

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.
Материалы IX международной конференции
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия
Петрозаводск, 2005. С. 292-296.

ПРИМЕНЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ ТОЛЕРАНТНЫХ ПОЛИГОНОВ ДЛЯ АНАЛИЗА ОТНОШЕНИЯ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ К СОЛЕНОСТИ СРЕДЫ

А.О. СМУРОВ, А.Ю. КОМЕНДАНТОВ

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В результате анализа собственных и литературных данных была обоснована возможность выделения 4 экологических групп водных организмов по их отношению к фактору солености. Упомянутые группы являются общими как для одноклеточных организмов, так и для многоклеточных. В качестве критерия выделения групп предложен оригинальный метод, основанный на анализе толерантных полигонов и типов осмотических отношений организмов с внешней средой. К первой группе относятся животные, существующие от пресной воды до 6-8‰. Вторая группа пресноводных организмов выживает от 0 до 3‰, регулируя внутреннюю осмотичность в этих же пределах. Наиболее интересна группа, образуемая инфузориями комплексов *Paramecia aurelia* и *P. polycaryum*, способными выдерживать повышение солености до 12-16‰. Наконец, последняя группа образована истинно эвригалинными видами, переживающими прямой перенос из пресной воды в солености верхней границы толерантного диапазона, соответствующие океанической солености. Результаты работ позволили выделить экологические группировки видов, способных существовать в пресных и морских водах и описать предполагаемые пути возникновения этих групп.

A.O. Smurov & A.Yu. Komendantov. Use of salinity tolerance polygons for the analysis of attitude of water invertebrates to salinity factor // The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea. Proceedings of the IXth International Conference, October, 11-14, 2004. Petrozavodsk, Karelia, Russia. Petrozavodsk, 2005. P. 292-296.

The purpose of our research was to verify the hypothesis that it is possible to distinguish ecological groups of water organisms in relation to salinity. There are at least 4 ecological groups that can exist in fresh water. The central group includes species capable of existing in a range from freshwater up to approximately 6-8‰. The group, which can be called 'true freshwater species' originated from the group above mentioned. These species can exist at salinity not exceeding 2.5-3‰, and accordingly can regulate internal osmolarity in the same range. The most interesting freshwater group is formed by numerous species of *P. aurelia* complex, *P. polycaryum* and some bivalve species. These species can exist in considerably more salty waters up to 12-16‰. The final group includes forms, which can be called 'true euryhaline'. They can stand direct transfer to freshwater from upper limit of potential salinity tolerance. The upper limit of potential salinity tolerance is almost equal to ocean salinity. There are at least 3 ecological groups, which can exist in sea water. Salinity range for groups: 18-35‰, 26-35‰, 10-35‰.

Многие моря и континентальные водоемы имеют варьирующий соленостный режим. Сильные колебания солености в этом случае становятся лимитирующим фактором, который ограничивает фауны разного происхождения. В настоящее время изучение этого феномена развивается в трех направлениях: экспериментальное определение ширины соленостных толерантных диапазонов, изучение типов осмотических отношений внутренней среды водных организмов со средой внешней, анализ информации о соленостных границах распространения организмов в природе (Аладин, 1988). Все три аспекта достаточно хорошо изучены только у небольшого количества гидробионтов. Однако объем информации, полученной исследователями для каждого направления достаточно велик.

Аспект соленостных границ распространения гидробионтов освещен в литературе наиболее полно. Наилучшими объектами для реализации таких исследований являются водоемы, где соленость варьирует в широких пределах. Классическим поли-

гоном для исследований такого рода является Балтийское море, которое имеет плавный градиент от пресной воды до почти океанической солености. Первыми, кто проводил подобные изыскания на данном водоеме, были Remane (1934; 1940) и Valikangas (1926; 1933). Логика исследований в этом направлении с необходимостью приводит к попытке классификации солоноватоводных видов, населяющих эти водоемы, или к классификации по солености их вод (Хлебович, 1974).

