

О. Г. КАРАНДЕЕВА

**ОБЩАЯ ПОТЕРЯ СОЛЕЙ НЕКОТОРЫМИ ЧЕРНОМОРСКИМИ
БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ В ДИСТИЛЛИРОВАННОЙ ВОДЕ**

Уже в 30-х годах было убедительно показано, что внешние покровы всех известных водных беспозвоночных в той или иной степени проницаемы для солей (Krogh, 1939). В настоящее время это подтверждено новейшими методами. Потеря солей через покровы тела, а также с экскреторной жидкостью постоянно восполняется активной избирательной абсорбцией ионов из воды. Таким образом, в основе осмотической регуляции лежат процессы ионного обмена. Потребление ионов для поддержания осмотического градиента из среды, менее концентрированной, чем кровь, было впервые продемонстрировано Нагелем (Nagel, 1934). В настоящее время об активном транспорте ионов у водных животных и необходимых для этого затратах энергии имеется обширная литература (сводки Potts, 1954; Robertson, 1957; Shaw, 1960; Lockwood, 1962).

Напряженность процесса абсорбции ионов возрастает с увеличением поверхностной проницаемости животного и ростом градиента организм — среда. Поэтому в процессе эволюции солоноватоводных и пресноводных форм от морских предков происходила редукция проницаемости их покровов. Недостаточную редукцию проницаемости поверхности тела может частично компенсировать развитие механизма абсорбции с высоким сродством к соответствующим ионам (Shaw, 1961). В условиях опреснения известный энергетический выигрыш дает также снижение осмотической концентрации внутренней среды и продукция гипотоничной мочи (Potts, 1954; Lockwood, 1962). У солоноватоводных и пресноводных животных возникает необходимость объемной регуляции — постоянного выведения воды, поступающей в организм в силу осмоса.

Совершенно очевидно, что определение величины общей потери ионов (состоящей из потерь в силу диффузии и с экскреторной жидкостью) может иметь существенное значение для оценки работы осморегуляторного аппарата в целом. Однако литературные сведения по этому вопросу отрывочны и плохо сопоставимы. Ряд работ касается проницаемости поверхности тела и ее частей к отдельным ионам при различной солености и в искусственных средах. Имеются сравнительные данные о проницаемости частей экзоскелета ракообразных по иоду (Nagel, 1934) и электропроводности (Gross, 1957). Общая потеря солей в дистиллированной воде была определена у *Gunda ulvae* (Pantin, 1931), у речного рака и некоторых пресноводных рыб (Krogh, 1939; Wikgren, 1953), у *Asellus aquaticus* (Lockwood, 1960).

Для освещения затронутых вопросов могут оказаться полезными сравнительные сведения об общей потере солей в дистиллированной воде, т. е. в стандартных условиях максимальной осмотической нагрузки при невозможности реабсорбции ионов из среды.

Помещение животных в дистиллированную воду для предварительного обессаливания издавна применяется для изучения последующей абсорбции ими ионов из соответствующей среды (Krogh, 1939). Установлено, что достаточно чистая дистиллированная вода, не содержащая ионов тяжелых металлов, не оказывает на организм токсического действия (Naumann, цит. по Krogh, 1939). На проницаемость биологических мембран может влиять количество и соотношение в среде отдельных ионов (Pantin, 1931; Ellis, 1933; Krogh, 1939; Schlieper, 1929a; Васильева, Гинецинский и сотр., 1960; Poga, 1962), но при помещении животных в дистиллированную воду этот эффект исключается.

В работе рассматриваются следующие показатели: общая потеря солей за период наблюдений, характеризующая суммарный результат экскреции и диффузии ионов через покровы тела; изменение веса организма, свидетельствующее об осмотическом проникновении воды и объемной регуляции; изменение скорости общей потери солей во времени; выживаемость в условиях эксперимента. Аналогичные данные были нами получены ранее для нескольких видов типично морских беспозвоночных (Карандеева). Опыты проводились по описанной там же методике: одиночных взрослых животных помещали в определенный объем дистиллированной воды, в которой через каждые несколько минут определяли электропроводность, увеличивающуюся с ростом концентрации выделившихся солей. Перед опытом и через определенные интервалы времени животных взвешивали. Количество выделенных солей выражалось в виде концентрации раствора NaCl, имеющего ту же электропроводность. Скорость потери солей приведена в мг NaCl на 1 г живого веса в час. Определение осмотического давления полостных жидкостей производилось электрокриоскопически с помощью термистора (Карандеева, 1961) с применением сосудиков для проб, предложенных Гинецинским и сотрудниками (1962).

