

915

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

РГБ ОД

На правах рукописи

УДК 595.32:33;591.044 (262.83)

АЛАДИН  
Николай Васильевич

СОЛЕНОСТНЫЕ АДАПТАЦИИ  
OSTRACODA И BRANCHIOPODA.

Морфо-функциональные, экологические и эволюционные  
аспекты со специальным рассмотрением представителей  
этих ракообразных из Аральского моря.

03.00.08 - зоология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург  
1994

Работа выполнена в Лаборатории солоноватоводной биологии Зоологического института РАН.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Н.Н.СМИРНОВ  
доктор биологических наук, профессор Л.С.КРАЮШКИНА  
доктор биологических наук, профессор Я.И.СТАРОБОГАТОВ

Ведущее учреждение: Институт Биологии внутренних вод РАН.

Защита диссертации состоится "18" января 1995 г. в 14 часов на заседании специализированного совета Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН (199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан "14" декабря 1994 г.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук



Т.Г.ЛУКИНА

## ВВЕДЕНИЕ.

Актуальность проблемы. Соленость окружающей воды — один из ведущих абиотических факторов внешней среды, воздействующих на гидробионтов. Выяснение особенностей отношения водных животных и растений к этому фактору важно для понимания, как аутоэкологических, так и синэкологических закономерностей. Среди морских и континентальных водных масс очень часто встречаются обширные акватории с меняющимся соленостным режимом. Так например, Россия владеет богатейшими водными ресурсами, характернейшей чертой которых является обилие солоноватых вод. Практически все моря нашей страны в той или иной мере испытывают существенное опреснение из-за речного и грунтового стока или длительных атмосферных осадков. Великие сибирские реки несут в северные окраинные моря России огромное количество пресной воды и это приводит к значительному понижению концентрации солей в прибрежной зоне. Периодичность опреснения морских вод носит сезонный характер и размеры солоноватых акваторий морей существенно меняются в течение года. В некоторых морях, например, Черном, Азовском, Балтийском и Белом весь объем воды или его большая часть имеют солености в 1,5—3 раза меньшие, чем у вод Мирового океана. Континентальные водоемы, особенно расположенные в аридных районах, испытывают преимущественно осолонение из-за испарения и сокращения притока речных вод. С одной стороны это связано с многолетними климатическими циклами, а с другой стороны — с хозяйственной деятельностью человека. На Аральском море-озере за последние тридцать лет уровень воды снизился на 15 м, площадь сократилась более чем на треть, а объем более чем на половину. Соленость возросла с 8—10‰ до 36—38‰, а во многих заливах Арала превысила 40‰.

Нестабильность соленостного режима и особенно его резкие антропогенные изменения отражаются на биоразнообразии морских и континентальных вод. В связи с этим, возникает необходимость создания научно обоснованных прогнозов изменения качественного состава биоценозов как в морских, так и в континентальных водах с меняющейся соленостью. Важность проблемы заключается еще в том, что именно морские и континентальные солоноватые воды России и других государств являются местом обитания ценных промысловых пород рыб и беспозвоночных.

Большой теоретический и практический интерес имеют исследования солоностных адаптаций и осморегуляторных способностей ракушковых и жаброногих ракообразных. Эти организмы играют довольно важную роль в биоценозах морских и континентальных водоемов, а чрезвычайное разнообразие экологических форм среди ныне живущих представителей классов *Ostracoda* и *Branchiopoda* делает их очень удобными объектами для изучения влияния солёности окружающей воды на гидробионтов. Ракушковые и жаброногие ракообразные завоевали самые разнообразные по величине солёности водные среды. Их можно встретить в водоемах с талой, практически дистиллированной водой, в пресных, солончатых и гипергалинных озерах, прудах и лужах, в морских сильно опресненных эстуариях, в полносолёных водах Мирового океана и в гипергалинных водах морских лагун, супралиторальных ванн, солевых маршей. Именно среди *Ostracoda* и *Branchiopoda* мы встречаем животных, которые в активном состоянии не только могут переносить, но и нормально развиваться при чрезвычайно высоких солёностях. Многие виды ракушковых ракообразных выдерживают осолонение до 200‰ и выше (De Deckker, 1983), а жаброногие из родов *Artemia* и *Parartemia* — самые солеустойчивые среди гидробионтов, так как толерантны к солёностям свыше 300—350‰ (Cole, Brown, 1967; Mitchell, Geddes, 1977). Некоторые виды *Ostracoda* и *Branchiopoda* проникли даже во влажные наземные биотопы (Шорников, 1980; Frey, 1980), где они живут в водяной пленке или в микроводоемах на почве и растительности. В этих необычных для гидробионтов условиях ракушковые и жаброногие ракообразные также сталкиваются с колебаниями солёности поверхностной влаги при подсыхании или переувлажнении субстрата.

Однако, не только широкая адаптивная радиация с обилием экологических форм делает *Ostracoda* и *Branchiopoda* удобными объектами для изучения влияния фактора солёности на гидробионтов. Оба класса являются одними из древнейших среди ракообразных. Среди ныне живущих *Ostracoda* и *Branchiopoda* много "живых ископаемых", которые морфологически практически не отличаются или отличаются лишь незначительно от древних форм. В связи с этим, можно предположить, что у таких ракушковых и жаброногих ракообразных сходство, в какой-то мере, может распространяться не только на морфологические, но и на функциональные особенности организации. В таком случае, изучая влияние на эти организмы фактора солёности, можно,

по-видимому, столкнуться с весьма примитивными соленостными адаптациями.

Цель и задачи работы. Все высказанные выше соображения и определили основную цель настоящей работы — изучение соленостных адаптаций Ostracoda и Branchiopoda. При этом были поставлены следующие задачи. Во-первых, с помощью микрокриоскопического метода исследовать осмотические отношения гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных с окружающей водой. Во-вторых, проанализировать механизмы и структуры, ответственные за осморегуляцию у этих ракообразных. В-третьих, выявить особенности эмбрионального развития и линьки Ostracoda и Branchiopoda, определяемые фактором солености. В-четвертых, оценить влияние температуры и состава солей воды на соленостные адаптации ракушковых и жаброногих ракообразных. В-пятых, на примере этих ракообразных из Аральского моря проследить изменения их биоразнообразия в зависимости от фактора солености, предпринять попытку реконструкции палеогалянности данного гигантского соленого озера.

Теоретическая значимость и научная новизна. Работа является первым в мировой науке систематическим исследованием соленостных адаптаций Ostracoda и Branchiopoda. Впервые на большом материале (132 вида) проанализированы морфо-функциональные, экологические и эволюционные аспекты соленостных адаптаций Ostracoda и Branchiopoda со специальным рассмотрением представителей этих ракообразных из Аральского моря. Показано, что Ostracoda способны как к осморегуляции гемолимфы, так и к осмоконформности, а Branchiopoda способны исключительно к осморегуляции. Доказано, что главной отличительной особенностью гиперосмотической регуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных является ее зависимость от количества солей, поступивших в организм вместе с пищей, а также, что гипоосмотическая регуляция гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных в первую очередь определяется способностью к активному транспорту ионов из организма во внешнюю среду. Обнаружено, что структуры, ответственные за этот транспорт, у представителей этих двух классов расположены различно. У Ostracoda — в области необызвестленной зоны внутреннего листка раковины, а у Branchiopoda — либо в области головного щита, либо в области жаберных придатков торажальных конечностей.