Попытки классификации предпринимались и позднее (Dahl, 1956; Segestråle, 1959), в том числе в недавнем прошлом (Williams, 1972, 1991; Williams et. al., 1990). Необходимо отметить, что некоторые авторы предлагали сразу несколько систем, что вероятно связано с их неудовлетворительностью. Фактически, авторы создавали системы для одного какого-либо водоема или их группы.

Очевидно, что различия между системами объясняются взаимодействием фактора солености с другими факторами, в том числе и биотическими.

Значение взаимодействия факторов для этого случая хорошо известно (Филиппов, 1995).

Необходимым логическим дополнением этих систем может быть знание потенциальных соленостных диапазонов, которые отражают воздействие солености «в чистом виде». Анализ потенциальных толерантных диапазонов видов приводит к выделению экологических групп. Если проанализировать потенциальные толерантные диапазоны видов в связи с их осмотическими отношениями со средой, то возможно создать классификацию отношения организмов к солености среды. Эта классификация объединит результаты, полученные исследователями трех направлений, в единое целое.

Анализ собственных и литературных данных позволяет выделить экологические группировки видов, способных существовать в пресных и морских водах. Каждая из выделенных групп характеризуется определенной потенциальной соленостной толерантностью, адаптационными способностями, конкретными формами соленостного толерантного полигона и вариантами осмотических реакций. В случае если близкородственные организмы попадают в разные группы в отношении солености, то существует возможность провести комбинированный анализ филогенетических отношений и экологических групп видов. Таким образом, можно показать пути возникновения групп.

Так как толерантные полигоны содержат больше информации об адаптационных способностях видов, чем потенциальная толерантность, то характеристика выделенных групп основана на описании их формы. Соленостные толерантные полигоны всех исследованных к настоящему времени видов имеют характерную форму, которую в первом приближении можно считать усеченным эллипсом. Наиболее важными характеристиками полигонов можно полагать значение верхней толерантной границы при акклимации к пресной среде (начальная ордината), существование нижней толерантной границы отличающейся по значению от 0 (ноль соответствует пресной минерализации), площадь толерантного полигона; ширину зоны, в которой возрастает значение верхней толерантной границы при изменении солености акклимации (более подробное описание формы толерантного полигона (Комендантов, Смуров, наст. сб.).

Экологических групп, способных существовать в пресной и солоноватой воде не менее 4. Первая группа включает виды, способные существовать в пределах от пресной воды до приблизительно 6-8‰. Зона, в которой возрастает значение верхней толерантной границы при изменении солености акклимации, располагается от пресной среды до солености 2.5-3.5‰. Эти животные являются гиперосмотическими регуляторами.

Другая группа, которую можно назвать истинно пресноводными видами (стеногалинные пресноводные виды согласно Л.А. Зенкеичу (1961) происходят

от вышеупомянутой группы (Smurov, Fokin, 2001). Эти виды способны существовать при соленостях, не превышающих 2.5-3‰, и соответственно, могут регулировать внутреннюю осмолярность в этих пределах. Аналогичные экологические группы существуют у моллюсков (*Margaritana margaritifera*, *Amesoda scaldiana*). Кроме того, они способны длительное, но ограниченное время (приблизительно 2-2.5 недели) существовать в солености 3-3.5 ‰. В пределах потенциальной соленостной толерантности возможен их прямой перенос без предварительной акклимации. Среди инфузорий, возможно, существует группа, включающая кроме 2 видов парамеций (*P. trichium* и *P. bursaria*) большое количество обычных форм, например виды *Spirostomum* и *Loxodes*. Эти формы существуют в водоемах, которые имеют высокий уровень общей минерализации (2-3 г/л), при этом абсолютное содержание ионов Na^+ и Cl^- является незначительным. Эта особенность связана с регуляцией внутренней концентрации кальция.

Наиболее интересна экологическая группа, также ведущая происхождение от видов первой группы. В качестве примера можно привести парамеций комплекса *P. aurelia* и *P. polycaryum*. Эти виды могут существовать в более соленой воде - до 12-16‰. Левая часть их толерантных полигонов приблизительно соответствует толерантным полигонам центральной группы, правую часть следует считать новообразованием. Это дает то преимущество, что позволяет выживать в соленостях выше 8-9‰, хотя темп деления клеток существенно уменьшается. Аналогичная экологическая группа, которая способна существовать в пределах от пресной воды до 12-18‰ была найдена у остракод (Aladin, 1996). В левой части потенциального толерантного диапазона осуществляется гиперосмотическая регуляция. Начиная с солености акклимации 6,5-8‰ наблюдается тенденция к уменьшению степени гиперосмотичности.

