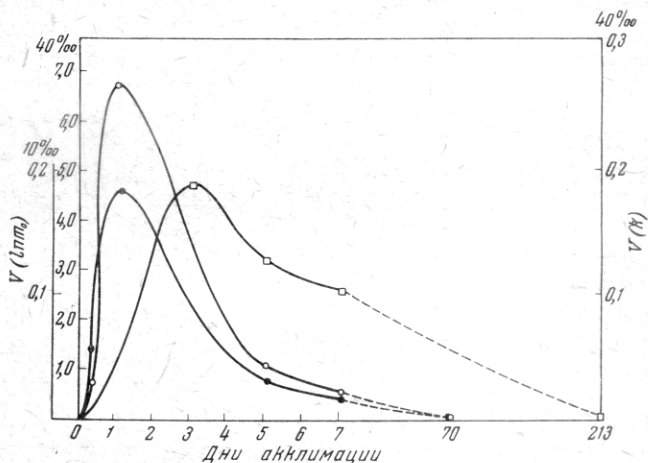


Рис. 7. Скорость изменения показателей тепловой устойчивости мышечной ткани *N. diversicolor* при разных сроках акклимации к 10‰ (квадраты) и 40‰ (кружки). Черные значки — V_k ; светлые значки — $V(\text{mm}_0)$. V_k при 10‰ во всех случаях практически равнялась нулю и на графике не нанесена

оказывался более низким по сравнению с нормой при акклимации червей к разбавленной воде и более высоким в повышенной солености. В том и другом случае устойчивое состояние достигалось примерно в равные сроки, но скорость совершающихся процессов, как следует из данных рис. 7, во много раз выше при воздействии гипертонической среды¹. По-видимому, вообще чем сильнее соленость отличается от исходной, т. е. чем более мощным является действующий фактор, тем выше оказывается скорость ответных реакций.

Полученные материалы свидетельствуют, таким образом, о том, что тепловая устойчивость мышечной ткани полихет претерпевает заметные изменения под влиянием условий солености и эти изменения носят черты адаптивных реакций. Однако механизм наблюдаемых процессов остается неясным.

Реакция теплоустойчивости интактных *N. diversicolor* при изменениях солености в тех же диапазонах и при том же сроке

¹ Кривые для 40 и 10‰ даны в разных масштабах, отсюда внешне кажется, что скорость реакции при 10‰ больше, чем при 40‰.

акклимации, равном 5 дням, носили иной характер. Максимально высокими толерантными свойствами животные обладали в границах обычной для их жизни солености 15—20‰ (рис. 8). Они теряли свою теплоустойчивость в равной мере как при снижении, так и повышении солевых концентраций.

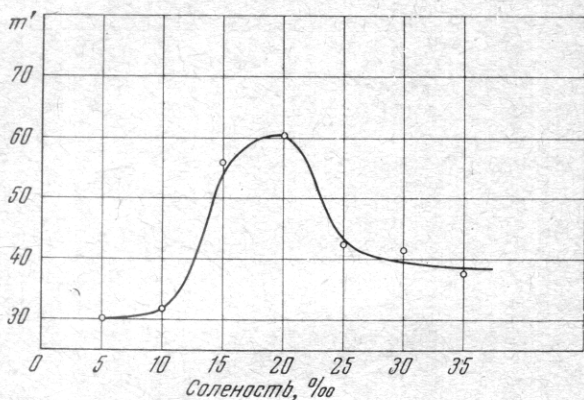


Рис. 8. Устойчивость к летальной температуре 40° интактных *N. diversicolor*, акклимированных в течение 5 дней к разной солености

Абсцисса — соленость воды. Ордината — срок жизни червей в мин.