Выдвинуто положение что репродуктивные соленостные адаптации есть у осморегуляторов и их, как правило, нет у

осмоконформеров, а у Ostracoda и Branchiopoda, способных к осморегуляции, под яйцевыми оболочками или в закрытых выводковых камерах общая осмотическая концентрация поддерживается на уровне таковой гемолимфы самок.

В работе подтверждена пригодность методик Розенфельда - Веспера (Rosenfeld, Vesper, 1977) и Чиваса - Де Деккера (Chivas, De Deckker, 1983) для определения палеогалинности соленых озер. Микроскульптура, а также химический состав раковин *Cyprideis torosa* могут отражать соленостные условия в момент линьки. Чем больше округлых поровых каналов, тем ниже солёность среды обитания и наоборот. Чем выше абсолютные показатели молярного соотношения стронция и кальция, тем выше солёность воды в озере и наоборот. Эти сведения можно использовать для реконструкции палеогалинности Аральского моря и других континентальных осолоненных водосёмов.

На обширном многолетнем материале показано, что с осолонением Аральского моря, как правило, падает биоразнообразие ракушковых и жаброногих ракообразных, а с его распреснением — возрастает.

Практическая значимость. Работа имеет практическое значение. Ее основные выводы и положения могут быть использованы для решения актуальных прикладных проблем зоологии, лимнологии и гидробиологии, а также для восстановления палеосоленостей, экологического мониторинга и прогнозирования развития экосистем соленых озер. Полученные данные могут быть учтены при составлении планов консервации и реабилитации Аральского моря.

Апробация. Основные положения диссертации представлялись на семинарах лаборатории солоноватоводной биологии Зоологического института РАН (1989—1994 гг.). Различные разделы работы шесть раз докладывались (1982, 1984, 1986, 1989, 1991, 1993 гг.) на отчетных сессиях Зоологического института РАН. Материалы докладывались на IV съезде ВГБО в г. Киеве 1—4 декабря 1981 г.; на VI Съезде ВГБО 8—11 октября 1991 г. в г. Мурманске; на XXXV сессии Всесоюзного палеонтологического общества 23—27 января 1989 г. в г. Ленинграде. Основные моменты исследования представлялись также на международных форумах: на II Международном конгрессе по сравнительной физиологии и биохимии 8—12 августа 1988 г. в г. Батон-Руж (США); на II Международном симпозиуме по изучению кладоцер 13—20 сентября 1989 г. в г. Гатранска—Ломница (Чехословакия); на I Международном симпозиуме по изучению Аральского моря 14—19 июля 1990 г. в г. Блужингтоне (США); на V Международном симпозиуме по

изучению соленых озер 17—22 марта 1991 г. в г. Ла-Пас (Боливия); на XI Международном симпозиуме по изучению остракод 8—12 июля 1991 г. в г. Варнамбул (Австралия); на I Международном симпозиуме по водным угодьям Азии 14—20 декабря 1991 г. в г. Карачи (Пакистан); на IV Международной конференции по инвайронметрии 17—21 августа 1992 г. в г. Эспоо (Финляндия); на XXV Международном лимнологическом конгрессе 21—27 августа 1992 г. в г. Барселоне (Испания); на Заключительной сессии ЮНЕП по Аральскому морю 1—6 сентября 1992 г. в г. Женеве (Швейцария); на III Международном симпозиуме по изучению кладоцер 9—16 августа 1993 г. в г. Берген (Норвегия); на VI Международном симпозиуме по изучению соленых озер 14—20 июля 1994 г. в г. Пекине (Китай); на XII Международном симпозиуме по изучению остракод 26—30 июля 1994 г. в г. Праге (Чехия).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 90 печатных работ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 10 глав, заключения, выводов и списка цитированной литературы. Рукопись изложена на 300 страницах машинописного текста. Иллюстрации представлены рисунками, таблицами и фотографиями, которые оформлены в виде приложения к каждой главе.

## ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.

Объектами исследования служили 132 вида из морских и континентальных водоемов, а также из лабораторных культур. Из них 96 видов ракушковых: *Vargula norvegica* (Baird), *Philomedes brenda* (Lilljeborg), *Euphilomedes nipponica* Hiruta, *Discoconchoecia elegans* (G.O.Sars), *Boroecia borealis* (G.O.Sars), *Neonesidea mutsiensis* (Ishizaki), *Cythere lutea* O.F.Muller, *Cythere uranipponica* Hanai, *Microcytherura nigrescens* (G.W.Muller), *Hemicytherura kajiamai* (Hanai), *Cytheromorpha fuscata* (Brady), *Cytheromorpha japonica* Ishizaki, *Cytheromorpha acupunctata* (Brady), *Leptocythere pellucida* (Baird), *Leptocythere lacertosa* (Hirschmann), *Leptocythere fabaeformis* (G.W.Muller), *Leptocythere histriana* Caraiion, *Leptocythere bacuana* (Liventail), *Ammicythere cymbala* (Liventail), *Tanella supralittoralis* Schornikov, *Limnocythere inopinata* (Baird), *Limnocythere stationis* Vavra, *Galolimnocythere aralensis* Schornikov, *Cytheroma karadaginis* Dubowsky, *Cytheridea papillosa* Bosquet, *Cytheridea punctillata* Brady, *Cyprideis torosa* (Jones), *Paracyprideis fernica* (Hirschmann), *Heterocyprideis sorbyana* (Jones), *Pontocythere bacescoi* (Caraiion), *Pontocythere japonica* (Hanai), *Pontocythere sibjaponica* (Hanai), *Callitocythere*