Четвертая группа включает формы, которые можно назвать истинно эвригалинными (термин вводится нами). Они могут переносить прямой перенос от верхней потенциальной соленостной границы непосредственно в пресную воду. Верхняя граница потенциальной толерантности почти равна океанической солености. Зона, в которой возрастает значение верхней толерантной границы при изменении солености акклимации, располагается от пресной среды до солености 4-5‰. Эти виды характеризуются высокими значениями начальной ординаты - до 16-25‰. Начиная с солености акклимации 6,5-8‰, наблюдается тенденция к уменьшению степени гиперосмотичности вплоть до практически полной изоосмотичности при соленостях близких к летальным. Виды этой группы ведут происхождение от обитателей пресных вод, что надежно доказано для парамеций.

Виды морского происхождения разделяются по меньшей мере на 3 группы. Все они являются осмоконформерами: осмолярность внутренней среды превышает либо незначительно, либо недостоверно осмолярность среды внешней.

Наиболее четко ограничена группа, к которой принадлежат формы, способные существовать в интервале солёности от 1-6‰ до 65-70‰. Форма их толерантных полигонов сходна с формой полигонов истинно эвригалинных видов, но с существенными отличиями. Во-первых, толерантный полигон сдвинут вправо и расширен в области высоких солёностей. Во-вторых, значение начальной ординаты сильно варьирует: 23-50‰. В области низких солёностей эти виды осуществляют гиперосмотическую регуляцию, в области высоких (близких к океанической) солёностей они изоосмотичны.

Вторая группа ведёт происхождение от стеногалинных морских форм, которые способны существовать в пределах 30-40‰. Форма их толерантных полигонов близка к прямоугольной. Возможны прямые переносы в пределах всего полигона толерантности. В качестве примера можно указать многие виды иглокожих, морских остракод, некоторые виды инфузорий, дальневосточных моллюсков. Анализ сходства потенциальной толерантности видов с использованием меры сходства Чекановского-Серенсена приводит к выделению 3 групп видов, различающихся по солёностной толерантности. Происхождение групп морских видов остракод достаточно очевидно показывает Рис. 1.

Связь между солёностной толерантностью организмов и их осмотическими отношениями со сре-

дой в некоторых случаях достаточно очевидна. Согласно общепринятым воззрениям в пресных водах могут существовать как пресноводные, так и эвригалинные и солоноватоводные организмы. Сейчас всеми исследователями признается, что способность поддерживать общую осмотическую концентрацию внутри организма на более высоком уровне, чем во внешней среде является необходимым условием для жизни в пресной воде или в воде с низкой минерализацией (Аладин, 1996). Известно, что пресноводные низкоорганизованные ракообразные способны акклиматизироваться к солёностям настолько высоким, насколько высока солёность их внутренней среды в пресной воде (Беляев, 1950; Хлебович, 1974). Согласно Аладину (1996), толерантные диапазоны осмоконформных организмов в какой-то мере определяются диапазонами солёностей, при которых клетки способны регулировать свой объём.

В настоящее время можно объединить данные по форме солёностного толерантного полигона организма с особенностями осмотической регуляции его внутренней среды (или цитоплазмы для одноклеточных организмов).

Виды морского происхождения, изоосмотичные по отношению к внешней среде, имеют границы толерантного полигона на графике, параллельные линии изоосмотичности (Рис. 2).

Линейное изменение толерантных границ в зависимости от солёности акклимации характерно также для видов, осуществляющих гиперосмотическую регуляцию внутренней среды (Рис. 3).