Опыты проводились с 5 представителями черноморских ракообразных и полихет: *Carcinus maenas* (L.), *Pachygrapsus marmoratus* Stimps, *Leander adspersus* (Rathke), *Nereis diversicolor* Müll. и *N. succinea* Leukart, а также с пресноводным крабом *Potamon potamios* Olivi.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Carcinus maenas обитает в прибрежных зарослях водорослей, встречаясь в сильно опресненных участках эстуарий. Травяной краб давно является классическим объектом для изучения осморегуляции солоноватоводных беспозвоночных. В разведенной морской воде он проявляет гипертоническую регуляцию, в нормальной и концентрированной морской воде становится пойкилоосмотичным (Duval, 1925, Schlieper, 1929; и др.), т. е. по Г. М. Беляеву (1951) относится к амфиосмотическим формам. Критическая концентрация NaCl, при которой *C. maenas* способен его абсорбировать, относительно высока — 70 мМ/л NaCl по сравнению с 4 мМ/л у *Eriocheir sinensis* (Shaw, 1961a). Травяной краб выделяет изотоническую по отношению к своей крови мочу (Schlieper und Herrmann, 1930; Picken, 1936). При переносе из

Средняя скорость потери солей, изменение веса и выживаемость в дистиллированной воде *

Животное	Соленость среды акклиматизации, ‰	Δ среды акклиматизации, °C	Δ полости жидкости, °C	Количество опытов	Продолжительность опытов, мин.	Вес животных до опыта, г	Увеличение веса за время опыта, %	Средняя скорость потери солей, мг/г/час NaCl	Выживаемость в дистиллированной воде, часы
<i>Carcinus maenas</i>	17-18	0,89-0,97	1,43(1,29-1,53)	10	60-280	20,06-105,6	0(-1-+1,5)	0,96(0,40-1,63)	8-10
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	34,5-37,0	1,89-2,03	Изотоничны воде	5	60	36,0-64,8	0(-2-+1)	1,82(1,44-2,49)	—
<i>Potamon potamios</i>	17-18	0,89-0,97	1,84(1,81-1,87)	10	60-210	2,64-12,20	0(-1-+1)	0,86(0,66-1,22)	4-15
<i>Leander persicus</i>	Пресная вода	0,02	1,03(0,98-1,08)	10	120	4,15-26,35	0(-3-+1)	0,12(0,07-0,17)	Несколько дней
<i>Nereis succinea</i>	17-18	0,94-0,98	—	10	60	0,420-1,050	+1,9(0-4,2)	2,15(1,68-2,73)	1,5-2
<i>Nereis diversicolor</i>	17-18	0,94-0,97	1,08(1,01-1,13)	10	60	0,246-1,020	+65,6(41,0-81,6)	2,74(1,91-3,45)	1-1,5
	17,2-18,0	0,91-0,98	1,07-(0,89-1,16)	9	60	0,150-0,381	+13,2(4,0-23,3)	3,29(1,71-5,36)	4-5
	4,5-5,1	0,22-0,28	0,79(0,67-0,97)	12	60	0,165-0,680	+3,0(0-12,0)	1,42(0,66-2,44)	—
	34,5-37,0	1,89-2,03	Изотоничны воде	4	29-45	0,242-0,250	+11,9(10,0-15,6)	5,80(4,65-6,77)	3-4
	» » »	» » »	» » »	5	52-66	0,142-0,517	+24,6(14,2-32,2)	4,17(2,07-5,45)	» » »
	» » »	» » »	» » »	12	91-107	0,213-0,815	+53,5(33,7-76,0)	3,85(2,20-5,96)	» » »

Примечание. В скобках приведены крайние значения, полученные в индивидуальных опытах.

морской воды в разведенную среду вес крабов практически не изменяется (Зенкевич, 1938; Schlieper, 1929). Проницаемость панциря и жабр у *C. maenas* низкая—значительно ниже, чем, например, у морского краба *Hyas*. В условиях пониженной солености продукция мочи у него резко возрастает (Nagel, 1934). Ионная регуляция у *C. maenas* подробно обсуждается Шоу (Shaw, 1961). Осмотическая депрессия (Δ) полостной жидкости травяного краба при солености, близкой к черноморской, составляет при 15‰ (Δ воды 0,80°) 1,42° (Schwabe, 1933), при Δ воды 0,69—1,36° (Schlieper, 1929). В черноморской воде, по данным Л. А. Зенкевича (1938а), она равна 1,80—1,90° (Δ воды 1,22°).

В наших опытах крабы, содержавшиеся до опытов в проточной черноморской воде (Δ 0,89—0,97°) в аквариумах, имели среднюю осмотическую депрессию 1,43°, причем индивидуальные колебания были довольно значительны (1,29—1,53°). При помещении в дистиллированную воду они выделяли в среднем 0,96 мг/г/час NaCl. Скорость потери солей во времени оставалась в среднем для всех животных на относительно постоянном уровне. Однако в начале опыта у некоторых животных наблюдалось внезапное скачкообразное увеличение скорости выделения солей, что свидетель-

ствуется об отдельных актах экскреции (этим объясняется разброс точек вверх). Нижняя граница скорости потери солей гораздо стабильнее и, по-видимому, определяется скоростью диффузии ионов через проницаемые покровы тела (см. таблицу, рис. 1, А).