*haymenensis* Hanai, *Doratocythere tomokoe* (Ishizaki), *Carinocythereis rubra* (G.W.Muller), *Bicornucythere bisanensis* (Okubo), *Hemicythere villosa* (G.O.Sars), *Hemicythere emarginata* G.O.Sars, *Urocythereis margaritifera* (G.W.Muller), *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis* (Dubowsky), *Spinileberis quadriaculeata* (Brady), *Spinileberis pulchra* Chen, *Robustaurilla assimilis* (Kajiyama), *Hirschmannia viridis* (O.F.Muller). *Loxococoncha impressa* (Baird), *Loxococoncha fragilis* G.O.Sars, *Loxococoncha pontica* Klie, *Loxococoncha aestuarii* Marinov, *Loxococoncha bulgarica* Caraion, *Loxococoncha elliptica* Brady, *Loxococoncha lepida* Stepanaitys, *Loxococoncha uranouchensis* Ishizaki, *Loxococoncha trada* Guan, *Loxococoncha harimensis* Okubo, *Paracytheridea pauli* Dubowsky, *Cytherura similis* G.O.Sars, *Semicytherura nigrescens* (Baird), *Semicytherura undata* (G.O.Sars), *Hemicytherura bulgarica* (Klie), *Howeina camptocytheroidea* Hanai, *Xestoleberis depressa* G.O.Sars, *Xestoleberis decipiens* G.W.Muller, *Xestoleberis aurantia* (Baird), *Xestoleberis hanai* Ishizaki, *Jonesia simplex* (Norman), *Acetohulastoma hyperboreum hyperboreum* (Scott), *Paradoxostoma intermedium* G.W.Muller, *Paradoxostoma ussuricum* Schornikov, *Paradoxostoma brunneum* Schornikov, *Paradoxostoma variabile* (Baird), *Cytherois cepa* Klie, *Sclerochilus* (*Praesclerochilus*) *verecundus* Schornikov, *Terrestricythere ivanovae* Schornikov, *Terrestricythere pratensis* Schornikov, *Propontocypris maculata* Schornikov, *Aglaiocypris complanata* (Brady et Roberson), *Candona schweyeri* Schornikov, *Candona marchica* Hartwig, *Candona neglecta* G.O.Sars, *Candona candida* O.F.Muller, *Cycloocypris laevis* (O.F.Muller), *Cycloocypris ovum* (Jurine), *Cyprinotus salina* (Brady), *Cyprinotus edwardi* Mc Kenzie, *Heterocypris incongruens* (Ramdohr), *Eucypris inflata* (G.O.Sars), *Dolerocypris fasciata* (Muller), *Diacypris spinosa* De Deckker, *Mytilocypris praenuncia* (Chapman), *Alboa worooa* De Deckker, *Cypris decaryi* Gaithier, *Cypridopsis aculeata* (Costa), *Cypridopsis vidua* (Muller), *Potamocypris steveri* Klie, *Plesiocypridopsis newtoni* (Brady et Roberson), *Darwinula stevensoni* (Brady et Roberson) и 36 видов жаброногих ракообразных: *Artemia salina* (Leach), *Streptocephalus torvicornis* (Waga), *Triops cancriformis* (Linne), *Cyzicus tetracerus* (Krynichi), *Sida crystallina* (O.F.Muller), *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Penilia avirostris* Dana, *Daphnia magna* Straus, *Daphnia pulex* (De Geer), *Daphnia longispina* O.F.Muller, *Ceriodaphnia reticulata* Jurine, *Ceriodaphnia cornuta* Sars, *Simocephalus vetulus* (O.F.Muller), *Daphniopsis pusilla* Serventy, *Bosmina longirostris* (O.F.Muller), *Macrothrix hirsuticornis* Norman et Brady, *Echinisca capensis* Sars, *Chydorus sphaericus* (O.F.Muller), *Moina mongolica* Daday, *Moina brachiata* (Jurine), *Moina macrocopa* (Straus), *Moina hutchinsoni* Brehm, *Polyphemus*

*pediculus* (Linne), *Polyphemus exiguus* G.O.Sars, *Pleopis schmackeri* (Poppe), *Pleopis polyphemoides* (Leuck), *Pseudevadne tergestina* Claus, *Podon leuckarti* G.O.Sars, *Evadne nordmanni* Loven, *Evadne anonyx* G.O.Sars, *Podonevadne trigona* (G.O.Sars), *Podonevadne camptonyx* (G.O.Sars), *Podonevadne angusta* (G.O.Sars), *Cornigerius maoticus hircus* (G.O.Sars), *Cercopagis pengoi pengoi* (Ostr), *Cercopagis pengoi aralensis* M.-Bolt., *Apagis cylindrata* G.O.Sars. Сборы и эксперименты выполняли в период с 1973 г. по 1994 г. включительно на шести морях России: Баренцевом, Белом, Балтийском, Черном, Азовском, Японском и на многих континентальных водоемах, включая гигантские моря-озера: Каспий и Арал. Грунты для постановки лабораторных культур получали от отечественных и зарубежных коллег, а также отбирали во время командировок и экспедиций.

Определение осмотических параметров жидкостей внутренней среды Ostracoda и Branchiopoda осуществляли с помощью электрокриоскопической методики (Гинесинский и др., 1962; Соколова, 1967; Виноградов, Бобович, 1970; Хлебович и др., 1970).

Микрокриоскопическому исследованию подвергались различные внутренние среды ракушковых и жаброногих ракообразных: гемолимфа, жидкости из максиллярных желез, выводковых камер, яиц и эмбрионов. Полученные микрокриоскопические данные обрабатывали статистически. При определении каждой точки депрессии жидкостей внутренней среды ракушковых и жаброногих ракообразных во всех сериях опытов брали 5—10 экземпляров и более. Подсчитывали среднее арифметическое ( $M$ ) и его среднюю квадратическую ошибку ( $m$ ). Вероятность случайности различий ( $p$ ) оценивали с помощью критерия Стьюдента-Фишера. Различия считались статистически достоверными при  $p > 0,05$ .

Специализированные клетки, структуры и органы, участвующие в активном ионном транспорте, выявляли у Ostracoda и Branchiopoda с помощью хлоридного теста и реакции на фермент сукцинатдегидрогеназу.

Морфологические исследования велись как на световом, так и на электронном уровне. Исследования проводились на сканирующих и трансмиссионных электронных микроскопах.

При определении палеогалянинности по раковинам Ostracoda использовались методики Розенфельда - Веспера (Rosenfeld, Vesper, 1977) и Чиваса - Де Деккера (Chivas, De Dekker, 1983).

## ГЛАВА 2. РАЗЛИЧНЫЕ ОСМОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ГЕМОЛИМФОЙ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ И ОКРУЖАЮЩЕЙ ВОДОЙ.

Микрорископическое определение осмотических параметров гемолимфы Ostracoda и Branchiopoda включало в себя два этапа экспериментальных работ.

В первой серии опытов определяли депрессию гемолимфы у ракообразных, взятых непосредственно из естественной среды обитания, а во второй — у Ostracoda и Branchiopoda, акклиматизированных к воде различной солености.

Сопоставляя сведения о соленостных толерантных диапазонах и данные о характере осмотических отношений гемолимфы с окружающей водой у пойкилоосмотических остракод и у гомеосмотических ракушковых и жаброногих ракообразных можно выделить как бы отдельные этапы развития осмоконформности и осморегуляции. Среди Ostracoda, неспособных к осморегуляции гемолимфы, четко прослеживаются три уровня совершенствования осмоконформности. Первый уровень зарегистрирован у стеногалинных морских ракушковых ракообразных, способных к изоосмии в очень узком диапазоне соленостей — приблизительно от 30‰ до 36‰. Второй уровень зарегистрирован у морских остракод, способных к изоосмии в более широком диапазоне соленостей — приблизительно от 20‰ до 40‰. Третий уровень зарегистрирован у эвригалинных морских ракушковых ракообразных, способных к изоосмии в очень широком диапазоне соленостей — приблизительно от 8‰ до 40‰.