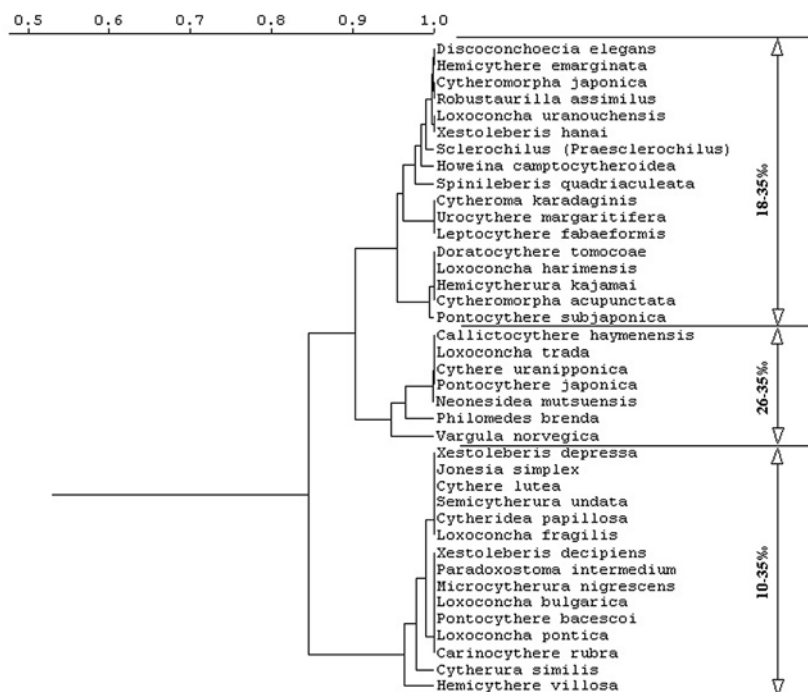


Рис. 1. Диаграмма сходства потенциальной солёностной толерантности некоторых видов *Ostracoda*. Кластеризация проведена по методу взвешенного среднего

Если осмотичность внутри организма изменяется ступенчато, как например у инфузории *Paramecium multimicronucleatum*, то значения толерантных границ изменяются нелинейно (Рис. 4).

В предложенной нами классификации отсутствуют виды, осуществляющие гипоосмотическую

регуляцию внутренней среды в связи с отсутствием полноценных данных по их соленостной толерантности.

Работа поддержана грантами РФФИ N 04-04-98801_a и РФФИ № 04-04-49811_a.

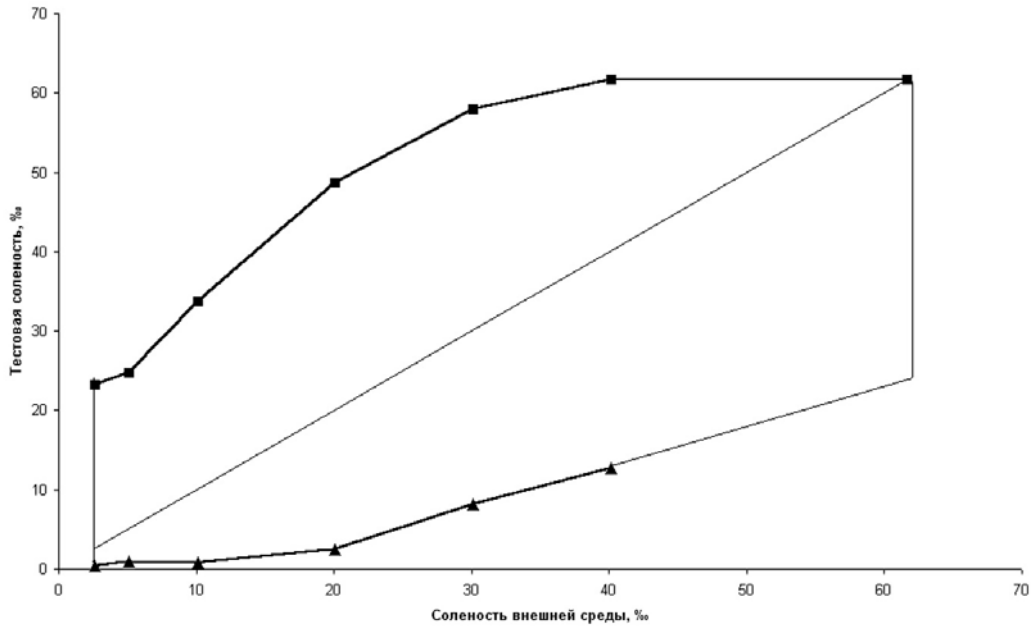


Рис. 2. Соленостный толерантный полигон и осмотические отношения со средой *Macoma balthica*