На приведенных графиках нанесены все полученные в опытах точки, кроме совпадающих. Линиями соединены точки, относящиеся к

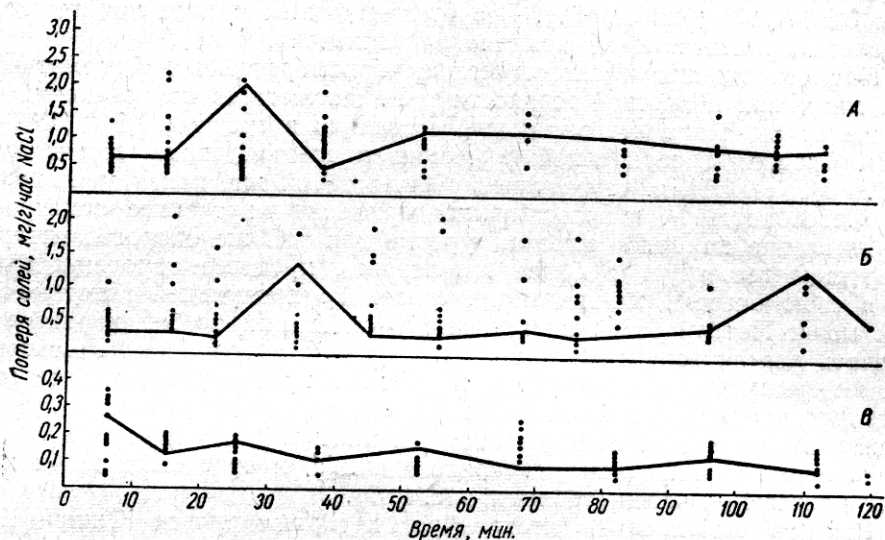


Рис. 1. Скорость общей потери солей в дистиллированной воде у *Carcinus maenas* (А), *Pachygrapsus marmoratus* (Б) и *Potamon potamios* (В). Приведены все экспериментальные точки.

одному произвольно выбранному опыту с одним животным, т. е. представлена одна из индивидуальных кривых*.

В дистиллированной воде животные оставались живыми 8—10 часов, сохраняя активность и оборонительную реакцию. После двухнедельной акклимации крабов к нормальной морской солености (34,5—37‰) средняя скорость потери солей возросла вдвое — до 1,82 мг/г/час NaCl (таблица).

Вес крабов в дистиллированной воде изменялся очень незначительно и, учитывая трудность удаления воды из бронхиальной полости, недостаточно.

Pachygrapsus marmoratus в Черном море обитает в расщелинах прибрежных скал, ведя полуназемный образ жизни. Грапсоидные крабы этого рода обладают высокоразвитым механизмом осморегуляции — они гипертоничны к воде низкой солености и гипоосмотичны в нормальной морской воде и при более высоких соленостях (Jones, 1941; Schwabe, 1933; Robertson, 1953; и др.). Особенно подробно осмотическая и ионная регуляция изучена у *P. crassipes*. При переносе в морскую воду разной концентрации выравнивание осмотического давления его полостной жидкости на новом уровне происходит за 24 часа. Моча крабов, помещенных в 50%-ную морскую воду, гипотонична кро-

* Такая форма изображения позволяет видеть характерные особенности индивидуальных кривых, которые нивелируются при проведении линии по средним точкам.

ви, в нормальной и концентрированной морской воде — изотонична (Prosser и др. 1955). Проницаемость карапакса *P. crassipes* по сравнению с другими морскими крабами мала (Gross, 1957). В нормальной морской воде гипотония полостной жидкости *P. marmoratus* достигает $0,20^\circ$ (Schwabe, 1933). В черноморской воде осмотическая депрессия составляет при Δ воды $1,22—1,90^\circ$ (Зенкевич, 1938а), при Δ воды $0,89—1,68^\circ$ (Pora, 1939). Вес *P. marmoratus* в воде пониженной солености практически не изменяется (Зенкевич, 1938).

При содержании в аквариумах с черноморской водой осмотическая депрессия полостной жидкости у *P. marmoratus* по сравнению с *S. maenas* была значительно выше, составляя в среднем $1,84^\circ$ ($1,81—1,87^\circ$). Средняя потеря солей в дистиллированной воде составляла $0,86 \text{ мг/г/час NaCl}$, т. е. фактически была такой же, как и у *S. maenas*. Способность *P. marmoratus* поддерживать внутреннее осмотическое давление на более высоком уровне при той же скорости потери солей свидетельствует о более интенсивном процессе осморегуляции, что в свою очередь, по-видимому, связано с продукцией гипотонической мочи. Потеря солей во времени у отдельных особей характеризовалась регулярным, примерно один раз в час, возрастанием скорости. По-видимому, это говорит о нормально протекающей работе экскреторного аппарата. Вес крабов изменялся очень незначительно и, видимо, недостоверно. Выживаемость *S. marmoratus* в дистиллированной воде была ниже, чем у травяного краба, и отдельные особи погибали через 4—5 часов (таблица, рис. 1, Б).