У остракод, способных сочетать осмоконформность при высоких соленостях с гиперосмотической регуляцией гемолимфы при низких, можно выделить два уровня совершенствования гиперосмотической регуляции с одновременным снижением диапазона изоосмии. Первый уровень зарегистрирован у широкоэвригалинных морских ракушковых ракообразных, у которых при соленостях от 2‰ до 8‰ гемолимфа гиперосмотична, а при соленостях от 8‰ до 50‰ — изоосмотична окружающей воде. Второй уровень зарегистрирован у солоноватоводных остракод из морских вод. Эти ракушковые ракообразные способны нормально существовать даже в пресной воде. При соленостях от 30‰ до 8‰, наблюдается изоосмия, а при более низких — гиперосмия гемолимфы.

Среди *Ostracoda* и *Branchiopoda*, способных к гиперосмотической регуляции гемолимфы, можно выделить два уровня. Первый уровень зарегистрирован у пресноводных ракушковых и жаброногих ракообразных. Их гемолимфа гиперосмотична по отношению к окружающей среде в пределах всего соленостного толерантного диапазона — от пресной воды до воды соленостью 8‰. При соленостях более 8‰ гемолимфа становится изоосмотической окружающей среде и эти ракообразные быстро погибают. Второй уровень зарегистрирован у солоноватоводных *Ostracoda* и *Branchiopoda* из континентальных вод. Гемолимфа у этих ракообразных гиперосмотична только в интервале от пресной воды до воды соленостью 8‰, а при соленостях от 8‰ до 14‰, реже до 20‰, наблюдается изоосмия гемолимфы с окружающей водой. В данном случае второй уровень по отношению к первому, очевидно, нельзя рассматривать как совершенствование гиперосмотической регуляции. По-видимому, это попытка вернуться к способу осморегуляции солоноватоводных остракод из морских вод, то есть возникновение способности к вторичной осмоконформности при высоких соленостях.

У ракушковых и жаброногих ракообразных, способных к амфиосмотической регуляции гемолимфы, то есть сочетающих гиперосмотическую регуляцию при низких соленостях с гипоосмотической при высоких, можно выделить четыре уровня совершенствования гипоосмотической регуляции гемолимфы. Первый уровень зарегистрирован у некоторых каспийских и аральских солоноватоводных *Ostracoda* и *Branchiopoda*. У них в пресной воде и до воды, соленостью 8‰ гемолимфа гиперосмотична, а при соленостях от 8‰ до 14—16‰, реже до 20‰, — гипоосмотична. Второй уровень зарегистрирован у некоторых австралийских эвригалинных ракушковых и жаброногих ракообразных. Гемолимфа у них гиперосмотична в интервале от пресной воды до воды соленостью 8‰, изоосмотична — от 8‰ до 20—24‰, гипоосмотична — от 20—24‰ до 50‰. Третий уровень зарегистрирован у эвригалинных *Ostracoda* и *Branchiopoda* из континентальных вод и у остракод из влажных наземных биотопов. У этих организмов способность к гипоосмотической регуляции еще более ярко выражена, а способность к гиперосмотической регуляции гемолимфы остается без изменений. Их гемолимфа гиперосмотична в интервале от пресной воды до воды соленостью 8‰ и гипоосмотична от 8‰ до 50‰. Четвертый уровень зарегистрирован у широкоэвригалинных ракушковых и жаброногих ракообразных из континентальных вод. На данном

уровне способность к гипоосмотической регуляции выражена максимально ярко. Подавляющее большинство этих ракообразных выдерживают осолонение до 100‰, а некоторые до 300‰ и выше. Способность же к гиперосмотической регуляции гемолимфы при низких соленостях у данных организмов так же остается без изменения, как и на предыдущих уровнях. Широкоэвргалинные Ostracoda и Branchiopoda континентальных вод способны к гиперосмотической регуляции в диапазоне от пресной воды до воды соленостью 8‰ и к гипоосмотической — от 8‰ до 100—300‰ и выше.

Среди ракушковых и жаброногих ракообразных, способных исключительно к гипоосмотической регуляции, выделить какие-либо уровни совершенствования не удастся. Данный тип осморегуляции зарегистрирован у эвргалинных морских Ostracoda и Branchiopoda. Их гемолимфа гипоосмотична в пределах всего соленостного толерантного диапазона до 50‰, и только при соленостях ниже 8—10‰ гемолимфа становится изоосмотичной окружающей среде, и эти ракообразные быстро погибают.

### ГЛАВА 3. МЕХАНИЗМЫ И СТРУКТУРЫ ОСМОРЕГУЛЯЦИИ У РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ.

Нормальная жизнедеятельность гидробионтов в условиях меняющейся солености может обеспечиваться двумя путями — осмоконформностью и осморегуляцией внутренней среды.

О механизмах гиперосмотической регуляции ракушковых и жаброногих ракообразных известно очень мало. Для их выяснения в настоящей работе было выполнено несколько серий опытов.

В первой серии экспериментов проверяли справедливость предположения Г.М.Беляева (1950) о том, что у пресноводных низкоорганизованных Crustacea поддержание общей осмотической концентрации гемолимфы на более высоком уровне, чем у окружающей воды, зависит от количества солей, поступивших в организм вместе с пищей. Для этого был поставлен следующий опыт. Ostracoda и Branchiopoda, способных к гиперосмотической регуляции гемолимфы, заставляли длительное время голодать в воде различной солености и после этого определяли депрессию их гемолимфы. Сопоставление величин депрессии гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных убедительно свидетельствует о том, что в пресноводных и олигогалинных условиях, при длительном голодании, общая осмотическая концентрация гемолимфы

может уменьшаться 1,5—2 раза. Очевидно, гиперосмотическая регуляция у *Ostracoda* и *Branchiopoda* действительно в значительной мере зависит от количества солей, поступивших в организм вместе с пищей. В солоноватоводных условиях голодание не приводит к столь резкому снижению общей осмотической концентрации гемолимфы. Голодающие ракушковые и жаброногие ракообразные в солоноватой воде выживают значительно дольше, чем в пресной. Их более быстрая гибель в пресной воде, вероятно, происходит не от истощения, а от снижения общей осмотической концентрации гемолимфы ниже необходимых для нормальной жизнедеятельности величин. В солоноватоводных же условиях поддерживать оптимальную степень гипертонии гораздо легче и, видимо поэтому, гибель голодающих *Ostracoda* и *Branchiopoda* наступает позднее.