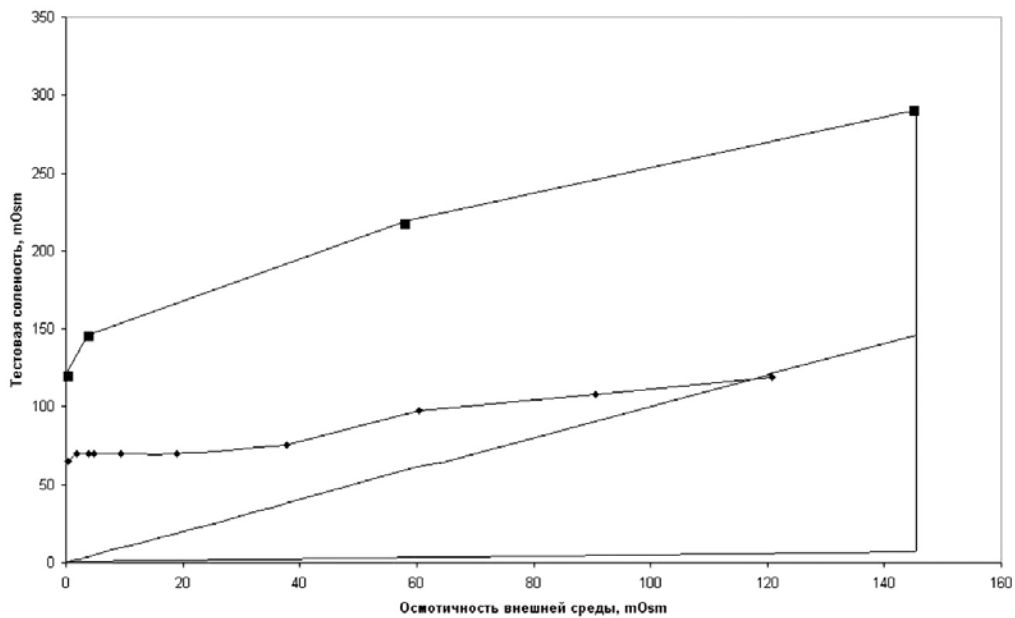


Рис. 3. Соленостный толерантный полигон и осмотические отношения со средой *Dreissena polymorpha*