Potamon portamios — обитатель рек и горных ручьев Южной Европы. Крабы этого рода, представленного рядом пресноводных форм, давно вызывают интерес экологов и физиологов. В отличие от речного рака антеннальные железы *Potamon* сохранили такое же строение, как и у морских крабов, т. е. у них отсутствует нефридиальный канал (Schlieper, 1929а) и они экскретируют изотоническую мочу (Schlieper und Herrmann, 1930). О недавнем происхождении этого рода от морских предков говорит и их способность акклиматизироваться в морской воде (Duval, 1952). На примере южноафриканского вида *P. piloticus* показано, что осмотическое давление крови этих крабов по сравнению с другими пресноводными животными относительно высоко — они изоосмотичны 50%-ной морской воде, а скорость абсорбции ионов возрастает при самых небольших сдвигах концентрации крови. Имея очень низкую проницаемость покровов, этот краб обладает низкой скоростью обмена ионов (Shaw, 1959, 1961). Осмотическая депрессия полостной жидкости *P. potamios* в пресной воде составляет $1,12—1,21^\circ$ (Duval, 1925; Schlieper und Herrmann, 1930).

Крабы для опытов были собраны в реке Ашамбе близ Геленджика и содержались в водопроводной воде. Осмотическая депрессия их полостной жидкости была $1,03^\circ$ ($0,98—1,08^\circ$). В дистиллированной воде крабы не проявляли никаких признаков угнетения в течение нескольких дней, после чего опыт был прекращен, т. к. на его результат могло повлиять длительное голодание животных.

Средняя скорость потери солей у *P. potamios* была самой низкой из всех исследованных нами животных, составляя всего $0,12 \text{ мг/г/час NaCl}$. В целом потеря солей происходила с постоянной скоростью за все время наблюдений (см. таблицу, рис. 1, В). Вес крабов оставался практически постоянным. Таким образом, эволюция приспособления к пресной воде у этого краба шла по линии редукции проницаемости и,

по-видимому, понижения порога абсорбции. Эти два этапа Шоу (Shaw, 1961) считает первоочередными при адаптации к пресной воде. Значительного снижения осмотической концентрации внутренней среды, что дает эффект экономии энергетических затрат (Potts, 1954), у этого краба не произошло. По-видимому, последнее для организма более сложно, так как требует адаптации всех тканей к функционированию в новых условиях, а не только изменения отдельных систем, ответственных за транспорт ионов. Морфофизиологическая перестройка экскреторных органов у *Potamos* также не произошла. О недостаточном совершенстве механизма осморегуляции у этого краба говорят и наши данные о скорости потери солей. У *Potamobius fluviatilis* последняя оказывается еще в несколько раз ниже — 20—30 мМ Cl/100 г/час (Wikgren, 1953), т. е. в наших единицах 0,012—0,017 мг/г/час NaCl.

Leander adpersus — широко распространенный вид, обитающий в зарослях водорослей. Сравнительно недавно эта креветка проникла в Каспий, где успешно акклиматизировалась. Представители этого рода, подобно некоторым другим эстуарным формам креветок, обладают хорошо развитым осморегуляторным аппаратом, обеспечивающим значительную автономность осмотического давления их внутренней среды. Они способны поддерживать гипоосмотичность даже в нормальной морской воде (Panikkar, 1941; 1951). В то же время они обитают в опресненных водах, а *L. longirostris* даже проникает вверх по рекам на много миль, возвращаясь в море только для размножения (Gurpey, цит. по Krogh, 1959). Моча *Palaemonidae* всегда изотонична крови (Parry, 1954). Ионная регуляция у креветок этого рода наиболее полно изучена у *L. serratus* (Parry, 1954). *L. adpersus* в черноморской воде (Δ 1,22°) имеет осмотическую депрессию 1,60° (Зенкевич, 1938а), в Каспии (Δ воды 0,72°) — 1,44° (Беляев и Берштейн, 1940), в Азовском море (Δ воды 0,71°) — 1,49° (Карпевич, цит. по Беляеву и Берштейну, 1940). Вес *L. adpersus* в воде низкой солености может изменяться на несколько процентов (Зенкевич, 1938).

В наших экспериментах *L. adpersus* показывали низкую по сравнению с крабами выживаемость в дистиллированной воде — они погибали через 1,5—2 часа. В течение часа креветки обычно прибавляли в весе на 1,5—2,0%, к концу часа наблюдений они теряли активность, хотя и сохраняли оборонительную реакцию броска в сторону. Средняя скорость потери солей составляла 2,15 мг/г/час NaCl и почти не изменялась во времени (см. таблицу, рис. 2, А). Интересно отметить, что величины и ход кривой потери солей у *L. adpersus* почти точно совпадают с аналогичными данными, полученными нами на *Penaeus kerathurus* (Forskaal) из Присуэцкого района Средиземного моря (рис. 3, Б). *Penaeidae* являются эстуарными креветками и очень близки по биологии и особенностям осморегуляции к *Palaemonidae* (Williams, 1960). Средняя максимальная скорость потери солей *P. kerathurus* составляла 1,97 мг/г/час NaCl.