В следующей серии экспериментов определяли депрессию жидкости из максиллярной железы *Daphnia magna* при акклимации к воде различной солености. Сопоставление величин депрессии жидкости из ампуловидного мешочка с таковой из извитого выводящего протока указывает на активный транспорт ионов из продуктов экскреции внутрь организма. Этот процесс, вероятно, происходит в извитом выводящем протоке максиллярной железы *Daphnia magna*, так как в клетках стенок его была обнаружена интенсивная реакция на фермент сукцинатдегидрогеназу. В других клеточных структурах, окружающих железу, а также в клетках стенок ампуловидного мешочка интенсивная реакция на фермент сукцинатдегидрогеназу отсутствовала, а была отмечена лишь слабая фоновая реакция, которая свойственна любой живой клетке, так как этот фермент является одним из ферментов цикла Кребса. Максимальная интенсивность фермента сукцинатдегидрогеназы в извитом выводящем протоке максиллярной железы наблюдалась у дафний, акклимированных к пресной воде, а минимальная — у акклимированных к воде соленость 6‰ и 7‰. Этот факт, по-видимому, указывает на более интенсивный активный транспорт ионов из продуктов экскреции внутрь организма в пресноводных условиях, чем в солоноватоводных.

Для выяснения механизмов гипоосмотической регуляции у *Ostracoda* и *Branchiopoda* было также выполнено несколько серий опытов.

В первой серии экспериментов с помощью хлоридного теста и реакции на фермент сукцинатдегидрогеназу у ракушковых и жаброногих ракообразных, способных к гипоосмотической регуляции гемолимфы, пытались обнаружить

внешние структуры и органы, участвующие в активном ионном транспорте. У всех исследованных видов Ostracoda и Branchiopoda удалось выявить поверхностные структуры ярко и четко окрашенные химическими маркерами этих двух реакций. У ракушковых ракообразных достоверные следы серебра и формазана были обнаружены в области необызвестленной зоны внутреннего листка раковины. Оказалось, что у различных видов Ostracoda расположение химических маркеров хлоридного теста и реакции на фермент сукцинатдегидрогеназу на внутреннем листе раковины может отличаться. Для *Aglaioocypris complanata*, *Eucypris inflata*, *Potamocypris steuerei* и *Propontocypris maculata* характерно окрашивание только передней части раковины вдоль ее вентрального края, а у других видов: *Cyprideis torosa*, *Terrestricythere ivanovae* и *T. pratensis* окрашенные участки располагаются хаотично по всей площади необызвестленной зоны внутреннего листка раковины. У жаброногих ракообразных, способных к гипоосмотической регуляции гемолимфы, достоверные следы серебра и формазана были обнаружены на различных частях тела. У анострок из семейства Artemiidae и у кладоцер из семейств Sididae и Moinidae химические маркеры располагались на жаберных придатках торакальных конечностей, а у кладоцер из семейства Podonidae — в области головного щита.

Во второй серии опытов у Ostracoda и Branchiopoda, способных к гипоосмотической регуляции гемолимфы, при акклимации к наиболее высоким соленостям толерантных диапазонов, оценивали интенсивность окрашивания обнаруженных структур формазаном, а также анализировали их клеточное строение. У всех исследованных видов ракушковых и жаброногих ракообразных при экстремальном соленостном воздействии они окрашивались только в лиловый цвет, что свидетельствует об очень высокой активности фермента сукцинатдегидрогеназы и косвенно указывает на интенсивную работу клеток по активному транспорту ионов против градиента концентрации. Главное внешнее отличие нонтранспортирующих клеток остракод от эпидермальных клеток необызвестленной зоны внутреннего листка раковины — их несколько большие размеры. Однако, без помощи хлоридного теста или реакции на фермент сукцинатдегидрогеназу достоверное выделение этих клеток, по-видимому, невозможно. У *Aglaioocypris complanata*, *Eucypris inflata*, *Potamocypris steuerei* и *Propontocypris maculata* нонтранспортирующие клетки объединены в группы по 5—8 штук. На одной створке раковины можно насчитать от 2 до 6 таких групп. Следует отметить отсутствие симметрии. Так,

например, на одной створке одного и того же экземпляра *Eucypris inflata* может быть 3 группы клеток, а на другой — 4. У *Cyprideis torosa*, *Terrestrialycythere ivanovae* и *Terrestrialycythere pratensis* ионотранспортирующие клетки в группы не объединены и разбросаны по одиночке среди эпидермальных клеток необызвествленной зоны внутреннего листка раковины. У представителей гипергалинной расы *Mytilocypris praeunucia* объединение этих клеток максимально ярко выражено. Они образуют хорошо заметную солевую железу на внутреннем листке раковины. У жаброногих ракообразных ионотранспортирующие клетки также, как и у ракушковых, отличаются большими размерами по сравнению с другими клетками, подстилающими кутикулу. Они особенно велики у кладоцер из семейства Podonidae. У этих ветвистоусых ракообразных они объединены в одну большую группу клеток, которая в научной литературе получила название затылочного органа. У анострак из семейства Artemiidae и у кладоцер, из семейств Sididae и Moinidae ионотранспортирующие клетки лишь незначительно превосходят по размерам окружающие их клетки жаберного эпителия. Достоверное выделение этих клеток, очевидно, невозможно без помощи хлоридного теста или реакции на фермент сукцинатдегидрогеназу.

Приведенные выше данные о механизмах и структурах гипер- и гипосмотической регуляции гемолимфы у Ostracoda и Branchiopoda согласуются с аналогичными данными, полученными другими авторами, как на жаброногих ракообразных, и в первую очередь на *Artemia*, так и на представителях остальных классов Crustacea (Robertson, 1957, 1960; Гинесинский, 1963; Potts, Parry 1964; Lockwood, 1967, 1977; Prosser, 1973; Хлебович, 1974; Mantel, Farmer, 1983). Более того, в общих чертах механизмы осморегуляции у ракушковых и жаброногих ракообразных даже сходны с таковыми у гидробионтов из других классов животных.

#### ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ, ОПРЕДЕЛЯЕМЫЕ ФАКТОРОМ СОЛЕННОСТИ.

В онтогенезе у подавляющего большинства организмов, и в том числе у гидробионтов, степень зрелости, как правило, увеличивается. Взрослые формы обычно менее чувствительны к внешним абиотическим факторам, чем гаметы, зиготы, эмбрионы и личинки (Pelseneer, 1901; Shelford, 1915; Orton, 1920; Runnstrom, 1929; Pearse, 1950; Андроников, 1965;

Remane, Schlieper, 1971; Prosser, 1973; Хлебович, 1974; Бергер, 1975).

Данные закономерности можно проследить и на примере воздействия фактора солености на гаметы, зиготы, эмбрионы и личинок водных животных. У большого числа гидробионтов степень эвригалинности в ходе индивидуального развития заметно увеличивается, а наиболее чувствительные к повреждающему воздействию осолонения и опреснения отнотенетические стадии, так или иначе защищены с помощью различных морфологических, физиологических и этологических комплексов адаптаций (Хлебович, 1974; Lockwood, 1977; Mantel, Farmer, 1983; Бергер, 1986).

Для выяснения особенностей эмбрионального развития Ostracoda и Branchiopoda, определяемых фактором солености, было выполнено несколько серий экспериментальных работ.