В изменении уровня тканевой теплоустойчивости можно было усматривать опосредованное влияние процессов осморегуляции. Вместе с тем известно (Schlieper, 1929; Ellis, 1937; Beadle, 1937, 1957; Зенкевич, 1938; Krogh, 1939; Fretter, 1955; Smith, 1957; Hohendorf, 1963), что осморегулирующий механизм *N. diversicolor* весьма совершенен. В широком диапазоне солености (от 7‰ до 40‰) эти нереиды обладают изоосмотическим типом регуляции, поддерживая осмотическое давление полостной жидкости на уровне концентрации солей во внешней среде. Это равновесие, однако, достигается не сразу, но в процессе привыкания животных к новой обстановке. Непосредственное перемещение нереид в воду пониженной и повышенной солености приводит к заметному изменению содержания воды в их теле (Schlieper, 1929; Зенкевич, 1938), а следовательно, и в клетках тканей. Этот процесс не может не сказаться на теплоустойчивости белковых комплексов протоплазмы клеток, ибо одним из моментов, определяющих денатурационные свойства белков, является степень их гидратации (Precht, Christophersen, Hensel, 1955).

Изменение содержания воды в теле *N. diversicolor* при их акклимации к разной солености (рис. 9) ¹ свидетельствует о значи-

¹ Измерения проведены студенткой Белорусского университета Е. П. Мокроусовой.

тельных сдвигах против нормы лишь в первые дни; затем различия нивелируются. Если бы степенью гидратации протоплазматических белков определялись термофизиологические свойства мышечной ткани, то в процессе акклимации нереид как к гипо-, так и гипертоническим условиям следовало ожидать возвращения величин теплоустойчивости к исходным значениям. Как указывалось, подобное явление наблюдалось лишь в случае акклимации

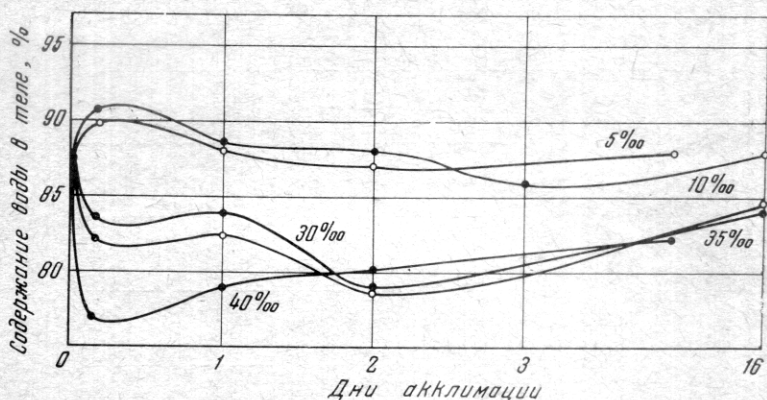


Рис. 9. Изменение содержания воды в теле *N. diversicolor* в процессе акклимации к различной солености

животных к низким соленостям. В условиях повышенных солевых концентраций реакция имела противоположную направленность.

Таким образом, пути приспособления интактного животного к условиям изменяющейся солености носили иной характер, и реакции изолированных тканей не могут быть уподоблены процессам, протекающим на уровне целого организма. Это обстоятельство еще раз убеждает, что при изменениях термофизиологических свойств мышечной ткани включался регуляторный процесс, функционирующий на клеточно-тканевом уровне.

2. Результаты измерения теплоустойчивости мышечной ткани *N. diversicolor* и *N. succinea* при изменении солевых условий позволяют отметить различия в характере реакции каждого вида. Ранее (Ивлева, 1962) было обращено внимание на более высокий общий уровень тканевой теплоустойчивости *N. succinea* по сравнению с *N. diversicolor*, что связывалось с более «теплолюбивыми» свойствами первого вида. Материалы, приводимые в настоящей статье, свидетельствуют о существующих различиях в величине сдвигов показателей теплоустойчивости мышечной ткани *N. succinea* и *N. diversicolor* в отдельных солевых диапазонах.