Nereis diversicolor является широкораспространенным эвригалинным видом, обитающим как в водах нормальной морской солености, так и в сильно опресненных. Он обнаружен в верховьях африканских рек (Serat, 1934). В опытах Шлипера (Schlieper, 1929) *N. diversicolor* при содержании в пресной воде в течение двух недель поддерживал внутреннее осмотическое давление на уровне 135 мМ/л NaCl (Δ 0,46°). При нормальной солености *N. diversicolor* изоосмотичен морской воде

(Beadle, 1937), при снижении солености проявляет, по данным многих авторов, гиперосмотическую регуляцию. При переносе из среды большей солености в среду с меньшей соленостью *N. diversicolor* в течение первых нескольких часов сильно набухает, затем его вес снижается, приближаясь к концу суток к новому стабильному уровню (Beadle, 1937). У червей, обитающих в участках, подверженных опреснению, регуляция веса происходит быстрее, чем у червей из морской

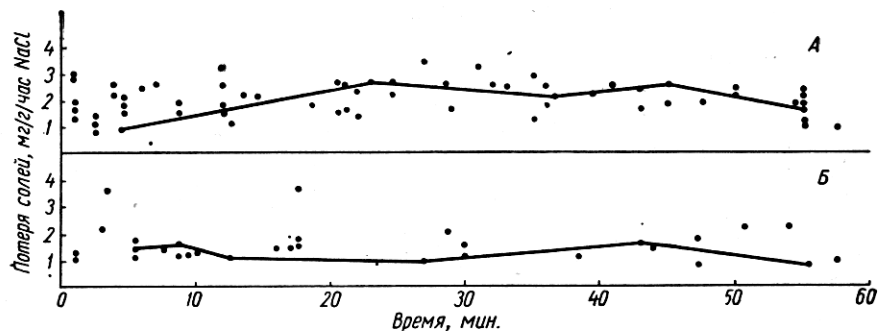


Рис. 2. Скорость общей потери солей в дистиллированной воде у *Leander adspersus* (А) и *Penaeus kerathurus* (Б).

Приведены все экспериментальные точки.

популяции. При отсутствии кальция объемная регуляция нарушается (Ellis, 1933, 1937). Однако по уровню Cl в целомической жидкости расовых отличий между *N. diversicolor* из морских местообитаний и из устьев рек установить не удастся (Smith, 1955). По Шлиперу (1929) при осмотической концентрации воды 237 мМ/л NaCl ($\Delta 0.81^\circ$) осмотическое давление полостной жидкости соответствует 296 мМ/л, т. е. $\Delta 1.01^\circ$. В черноморской воде при Δ воды 1.22° осмотическая депрессия полостной жидкости *N. diversicolor* составляет 1.40° (Зенкевич, 1938а).

Опыты ставились с червями, содержащимися в обычной черноморской воде, а также с акклиматизированными в течение двух недель к солености 4,5–5,1‰ и к океанической солености 34,5–37‰. Вода 4,5–5,1‰ готовилась из черноморской, 34,5–37‰ — из красноморской. Осмотическая депрессия полостной жидкости *N. diversicolor* в черноморской воде составляла в среднем 1.07° . После часовой экспозиции в дистиллированной воде она снижалась незначительно — на 0.2 – 0.4° , а иногда и меньше. Средняя потеря солей в дистиллированной воде составляла в среднем 3.29 мг/2 час NaCl при значительных индивидуальных различиях (1,71–5,36) и колебаниях в увеличении веса порядка 4.0 – 23.3% . В целом средняя скорость потери солей удерживалась в течение эксперимента на одинаковом уровне (таблица, рис. 3, А). Выживаемость червей в дистиллированной воде была порядка 4–5 часов. Черви, акклиматизированные к четверо пониженной солености в дистиллированной воде, теряли в среднем всего 1.42 мг/2 час NaCl и увеличивали свой вес на 3% . Осмотическая депрессия полостной жидкости контрольных экземпляров составляла 0.79° , а после часовой экспозиции в дистиллированной воде снижалась только на 0.05 – 0.10° . Характер изменения потери солей во времени был такой же, как и в предыдущих опытах (см. таблицу, рис. 3, Б).