В первой серии опытов определяли депрессию жидкостей из субитанных и латентных яиц ракушковых и жаброногих ракообразных, взятых непосредственно из естественной среды обитания или из процветающих лабораторных культур, а также из открытых и закрытых выводковых камер самок. Сопоставление величин депрессии этой жидкости с величинами депрессии окружающей воды, гемолимфы и марсупиальной жидкости свидетельствует о том, что у всех исследованных Ostracoda и Branchiopoda под яйцевыми оболочками общая осмотическая концентрация поддерживается на уровне таковой гемолимфы самок. Однако, у осмоконформеров жидкость из яиц изоосмотична по отношению к окружающей среде, у организмов с гиперосмотической регуляцией гемолимфы в пресноводных и олигогалинных условиях — гиперосмотична по отношению к окружающей среде или к жидкости из открытых выводковых камер, а у организмов с гипоосмотической регуляцией в полигалинных и гипергалинных условиях — гипоосмотична. Когда же яйца находятся в закрытой выводковой камере, то всегда наблюдается изоосмотичность между жидкостью из яиц и марсупиальной жидкостью.

Во второй серии экспериментов определяли депрессию жидкостей из развивающихся яиц, эмбрионов и личинок ракушковых ракообразных, которые во взрослом состоянии неспособны к осморегуляции гемолимфы. Сопоставление величин депрессии жидкостей из развивающихся яиц, эмбрионов и личинок с величинами депрессии окружающей воды и жидкости из открытых выводковых камер показывает их практическую изоосмотичность на всех этапах эмбрионального и постэмбрионального развития.

В третьей серии опытов определяли депрессию жидкостей из развивающихся яиц, эмбрионов, личинок и новорожденных рачков Ostracoda и Cladocera, которые во взрослом состоянии способны к гиперосмотической регуляции гемолимфы.

Сопоставление величин депрессии жидкостей из развивающихся яиц, эмбрионов, личинок и новорожденных рачков с величинами депрессии окружающей воды и марсупиальной жидкости позволяет установить следующее. Во-первых, у всех исследованных ракушковых и ветвистоусых ракообразных, способных к гиперосмотической регуляции и откладывающих яйца во внешнюю среду или в открытую выводковую камеру, по мере развития яиц степень гипертонии в них уменьшается, то есть снижается общая осмотическая концентрация жидкостей под яйцевыми оболочками. Однако, это снижение практически не влияет на общую осмотическую концентрацию жидкостей из самих эмбрионов. В ходе развития эмбрионов величины депрессии жидкостей в них остаются практически без изменений. Во-вторых, у всех исследованных кладоцер, способных к гиперосмотической регуляции и откладывающих яйца в замкнутую выводковую камеру, по мере развития яиц и эмбрионов наблюдается практическая изоосмотичность между марсупиальной жидкостью и жидкостью из яиц и эмбрионов. Только перед выходом новорожденных рачков из выводковой камеры марсупиальная жидкость становится изоосмотичной окружающей воде, но это не приводит к изменению величин депрессии гемолимфы у эмбрионов, заканчивающих свое развитие. В-третьих, у всех исследованных ракушковых и ветвистоусых ракообразных, способных к гиперосмотической регуляции, у личинок остракод и у кладоцер, прошедших первую линьку, величины депрессии гемолимфы равны таковым взрослых ракообразных, а у новорожденных личинок и рачков несколько им уступают.

В четвертой серии экспериментов определяли депрессию жидкостей из развивающихся яиц, эмбрионов, личинок и новорожденных рачков Ostracoda и Cladocera, которые во взрослом состоянии способны к гипоосмотической регуляции. Сопоставление величин депрессии жидкостей внутренней среды различных эмбриональных и постэмбриональных стадий с величинами депрессии окружающей воды и марсупиальной жидкости свидетельствует, что у всех исследованных организмов, кроме имеющих замкнутую выводковую камеру, по мере развития яиц степень гипотонии в них уменьшается, то есть повышается общая осмотическая концентрация жидкостей под яйцевыми оболочками, в то время как величины депрессии

жидкостей из эмбрионов, в ходе их развития, остаются практически без изменений. У всех исследованных ветвистоусых ракообразных, способных к гипоосмотической регуляции и откладывающих яйца в замкнутую выводковую камеру, в течение всего эмбриогенеза наблюдается изоосмотичность между марсупиальной жидкостью и жидкостью из яиц и эмбрионов, и лишь на его заключительных этапах марсупиальная жидкость становится изоосмотичной, а гемолимфа эмбрионов — гипоосмотичной по отношению к окружающей воде. Следует также отметить, что у всех исследованных в данной серии экспериментов *Ostracoda* и *Cladocera*, у новорожденных личинок и рачков величины депрессии гемолимфы равны таковым взрослых форм.

#### ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ЛИНЬКИ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ, ОПРЕДЕЛЯЕМЫЕ ФАКТОРОМ СОЛЕННОСТИ.

В онтогенезе у членистоногих, и в том числе у ракообразных, отмечается несколько последовательных линек. В их ходе организм увеличивается в объеме и в конечном итоге достигает размеров и формы взрослого животного.

Для выяснения особенностей линьки *Ostracoda* и *Branchiopoda*, определяемых фактором солености, было выполнено несколько серий экспериментальных работ.

В первой серии опытов определяли депрессию гемолимфы у ракушковых и жаброногих ракообразных в различные моменты линичного цикла, а также в периоды до и после линьки. Сопоставление величин депрессии окружающей воды свидетельствует о том, что у всех исследованных *Ostracoda* и *Branchiopoda* во время линьки происходит изменение общей осмотической концентрации внутренней среды. У осмоконформеров в солоноватоводных и морских условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки уменьшается лишь незначительно. В случае гиперосмотической регуляции в пресноводных или олигогалинных условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки уменьшается уже более значительно. В противоположность этому, в случае гипоосмотической регуляции в солоноватоводных, морских и гипергалинных условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки не уменьшается, а увеличивается, причем очень значительно.

В следующей серии опытов изучали микроскульптуру кутикулярных покровов ракушковых ракообразных, которые могут отражать солностные условия среды обитания в момент

линьки. За основу была принята методика Розенфельда и Веспера (Rosenfeld, Vesper, 1977). Согласно этим авторам, форма ситовидных поровых каналов на раковинках некоторых Ostracoda определяется соленостными условиями, в которых живет данный организм. Чем больше округлых поровых каналов, тем ниже соленость среды обитания и наоборот.

Объектом исследования был выбран широко эвригалинный вид *Cyprideis torosa* из пяти морей России: Баренцева, Белого, Балтийского, Черного, Азовского и двух гигантских озер — Каспийского и Аральского.

Сначала был определен процент ситовидных поровых каналов округлой формы у особей из естественной среды обитания, а в дальнейшем и у остракод, живших длительное время (несколько месяцев) в лабораторных условиях в воде различной солености и состава солей. Кроме того, был определен процент ситовидных поровых каналов округлой формы у ископаемых *C. torosa* из различных отложений.