Как видно из рис. 1 и особенно из рис. 10, где линии теплоустойчивости проведены по точкам, характеризующим показатели лишь при одной температуре 42° ($\ln m_{42}$), реакция ткани *N. succi-*

пеа смещалась в большей степени как в гипо-, так и в гипертонических условиях. Исключением являлась лишь область 25—30‰, в пределах которой теплоустойчивость мышечной ткани обоих видов графически представлялась весьма близкой (см. рис. 1). Однако вычисленный коэффициент k (см. табл. 1) показывал значительные изменения термолабильных свойств ткани.

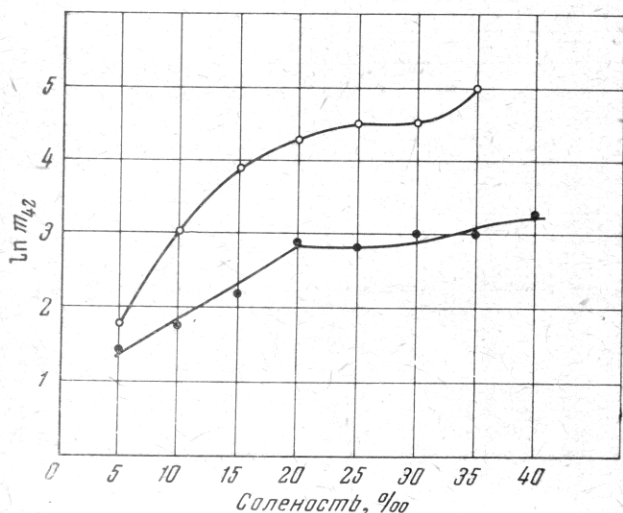


Рис. 10. Влияние солёности на теплоустойчивость мышечной ткани *N. diversicolor* (чёрные кружки) и *N. succinea* (светлые кружки).

Абсцисса — солёность в ‰, ордината — логарифм времени потери возбудимости ткани в мин. при температуре 42°

У *N. diversicolor* существенное повышение тепловой устойчивости ткани наблюдалось главным образом в интервале 5—20‰. Солёность 20‰ являлась как бы переломной, выше которой в диапазоне 20—40‰ нарастание терморезистентности происходило с меньшей интенсивностью. В том же диапазоне 20—40‰ обнаруживалась относительно четко выраженная тенденция к устойчивости клеточных реакций, причем в интервале 20—25‰ эта устойчивость оказалась настолько большой, что значения обоих показателей практически полностью совпадали.

Отмеченные различия в характере изменений реактивности ткани под влиянием солёности позволяют предположить, что *N. diversicolor* по отношению к данному фактору обладает более совершенной регуляторной способностью и в большей степени является эвригалинной формой. Для *N. succinea* стабильность внешней среды должна иметь более существенное значение.

Высказанное предположение хорошо согласуется с экологическими и физиологическими особенностями исследованных полихет. Несмотря на то, что оба вида относятся к космополитическим формам, широко расселенным в водах Мирового Океана [Остроумов (1896), Fauvel (1923), Tebble (1955), Reid (1961), Зенкевич (1963), Smith (1963), Rulier (1963)], и часто занимают места обитания, подверженные значительным изменениям солености, степень эвригалинности *N. diversicolor* является несравненно более высокой.

В литературе нет сообщений о нахождении *N. succinea* в пресных или слабосоленых водах. В экспериментальных условиях, по сообщению Л. К. Блинова (1948), *N. succinea* легко переносят резкие изменения солености без нарушений жизнедеятельности в диапазоне от 4 до 40‰. Однако в естественной обстановке Черного и Азовского морей *N. succinea* обитает при солености воды 10—18, преимущественно 10—12‰ (Воробьев, 1949). Указания Г. М. Беляева (1952) о широком расселении акклиматизированного нереида в Каспийском море и нахождении его в сильно опресненных участках с соленостью менее 1‰, вероятно, должны быть отнесены к *N. diversicolor* (Хлебович, 1963). Не известны также и случаи заселения *N. succinea* гипергалинных вод.