При акклимации к морской солености черви за несколько часов становились изосмотическими среде. В дистиллированной воде они

теряли большее количество солей, чем контрольные животные, и больше набухали. Средняя потеря солей при этом имела тенденцию снижаться в зависимости от длительности экспозиции: в среднем за первые 29—45 минут она была равна 5,80 мг/г/час NaCl, за час — 4,17, а за полуторачасовую экспозицию — 3,85 мг/г/час. Увеличение веса червей прогрессивно нарастало до 53,5% к концу 1,5 часа (см. таблицу). Таким образом, черви, акклимированные к среде высокой со-

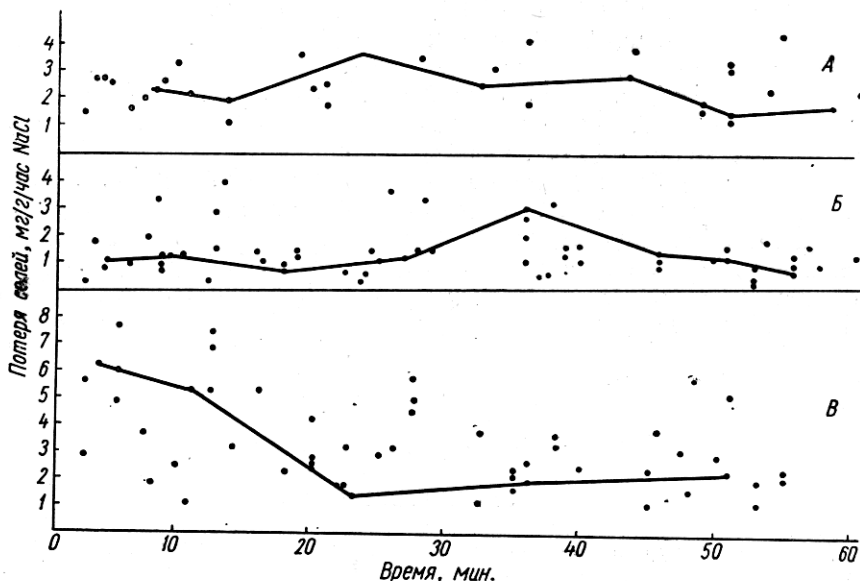


Рис. 3. Скорость общей потери солей в дистиллированной воде у *Nereis diversicolor* (А) и *N. diversicolor*, предварительно акклимированных к воде 4,5—5,1‰ (Б) и *N. succinea* (В).
Приведены все экспериментальные точки.

лености, в которой они становятся изоосмотичными и, следовательно, их осморегуляторный аппарат временно выключается, ведут себя в дистиллированной воде принципиально отлично.

Снижение скорости потери солей во времени указывает на превалирование в этом случае пассивной диффузии через поверхность, скорость которой падает вместе с уменьшением концентрационного градиента между организмом и средой. Подобный характер хода кривой скорости потери солей мы наблюдали у типично морских форм беспозвоночных (Карандеева), особенно у голожаберного моллюска *Scyllaea pelagica* L. и голотурии *Synaptula reciproquans* (Forskaal).

У животных, акклимированных к пониженной солености, по сравнению с животными из обычной черноморской воды наблюдалось снижение средней скорости потери солей в дистиллированной воде в 2,30 раза, хотя исходная осмотическая концентрация их полостной жидкости была понижена всего в 1,35 раза (см. таблицу, рис. 3, А, Б). Эти данные, по-видимому, свидетельствуют о том, что на скорость потери солей, помимо осмотического градиента, определенным образом влияет степень адаптированности осморегуляторного механизма к гипертонической регуляции.

Nereis succinea — вид, очень близкий по своей экологии к *N. diversicolor* и часто обитающий совместно с ним.

Однако *N. succinea* несколько менее эвригалинная и более солелюбивая форма, что подтверждается как ее меньшей способностью к осморегуляции в воде пониженной солености (Зенкевич, 1938), так и данными по сравнению термочувствительных свойств *N. diversicolor* и *N. succinea* при разной солености. Осмотическая депрессия крови *N. succinea* в черноморской воде при $\Delta 1,22^\circ$ составляет $1,70^\circ$ (Зенкевич, 1938а), при Δ воды $1,01^\circ$ — она равна $1,10 - 1,17^\circ$, в опресненной черноморской воде ($\Delta 0,63^\circ$) — $0,69 - 0,89^\circ$, в аральской воде ($\Delta 0,52^\circ$) — $0,74 - 0,84^\circ$ (Киселева, 1960), в азовской (Δ воды $0,71^\circ$) — $1,03^\circ$ (Карпевич, цит. по Беляеву и Бирштейну, 1940).

Осмотическая депрессия полостной жидкости *N. succinea* в черноморской воде составляла величину, очень близкую к Δ полостной жидкости *N. diversicolor* — $1,08^\circ$. Средняя скорость потери солей в дистиллированной воде была даже несколько ниже — $2,74 \text{ мг/г/час NaCl}$.

Однако в отличие от *N. diversicolor* скорость потери солей у *N. succinea* имела тенденцию падать во времени, а увеличение веса было очень значительным, достигая в среднем $65,6\%$ (табл. 1, рис. 3, В). Эти черты сближают характер осмотического реагирования *N. succinea* с тем, что мы наблюдали у типично морских животных и у *N. diversicolor*, акклиматизированного к морской солености. Эти данные подтверждают мнение о меньшей степени эвригалинности и большей солелюбивости *N. succinea* по сравнению с *N. diversicolor*. Об этом же говорит и его низкая выживаемость в дистиллированной воде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Солоноватоводные беспозвоночные по сравнению с типично морскими формами характеризуются пониженной общей потерей солей, что безусловно связано с редукцией их поверхностной проницаемости.