Причины подобных, связанных с соленостью, изменений микроскульптуры створок можно попытаться объяснить осмотическими процессами. Не вызывает сомнения, что осмотические силы воздействуют на форму ситовидных поровых каналов только в период линьки, когда створки раковины еще не пропитаны солями кальция и эластичны. Таким образом, микроскульптура створок, очевидно, запечатлевает соленостные условия среды именно в момент линьки. При гиперосмии гемолимфы осмотические силы, по-видимому, "растягивают" границы ситовидных поровых каналов, придавая им округлые очертания. В отличие от этого, при гипоосмии подобного "растягивания" границ, вероятно, не происходит, и в результате этого они имеют неправильную форму.

В заключительной серии опытов изучали химический состав раковины ракушкового ракообразного *Cyprideis torosa* из трех осадочных колонок, отобранных в Аральском море. За основу была принята методика разработанная Чивасом с соавторами (Chivas et al., 1983, 1985, 1986). Согласно этим авторам, в период сразу после линьки в кристаллическую решетку карбоната кальция раковин остракод включаются магний и стронций. После завершения процесса минерализации кутикулы встречаемость этих элементов прямо пропорциональна их абсолютной и относительной концентрациям в окружающей воде в момент сразу после линьки. Это происходит из-за того, что ракушковые ракообразные не могут перед линькой запастись в гемолимфе или в гепатопанкреасе необходимые для минерализации ионы (Turpen, Angell, 1971). Остракодам

приходится все необходимые компоненты извлекать из окружающей воды. Именно поэтому химический состав раковин ракушковых ракообразных и отражает соленостные условия среды обитания в момент сразу после линьки (Bodergat, Andreani 1981).

Анализируя полученные экспериментальные кривые можно заключить, что хотя разница в значениях соотношения Mg/Ca между ископаемыми и современными пробами невелика, соотношение Sr/Ca изменилось значительно. Для колонки AR-2 соотношение Sr/Ca колеблется между 0,004 и 0,008, это ниже, чем значения для двух других колонок. Значение Mg/Ca в колонке AR-2 относительно постоянно и находится в пределах 0,014—0,023. В колонке AR-3 значения Mg/Ca и Sr/Ca относительно постоянны, хотя в случае с соотношением Mg/Ca они несколько ниже, чем в AR-2, тогда как отношение Sr/Ca несколько выше. Эти две колонки показывают незначительные изменения, сравнимые со значениями для современных остракод. Это позволяет заключить, что за время накопления осадков этих колонок, соленость Аральского моря никогда не достигала современного уровня.

#### ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СОЛЕНОСТНЫЕ АДАПТАЦИИ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ.

Температура окружающей воды — один из ведущих абиотических факторов внешней среды, воздействующих на гидробионтов. В настоящее время показано влияние этого фактора на интенсивность обмена, скорость роста, темпы эмбрионального и постэмбрионального развития. В современной научной литературе существует много работ, в которых указывается на зависимость осморегулярных процессов от температуры (Kinne, 1956, 1963, 1964; Alderdice, 1972; Dorgelo, 1976, 1981).

В первой серии опытов проведено определение депрессии гемоллимфы у восьми видов жаброногих и ракушковых ракообразных, акклиматизированных в лабораторных условиях к воде различной солености при температуре 10°C и 25°C. Оказалось, что у всех исследованных ракообразных при 25°C общая осмотическая концентрация гемоллимфы значительно выше, чем при 10°C.

Увеличение общей осмотической концентрации гемоллимфы при повышении температуры было зарегистрировано у некоторых изопод, амфипод и декапод (Rankenberg, Burbanck, 1963; Amende, 1974; Dorgelo, 1977, 1981).

У жаброногих и ракушковых ракообразных подобная зависимость общей осмотической концентрации гемолимфы от температуры обнаружена впервые.

Механизм влияния температуры на осморегуляторные способности ракообразных неясен. Разные авторы (Potts, 1954; Potts, Parry, 1964; Lockwood, 1962; Kinne, 1964; Dorgelo, 1981) связывают его с различными физиологическими процессами, которые зависят от температуры и в той или иной степени определяют осморегуляторные способности гидробионтов: 1) поступление и потеря воды и ионов через поверхность тела; 2) водный и ионный обмен между гемолимфой и цитоплазмой клеток; 3) поступление в организм солей вместе с пищей; 4) темп образования экскретов и частота их выведения; 5) доля энергетических затрат на осморегуляцию в энергетическом бюджете организма.

Осморегуляторные способности жаброногих и ракушковых ракообразных, безусловно, тесно связаны со всеми вышеперечисленными процессами, однако известно, что у этих низкоорганизованных форм величина общей осмотической концентрации гемолимфы в первую очередь определяется количеством поступивших в организм солей вместе с пищей (Беляев, 1950). С учетом этой особенности осморегуляции исследуемых ракообразных и была проведена вторая серия опытов.

В этой серии эксперименты проводили по той же схеме, однако ракообразных не кормили. Полученные данные свидетельствуют о том, что различия в общей осмотической концентрации гемолимфы при 10°C и при 25°C у голодных жаброногих и ракушковых ракообразных значительно меньше, чем у накормленных. Таким образом, справедливо предположение, что температура влияет на осморегуляторные способности исследуемых ракообразных лишь опосредованно.

При проведении как первой, так и второй серии опытов у всех исследуемых ракообразных было обнаружено повышение верхних пределов соленостных толерантных диапазонов при 25°C по сравнению с 10°C. Этот факт, по-видимому, можно объяснить следующим образом. Как уже сказано, повышение температуры приводит к увеличению общей осмотической концентрации гемолимфы жаброногих и ракушковых ракообразных, однако известно, что пресноводные низкоорганизованные ракообразные способны акклиматизироваться к соленостям настолько высоким, насколько высока "соленость их внутренней среды в пресной воде" (Беляев, 1959; Хлебович, 1974). Таким образом, повышение верхних пределов соленостных

толерантных диапазонов при увеличении температуры, по-видимому, происходит благодаря повышению общей осмотической концентрации гемолимфы.

Заслуживает внимания и тот факт, что при голодании исследуемые ракообразные не могли акклиматизироваться к пресной воде. Только *Heterocypris incongruens* акклиматизировался к пресной воде при 10°C, однако утрачивал эту способность при 25°C. Эти наблюдения дополнительно свидетельствуют о несовершенстве осморегуляторных способностей жаброногих и ракушковых ракообразных. По-видимому, в пресноводных условиях их физиологические механизмы, призванные обеспечить гиперосмотичность гемолимфы, не справляются со своими функциями без поступления в организм солей вместе с пищей.

#### ГЛАВА 7. ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТВОРЕННЫХ В ВОДЕ СОЛЕЙ НА СОЛЕННЫЕ АДАПТАЦИИ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ.