По сравнению с *N. succinea*, *N. diversicolor* является более многочисленной и обычной формой, выдерживающей изменения солености в значительно более широких пределах. Хорошо известен факт высокой выживаемости *N. diversicolor* в пресной воде (Schlieper, 1929; Bogucki, 1954) и частые встречи этих червей в морских опресненных заливах (Зенкевич, 1963; Гасюнас, 1959; Bogucki, 1953а, б; Smith, 1955б, 1956; Jorgensen and Dales, 1957), а также нахождение их в устьях рек и непосредственно в реках (Seurat, 1934).

С другой стороны, *N. diversicolor* часто проникают в зоны прибрежных вод с соленостью выше океанической. Так, значительные поселения этих червей известны для некоторых районов Сиваша с концентрацией солей в воде до 80‰ (Воробьев, 1940), а также в гипергалинных озерах Эфории (Poga et Rosca, 1952), соленость которых на протяжении полувека постепенно повысилась до 60‰.

Следует заметить, что, согласно данным Дейлса (1950), Смита (1955) и Богущкого (1953б, 1954), в условиях значительного опреснения *N. diversicolor* не размножаются и обнаруживают различную степень выносливости к разбавлению в зависимости от стадии развития. В гиперсоленых же водах вид живет постоянно.

Высокая пластичность *N. diversicolor* по отношению к фактору солености обусловлена их физиологическими особенностями. Так, Велс и Ледингам (1940) продемонстрировали высокую солевую резистентность тканей этого вида, не теряющих спонтанной ак-

тивности даже в случае значительного разбавления морской воды. Шлипер (1929), Билд (1937, 1957), Эллис (1937), Зенкевич (1938), Круг (1939), Смит (1957), Фреттер (1955), Хохендорф (1963) установили, что *N. diversicolor* при высокой солености обладают изоосмотическим типом регуляции, а в опресненной среде поддерживают гипертоничность полостных жидкостей, регулируя внутреннее осмотическое давление. Столь развитой осмотической регуляции нет у других эстуарных видов полихет как, например, у *Arenicola marina* (Robertson, 1957) и, по-видимому, *N. succinea* (Карандеева, 1964).

ВЫВОДЫ

1. Исследовалось влияние общего содержания солей в среде на тепловую устойчивость мышечной ткани *N. diversicolor* и *N. succinea*. Степень воздействия осмотического фактора устанавливалась в процессе краткосрочных и длительных акклимаций взрослых червей к пониженным по сравнению с нормой соленостям.

2. Для характеристики изменений чувствительности ткани использованы показатели уравнения $m = m_0 l^{-kt}$.

3. Изменение общего содержания солей в среде оказывает существенное влияние на тепловую чувствительность мышечной ткани полихет, степень изменения которой определяется как продолжительностью действия новых солевых условий, так и знаком смещения этих условий.

4. Снижение общего содержания солей вызывает падение уровня теплоустойчивости, но практически не влияет на значения коэффициента регрессии (k). В процессе акклимации к данным условиям проявляется тенденция возвращения тепловой чувствительности клеток к исходным величинам.

5. Повышение солености существенным образом сказывается на обоих показателях. Уровень теплоустойчивости растет с первых же часов и достигает максимально высокого значения к концу срока акклимации. Коэффициент регрессии (k) сначала резко падает, но в последующее время возвращается к норме.

6. Характер изменения показателей теплоустойчивости мышечной ткани в процессе акклимации отражает типичный адаптационный процесс с тенденцией установления реакции на новом устойчивом уровне.

7. В гипо- и гипертонических условиях относительно устойчивая реакция теплоустойчивости достигается примерно в равные сроки — на шестой-седьмой день акклимации.

8. Скорость протекающих процессов в клетках мышечной ткани черноморских полихет оказывается во много раз выше в случае действия гипертонических условий.