У изученных черноморских беспозвоночных средняя скорость потери солей в дистиллированной воде (после содержания в нормальной черноморской воде) не превышала $3,29 \text{ мг/г/час NaCl}$ (*N. diversicolor*), тогда как у типично морских форм она составляла следующие величины: у *Scyllacea pelagica* (L.) из Красного моря — $44,10 \text{ мг/г/час NaCl}$, у *Synaptula reciproquans* (Forskaal) из Баб-эль-Мандебского пролива — $25,70$, у *Portunus sanguinolentus* (Latr) из Красного моря — $12,76$, у *Lepas anatifera* (L.) из Красного моря — $11,19$, у *Charybdis hoplites* Leéne из Аденского залива — $7,57$, у *Phascolosoma scolops* (Selenka et de Man) — $6,90 \text{ мг/г/час NaCl}$ (определения проводились 20—30 мин.).

При рассмотрении данных об изменении величин скорости потери солей за время наблюдений важным является то, что у изученных солоноватоводных организмов эта скорость не снижается во времени, как это наблюдалось у морских форм и как это можно было бы ожидать, предполагая, что соли в основном теряются с диффузией.

Поскольку проницаемость сама по себе, по всей вероятности, не подвержена активной регуляции (Shaw, 1961a; Lockwood, 1960, 1962), то в этом случае может иметь значение изменение величины экскреции солей. В обычных условиях экскреция составляет около $1/10$ общей потери солей (Krogh, 1939; Wikgren, 1953; Shaw, 1959), но объем мочи, а следовательно, и количество выводимых с ней ионов, может возрастать с разведением внешней среды (Shaw, 1961a; Lockwood, 1962).

Нам кажется возможным представить себе развитие рассматриваемого процесса во времени следующим образом: за счет потери

солей и поступления в организм воды концентрационный градиент организм — среда постепенно снижается. При этом скорость диффузии солей через покровы падает. Однако у форм, способных к гипертонической регуляции, в ответ на уменьшение осмотического давления внутренней среды увеличивается объем выводимой мочи, что в свою очередь приводит к дальнейшему увеличению потери солей, снижению градиента организм — среда и новому увеличению объема мочи. Накадываясь на снижение потери ионов с диффузией, этот процесс и оказывается ответственным за видимое постоянство среднего уровня максимальной скорости потери солей во времени.

Объемная регуляция, осуществляемая за счет выведения из организма жидкости изотоничной крови, обычно называется неосмотической регуляцией. Однако, вывода соли из организма, она способствует снижению осмотической концентрации его внутренней среды, что в природных условиях стимулирует увеличение реабсорбции ионов извне и снижает энергетические затраты на осмотическую работу. Поэтому нам кажется объемную регуляцию можно рассматривать как существенный компонент осморегуляторного процесса в целом.

Таким образом, по изменению скорости потери солей в дистиллированной воде можно судить о степени адаптированности организма к гипертонической регуляции. Характерно, что явное снижение этой скорости во времени наблюдалось у *N. diversicolor*, акклиматизированного к океанической солёности, при которой у него выключается механизм осморегуляции.

Кроме величин скорости потери солей в дистиллированной воде в работе приведены значения осмотической депрессии полостной жидкости животных в черноморской воде и сведения об изменениях их веса и выживаемости в дистиллированной воде.

На основании полученных характеристик и литературных данных изложены соображения об осморегуляции исследованных видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильева В. Ф., Гинецинский А. Г., Закс М. Г., Соколова М. М., 1960, Два типа приспособления пойкилоосмотических морских животных к гипотонической среде, Вопросы цитологии и общей физиологии, М.—Л.
- Беляев Г. М., 1951, Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солёности, Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. 3.
- Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А., 1940, Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных, К вопросу об акклиматизации в Каспийском море кормовых беспозвоночных, Зоол. журн., т. 19, № 4.
- Гинецинский А. Г., Васильева В. Ф., Закс М. Г., Наточин Ю. В., Соколова М. М., 1962, Методы исследования осморегулирующей системы рыб, в кн. «Руководство по методике исследований физиологии рыб», М.
- Зенкевич Л. А., 1938, Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солёности на некоторых черноморских беспозвоночных (к вопросу об акклиматизации черноморских беспозвоночных в Каспийском море), Зоол. журн., т. 17, вып. 5.
- Зенкевич Л. А., 1938а, Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солёности на некоторых беспозвоночных. К вопросу об акклиматизации черноморских беспозвоночных в Каспийском море, ч. II. (Изменение внутренней солёности), Зоол. журн., т. 17, вып. 6.
- Карандеева О. Г., 1961, Электrokpиоскопия при помощи полупроводникового термочувствительного микросопротивления (полумикрометод), Лабор. дело, № 8.
- Киселева М. И., 1960, Действие аральской и опресненной черноморской вод на *Nereis succinea*, Тр. Севаст. биол. ст., т. 13.
- 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. exp. Biol., v. 14, № 1.