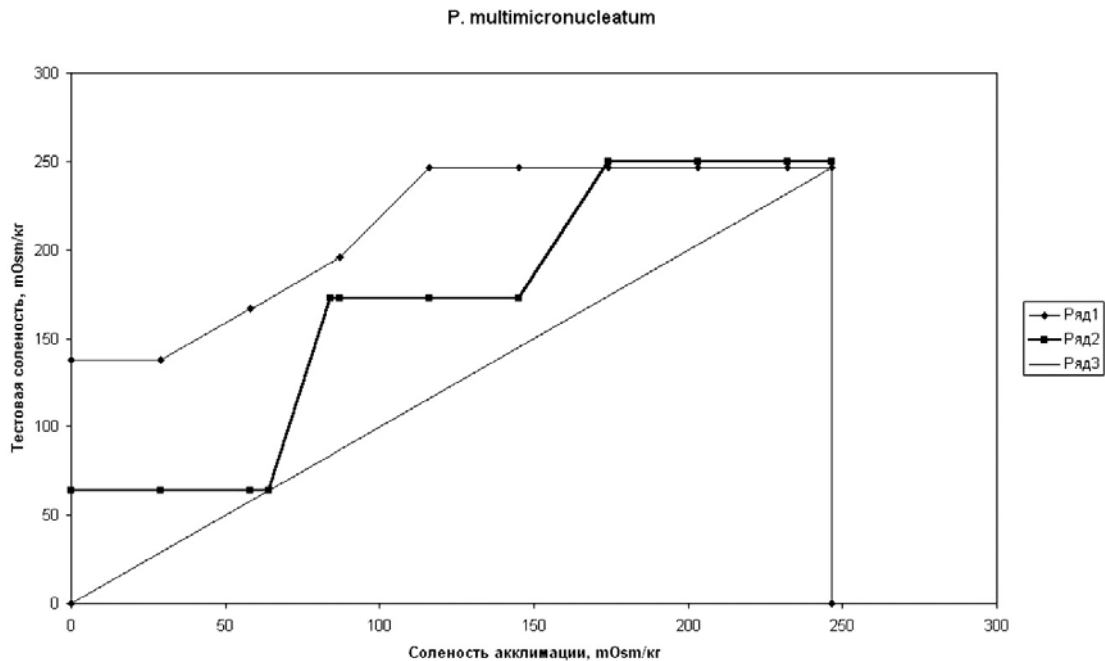


Рис. 4. Соленостный толерантный полигон и осмотические отношения со средой *Paramecium multimicronucleatum*

Литература

- Аладин Н.В. 1996. Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda // Труды Зоол. Инст. РАН. Т. 65. 207 с.
- Аладин Н.В. 1988. Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей // Журн. общ. биол. Т. 67. Вып. 7. С. 974-982.
- Беляев Г.М. 1950. Осморегуляторные особенности низших ракообразных материковых вод // Тр. Всесоюз. Гидробиол. Об-ва. Т. 3. С. 194-213.
- Зенкевич Л.А. 1961. Биология морей СССР. М.: Изд. АН СССР. 739 с.
- Книпович Н.М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод. М.-Л.: Пищпромиздат. 513 с.
- Филиппов А.А. 1995. К вопросу о солеустойчивости донных организмов Аральского моря // Тр. ЗИН РАН. Т. 262. Часть I. Биологические и природоведческие проблемы Аральского моря и Приаралья. СПб. С. 65-102.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука. 235 с.
- Dahl E. 1956. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters // Oikos. Vol. 7. P. 1-27.
- Filippov A.A. 1998. On the method for estimating the salinity tolerance of water invertebrates // Rus. J. Ecology. Vol. 29. P. 253-257.
- Segestråle S.G. 1959. Brackishwater classification: a historical survey // Arch. oceanograph., Limnol. Vol. 11. P. 7-33.
- Smurov A.O., Fokin S.I. 2001. Use of salinity tolerance data for investigation of phylogeny of *Paramecium* (*Ciliophora*, *Peniculia*) // Protistology. V. 2, №2. P. 130-138.
- Struder-Kypke M.C., Wright A.G., Fokin S.I., Lynn H.L. 2000. Phylogenetic relationships of the subclass *Peniculia* (*Oligohymenophorea*, *Ciliophora*) inferred from small subunit rRNA gene sequences // J. Eukaryot. Microbiol. Vol. 47. P. 419-429.
- Remane A. 1934. Brackwasserfauna // Zool. Anz. Vol. 7. P. 34-74.
- Remane A. 1940. Einführung in die Zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee // Tierwelt der Nord und Ostsee. Stuttgart. Vol. 34. P. 1-238.
- Valikangas I. 1926. Planktonogische Untersuchungen im Hafengebiet von Helsingfors // Acta Zool. Fennica. Vol. 1. P. 1-298.
- Valikangas I. 1933. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet // Vehr. Intern. Vereinig. Limnol. Vol. 6. P. 62-112.
- Williams W.D. 1972. The uniqueness of salt lake ecosystem. // Perspective Problems of Freshwaters. Warszawa-Krakov, P. 350-361.
- Williams W.D., Boulton, A.J., Taaffe R.G. 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. // Hydrobiologia. Vol. 197. P. 257-266.
- Williams W.D. (ed). 1991. Salt lakes and salinity. Junk, Dordrecht.
- Zenkevitch L.A. The classification of the brackish-water basins, as exemplified by seas of the USSR // Arch. oceanog. e. limnol. Vol. 11. P. 53-61.