9. На основании сравнения характера изменений реакций теплоустойчивости изолированной мышечной ткани и интактных жи-

вотных, в процессе акклимации последних к различной солености, высказывается предположение о наличии регуляторных процессов, функционирующих на клеточно-тканевом уровне.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я. 1952. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования. Докл. АН СССР, т. 83, № 1, 148—152.
- Бандас Е. Л. и Бобович М. А. 1961. Влияние хлористых солей калия и кальция на теплоустойчивость мышцы лягушки.— Цитология, т. 3, № 1, 100—103.
- Беляев Г. М. 1952. Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии.— Сб. «Акклиматизация нереис в Каспийском море». Изд. МОИП, 243—284.
- Беляев Г. М. 1957. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености.— Тр. Всесоюз. гидроб. общ., т. 8, 321—353.
- Блинов Л. К. 1948. Изменение содержания хлор-иона в крови *Nereis succinea* в различных средах как случаи биотического равновесия.— Тр. Гос. океанограф. ин-та, в. 4 (16).
- Воробьев В. П. 1940. Гидробиологический очерк восточного Сиваша и возможности его рыбохозяйственного использования.— Тр. АзЧерНИРО, т. 12, ч. II, 69—163.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря.— Тр. АзЧерНИРО, т. 13, 1—193.
- Гасюнас И. 1959. Кормовой зообентос залива Куршю Марес. Итоги комплексного исследования. Вильнюс, 191—280.
- Джамусова Т. А. 1960. Теплоустойчивость мышечной ткани морских моллюсков.— Цитология, т. 2, № 3, 274—286.
- Дрегольская И. Н. 1961. Влияние солености морской воды на теплоустойчивость мерцательного эпителия актиний.— Цитология, т. 3, № 4, 471—473.
- Жирмунский А. В. 1960. Исследование температурных адаптаций беспозвоночных Южно-Китайского моря.— Цитология, т. 2, № 6, 675—691.
- Жирмунский А. В. 1962. Реакция клеток мерцательного эпителия мидий и актиний на повышение солености.— Журн. общ. биол., т. 23, № 2, 119—126.
- Закс М. Г. и Соколова М. М. 1960. Роль калия в адаптации тканей пескожила к гипотоническим средам.— Цитология, т. 2, № 4, 448—453.
- Зенкевич Л. А. 1938. Действие повышенной и пониженной солености вод Черного и Каспийского морей на некоторых черноморских беспозвоночных.— Зоол. журн., т. 17, в. 5.
- Зенкевич Л. А. 1963. Биология морей СССР. Изд-во АН СССР, 277—527.
- Ивлева И. В. 1962. Теплоустойчивость мышечной ткани полихет Средиземноморского бассейна.— Зоол. журн., т. 41, вып. 12, 1798—1810.
- Карандеева О. Г. 1964. Общая потеря солей некоторыми черноморскими беспозвоночными в дистиллированной воде.— Тр. Севастоп. биол. ст., т. 17, 368—378.
- Остроумов А. А. 1896. Научные результаты экспедиции «Атманая».— Изв. Импер. Акад. наук, т. 5, № 2.
- Савватеев В. 1952. О физиологии приспособления баянусов (*Balanus balanoides*) к колебаниям солености.— Зоол. журн., т. 31, № 6, 861—865.
- Ушаков Б. П. 1956. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования.— Зоол. журн., т. 35, в. 7, 953—964.
- Ушаков Б. П. 1956а. Теплоустойчивость мускулатуры ракообразных в связи с условиями существования вида. Изд-во АН СССР, № 5, 6—75.