- Duval M., 1925, Recherches physico-chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques, Ann. Inst. Océanogr., Monaco, № 5, v. 2.
- Ellis W. G., 1933, Calcium and the resistance of Nereis to brackish water, Nature, v. 132.
- Ellis W. G., 1937, The water and electrolyte exchange of Nereis diversicolor (Müller), J. exp. Biol., v. 14, № 3.
- Gross W. J., 1957, An analysis of response to osmotic stress in selected decapod crustacea, Biol. Bull., v. 112, № 1.
- Jones L. L., 1941, Osmotic regulation in several crabs of the Pacific coast of North America, J. Cell. Comp. Physiol., v. 18, № 1.
- Krogh A., 1939, Osmotic regulation in aquatic animals, Cambridge.
- Lockwood A. R. M., 1960, Some effects of temperature and concentration of the medium on the ionic regulation of the isopod Asellus aquaticus (L.), J. exp. Biol., v. 37, № 4.
- Lockwood A. P. M., 1962, The osmoregulation of Crustacea, Biol. rev., v. 37, № 2.
- Nagel H., 1934, Die Aufgaben der Exkretionsorgane und der Kiemen bei der Osmoregulation von Carcinus maenas, Z. vergl. Physiol., Bd. 21, H. 3.
- Panikkar N. K., 1941, Osmoregulation in some palaemonid prawns, J. Mar. Biol. Ass. U. K., v. 25, № 2.
- Panikkar N. K., 1950, Physiological aspects of adaptation to estuarine conditions, Proc. Indo-Pacif. Fish. Coun.
- Pantin C. F. A., 1931, The adaptation of Gunda ulvae to salinity. III. The electrolyte exchange, J. exp. Biol., v. 8, № 1.
- Parry G., 1954, Ionic regulation in the palaemonid prawn, Palaemon (-Leander) serratus, J. exp. Biol., v. 31, № 4.
- Pora E. A., 1939, Sur le comportement des crustacés brachioures de la Mer Noir aux variations de salinité, Ann. Sci. Univ., Jassy, v. 25.
- Pora E. A., 1962, Considerations sur l'importance du facteur osmotique et du facteur rapique dans le développement de la vie dans la Mer Noir, Acta biotheoret., v. 15, № 4.
- Prosser C. L., Green J. W., Chaw T. J., 1955, Ionic and osmotic concentrations in blood and urine of Pachygrapsus crassipes acclimated to different salinities, Biol. Bull., v. 109, № 1.
- Picken L. E. R., 1936, The mechanism of urine formation in invertebrates, I The excretion mechanisms in certain Arthropods, J. Exp. Biol., v. 13 № 2.
- Potts W. T. W., 1954, The energetics of osmotic regulation in brackish- and fresh-water animals, J. Exp. Biol., v. 31, № 4.
- Robertson J. D., 1953, Further studies on ionic regulation in marine invertebrates, J. Exp. Biol., v. 30, № 2.
- Robertson J. D., 1957, Osmotic and ionic regulation in aquatic invertebrates. Recent advances in invertebrate physiology. A symposium, Eugene, Oregon. (Univ. of Oregon publ.).
- Schlieper C., 1929, Über die Einwirkung niederer Salzconcentrationen auf marine organismen, Z. vergl. Physiol., Bd. 9, Hf. 2-3.
- Schlieper C., 1929a, Die Osmoregulation der Süßwasserkrebse Verh. dtsch., Zool. Ges., Bd. 33.
- Schlieper C., Herrmann F., 1930, Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen dekapoder Crustaceen, Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog., Bd. 52, № 4.
- Schwabe E., 1933, Über die osmoregulation verschiedener Krebse (Malacostracen), Z. vergl. Physiol., Bd. 19, Hf. 1.
- Seurat L. G., 1934, Formations littorales et estuaires de la Syrte Mineure (Golfe de Gabis), Station océanographique de Salammbô-Bulletin, № 32.
- Shaw J., 1959, Salt and water balance in the East African fresh water crab Potamon niloticus (M. Edw.), J. exp. Biol., v. 36, № 1.
- Shaw J., 1960, The mechanisms of osmoregulation. Comparative biochemistry, v. II, Chapter 9, Academic press, New York and London.
- Shaw J., 1961, Sodium balance in Eriocheir sinensis (M. Edw.), The adaptation of the Crustacea to fresh water, J. Exp. Biol., v. 38, № 1.
- Shaw J., 1961a, Studies on ionic regulation in Carcinus maenas (L.) 1. Sodium balance, J. Exp. Biol., v. 38, № 1.
- Smith R. J., 1955, Comparison of the level of chloride regulation by Nereis diversicolor in different parts of its geographical range, Biol. Bull., v. 109, № 1.
- Wikgren B., 1953, Osmotic regulation in some aquatic animals with special reference to the influence of temperature, Acta Zool. Fennica, 71.
- Williams A. B., 1960, The influence of temperature on osmotic regulation in two species of estuarine shrimps (Penaeus), Biol. Bull., v. 119, № 3.