- Ушаков Б. П. 1958. О консервативности протоплазмы вида у пойкило-термных животных.— Зоолог. журн., т. 37, в. 5.
- Ушаков Б. П. 1959. Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкило-термных животных.— Зоолог. журн., т. 38, в. 9, 1299—1302.
- Ушаков Б. П. 1961. О некоторых спорных вопросах цитоэкологии.— Цитология, т. 3, № 4, 455—466.
- Ушаков Б. П. 1963. Изменение теплоустойчивости клеток в онтогенезе и проблема консервативности клеток высших холоднокровных животных.— Сб.: «Проблемы цитоэкологии животных», № 6. Изд-во АН СССР, 21—43.
- Хлебович В. В. 1963. О систематическом положении nereid Каспийского моря.— Зоолог. журн., т. 42, в. 1, 12—130.
- Шляхтер Т. А. 1959. Сравнение теплоустойчивости клеток мерцательного эпителия некоторых видов морских звезд.— Цитология, т. 1, № 4, 369—373.
- Beadle L. C. 1937. Adaptation to changes of salinity in the polychaetes. I. Control of body volume and of body fluid concentration in *Nereis diversicolor*.—J. Exper. Biol., v. 14, 56—70.
- Beadle L. C. 1957. Osmotic and ionic regulation in aquatic animals.— Annual Rev. Physiol., v. 19, 329—358.
- Bogucki M. 1953a. *Nereis diversicolor* O. F. Müller. Ecological notice.— Pol. arch. hydrobiol., v. 14, 19—87.
- Bogucki M. 1953b. Rozród i rozwój wieloszczeta *Nereis diversicolor* (O. F. Müller) w Bałtyku.— Pol. arch. hydrobiol., v. 1, 251—270.
- Bogucki M. 1954. Adaptacja *Nereis diversicolor* (O. F. Müller) do rozcielenia wody morskiej i wody słodkiej.— Pol. arch. hydrobiol., v. 2 (XV), N 1, 237—252.
- Dales R. P. 1950. The reproduction and larvae development of *Nereis diversicolor* O. F. Müller.—J. Marine Biol. Assoc., v. 29, N 2, 321—359.
- Ellis W. G. 1937. The water and electrolyte exchange of *N. diversicolor*.—J. Exper. Biol., v. 14, N 3, 340—351.
- Fauvel P. 1923. Faune de France. Polychètes errantes, v. 5. Paris.
- Fontaine M. 1960. Remarques sur les difficultés des recherches eco-physiologiques appliquées à la solution de certains problèmes posés par l'étude écologique des milieux lagunaires.— Rapp. et procès-verbaux des réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 15, fasc. 3, 163—170.
- Fretter V. 1955. Uptake of radioactive sodium (Na^{24}) by *N. diversicolor* and *Perinereis cultrifera*.—J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 34, N 1, 151—160.
- Hohendorf K. 1963. Der Einfluss der Temperatur auf die Salzgehaltstoleranz und Osmoregulation von *Nereis diversicolor* O. F. Müller.— Kieler Meeresforsch., Bd. 19, H. 2, 196—218.
- Jorgensen C. B., Dales R. P. 1957. The regulation of volume and osmotic regulation in some Nereid Polychaetes.— Physiol. Comp. et Oecol., v. 4, 357—374.
- Kinne O. 1954. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Salzgehaltes auf Hitzresistenz von Brackwassertieren.— Zool. Anz., Bd. 152, H. 1—2, 10—16.
- Kinne O. 1956. Über die Reaction erbgleichen Coelenteratengewebes auf verschiedene Salzgehalte- und Temperaturbedingungen.— Zool. Jahrb. Abt. Physiol., Bd. 67, H. 4, 407—486.
- Kinne O. 1958a. Über den Einfluss des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei dem Hydroidpolypen *Cordilophora caspia* (Pallas), Tecata, Clavidae.— Zool. Jahrb., Bd. 66, H. 4, 565—638.
- Kinne O. 1958b. Adaptation to salinity variations, some facts and problems. Krogh A. 1939. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge Univ. Press.
- Pora A. E. 1960. L'homeorapie, une notion à préciser dans la physiologie écologique des animaux aquatiques.— Rapp. et procès-verbaux des réunions Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 15, fasc. 3, 171—188.
- Pora E. A. 1962. Considerations sur l'importance du facteur osmotique et du facteur rapique dans le développement de la vie dans la Mer Noire.— Acta biotheoret., v. 15, N 4, 161—174.

- Pora A. E., Rosca D. I. 1952. Le comportement aux variations de salinité. XXII. L'effet de la sursalure des lacs de l'Eforie sur la résistance aux salinités variables de l'espece *Nereis diversicolor*.— *Studii si cercetari stiint.*, v. 3, 209—213.
- Precht H., Christophersen J., Hensel H. 1955. *Temperature und Leben*. Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- Prosser C. L. 1955. Physiological variations in animals.— *Biol. Rev.*, v. 30, N 3, 229—262.
- Rao K. P. 1958. Oxygen consumption as a function of size and salinity in *Metapenaeus monoceros* Fab. from marine and brackish-water environments.— *J. Exper. Biol.*, v. 35, N 2, 307—313.
- Reid G. K. 1961. *Ecology of inland waters and estuaries*. N. Y., Reinhold Publ.
- Remane A., Schlieper C. 1958. *Die Biologie des Brackwasser*.— *Binnengewässer*, 22. Stuttgart, 1—348.
- Reshott K. 1961. Untersuchungen zur zellularen osmotischen und thermischen Resistenz verschiedener Lamellibranchier der deutschen Küstengewässer.— *Kieler Meeresforsch.*, Bd 17, H. 1, 65—84.
- Robertson J. D. 1957. Osmotic and ionic regulation in aquatic invertebrates. Sympos. Res. advances in invertebrates Physiol. Oregon, 229—246.
- Rulier F. 1963. Les annelides polychètes du Bosphore, de la Mer de Marmara, de la Mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée.— *Rapp. et procès-verbaux des reunions. Commiss. internat. explorat. scient. Mer. Méditerran.*, v. 17, N 2, 161—260.
- Schlieper C. 1929. Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen.— *Z. vergl. Physiol.*, Bd 9, 478—514.
- Schlieper C. 1960. Genotypische und phänotypische Temperatur- und Salzgehaltsadaptationen bei marinen Bodeninvertebraten der Nord- und Ostsee.— *Kieler Meeresforsch.* Bd 16, 180—185.
- Schlieper C., Kowalski R. 1956. Über den Einfluss des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L.— *Kieler Meeresforsch.*, Bd 12, H. 1.
- Seurat L. C. 1934. Formations littorales et estuaires de la Syrte Mineure (Golfe de Gabès).— *Stat. Oceanogr. Salammbo Bull.*, N 32.
- Smith R. I. 1955a. On the distribution of *Nereis diversicolor* in relation to salinity in the vicinity of Tvärminne, Finland and the Isefjord, Denmark.— *Biol. Bull.*, v. 108, 326—345.
- Smith R. I. 1955b. Comparison of the level of chloride regulation by *Nereis diversicolor* in different parts of its geographical range.— *Biol. Bull.*, v. 109, 453—474.
- Smith R. I. 1956. The ecology of the Tamar Estuary. VII. Observations on the interstitial salinity of interstitial muds in the estuarine habitat of *Nereis diversicolor*.— *Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 35, 81—104.
- Smith R. I. 1957. Salinity variation in interstitial water of sand at Kames Bay, Millport, with references to the distribution of *Nereis diversicolor*.— *J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 34, 33—46.
- Smith R. I. 1963. On the occurrence of *Nereis* (*Neanthes*) *succinea* at the Kristineberg Zoological Station, Sweden, and its recent northward spread.— *Arkiv zool.*, Bd 15, N 5, 437—441.
- Tebble N. 1955. The polychaete fauna of the Gold Coast.— *Bull. Brit. Mus. Natur. History and Zool.*, v. 3, N 2.
- Vernberg E. J., Schlieper C., Schneider D. F. 1963. The influence of temperature and salinity on ciliary activity of excised gill tissue of molluscs from North Carolina.— *Comp. Biochem. and Physiol.*, v. 8, 271—285.
- Wells G. P., Ledingham I. C. 1940. Physiological effects of a hypotonic environment. I. The action of hypotonic salines on isolated rhythmic preparations from polychaete worms (*Arenicola marina*, *Nereis diversicolor*, *Perenereis cultrifera*). *J. Exper. Biol.*, v. 17, N 3, 337—352.