В первой половине XX века некоторые гидробиологи, изучая солевые марши, лагуны и эстуарии различных морей, обратили внимание на тот факт, что узкий солевой диапазон от 5‰ до 8‰ является зоной стыка пресноводной и морской фауны. Позднее, в 60-х годах, опираясь на новые литературные данные, а также на результаты собственных экспериментальных и полевых исследований, В.В.Хлебович опубликовал цикл статей, в которых впервые было показано, что соленость внешней или внутренней среды порядка 5—8‰ является универсальным барьером, при переходе через который, меняется ряд существенных биологических свойств на разных уровнях биологической интеграции. Итогом этих исследований явилась разработка В.В.Хлебовичем концепции критической солености (Хлебович, 1974).

Однако, при установлении феномена критической солености, а также в работах авторов, подтврждавших его приуроченность к 5—8‰, использовались преимущественно данные, полученные для вод с океаническим или очень близким к нему составом солей, например вода из Балтийского, Черного, Азовского морей. Между тем, исследования, выполненные гидробиологами (Беклемишев, 1922; Карпевич, 1953, 1958; Мордухай-Болговской, 1960) на Каспийском и Аральском морях, вода в которых, вследствие утраты связи с водами Мирового океана, подверглась значительной метаморфизации, указывали, что стык пресноводной и морской фауны в этих морях происходит при более высоких соленостях, чем 5—8‰. О некотором

смещении критической солёности в сторону более высоких концентраций в Каспийском и Аральском морях высказывал предположение и В.В.Хлебович. Однако, недостаток экспериментальных и полевых исследований по этим двум морям, по-видимому, не позволил ему придти к определенному заключению, и в своей монографии он ограничился замечанием: "...создается впечатление, что в Каспийском море эта зона примыкает ближе к 8‰..." (Хлебович, 1974, стр. 25).

В связи с изложенным выше была предпринята попытка экспериментально установить, смещается ли в Каспийском и Аральском морях верхний барьер критической солёности для ракушковых и жаброногих ракообразных.

Полученные данные позволяют сделать вывод, что у жаброногих и ракушковых ракообразных солёностные толерантные диапазоны зависят не только от общей концентрации солей в окружающей воде, но и от их состава. У всех исследованных организмов верхние пределы этих диапазонов минимальны в воде с океаническим составом солей, максимальны в воде с аральским составом, в воде же с каспийским составом они занимают промежуточное положение. Критический характер солёности 5—8‰ наблюдается только в опытах с океанической водой. В опытах же с каспийской водой барьер критической солёности смещается в сторону более высоких солёностей в среднем на 2—3‰, а с аральской — в среднем на 4—5‰.

Однако, у каждого из исследованных видов, несмотря на повышение в ряду "океаническая вода — каспийская вода — аральская вода" верхних пределов солёностных толерантных диапазонов, наблюдается их совпадение по хлорности. Впервые такое совпадение описано А.Ф.Карпевич (1958) на примере *Paramysis lacustris kowalevskyi* (Czern.).

Представления о смещении барьера критической солёности в сторону более высоких концентраций в Каспии и Арале, очевидно, объясняют и причину неполного выполнения в этих морях принципа "минимума видов" или "парадокса солоноватых вод", установленного Ремане (Remane, 1934). Отсутствие в Каспийском и Аральском морях четкого минимума видов при солёностях 5—8‰, наблюдается, по-видимому, из-за того, что в данных морях эти солёности носят субкритический, а не критический характер. На тот факт, что в Каспийском и Аральском морях парадокс солоноватых вод выполняется лишь в общих чертах и при более высоких солёностях, чем 5—8‰, указывали также Ф.Д.Мордухай-Болтовской (1953, 1960) и Л.А.Зенкевич (Zenkevitch, 1959).

## ГЛАВА 8. ИЗМЕНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ ИЗ АРАЛЬСКОГО МОРЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАКТОРА СОЛЕННОСТИ.

Фауну ракушковых и жаброногих ракообразных Аральского моря начали изучать в начале XX века (Зернов, 1903; Мейснер, 1908). Основой для этих исследований послужили сборы планктона и бентоса, отобранные Л.С.Бергом во время Аральской экспедиции в 1900 г. В дальнейшем, до начала 70-х годов XX века, не было ни одной публикации, посвященной специальному исследованию ракушковых и жаброногих ракообразных Арала. Только в немногочисленных работах (Виркетис, 1927; Бенинг, 1934, 1935; Хусаинова, 1958 и др.) по исследованию зоопланктона и зообентоса Аральского моря, наряду с другими беспозвоночными организмами, рассматривались, или только просто упоминались, отдельные виды Ostracoda и Branchiopoda. Дальнейший прогресс в изучении фауны этих ракообразных был связан с подготовкой издания "Атласа беспозвоночных Аральского моря", который вышел в 1974 г. В последние годы по планктону данного гигантского соленого внутреннего водоема много работал Н.И.Андреев (Андреев, 1989, 1991, и др.), который подробно анализировал видовое разнообразие ветвистоусых ракообразных.

Как показали результаты наших полевых исследований в период 1979—1994 гг., с осолонением Аральского моря значительно упало биоразнообразие ракушковых и жаброногих ракообразных. В настоящее время в Аральском море обитает 1 вид Ostracoda *Cyprideis torosa* вместо первоначальных 11 видов и 1 вид Cladocera — *Podonevadne campion* вместо 14 изначальных видов. Сходные данные о снижении биоразнообразия этих ракообразных при осолонении дают нам и исследования танатоценозов.

Опыты по определению жизнеспособности покоящихся яиц Аральских жаброногих и ракушковых ракообразных показали их удивительную жизнестойкость. В лабораторных условиях при размачивании грунтов, собранных вместе с аральской солью с бывшего дна трех заливов — Аджибай, Большой Сарычаганак и Тастубек, всегда наблюдалось вылупление *Moina mongolica* и *Artemia salina*.

Наиболее удивительные результаты были получены при размачивании грунтов и соли из залива Тастубек. Во время работы на этом полностью высохшем заливе в 1989 и 1991 гг. в

зоне его осушки не удалось обнаружить ни одного заполненного водой временного водоема. Однако, в зоне наиболее глубоких участков этого отчленяющегося залива были обнаружены следы существования остаточного озера. По свидетельствам местных жителей, залив Тастубек полностью отчленился от акватории Аральского моря в конце 60-х годов, и на его месте несколько лет существовал остаточный водоем, который подпитывался за счет атмосферных осадков и прорыва морских вод через низкую перемычку во время продолжительных ветровых нагонов со стороны моря. По свидетельствам очевидцев, к середине 70-х годов этот временный водоем после нескольких периодов полного высыхания в летние месяцы и заполнения водой в весенние и осенние месяцы прекратил свое существование, и его дно покрылось толстой солевой коркой, которая практически не растворялась как минимум последние 15 лет. Таким образом, вылупившиеся в лабораторных условиях *Artemia salina* и *Moina mongolica* из латентных яиц, собранных вместе с грунтом и солью в зоне осушки залива Тастубек, являются потомками тех ракообразных, которые находились в активном состоянии более 15 лет назад.

Кроме *Artemia salina* и *Moina mongolica* при размачивании грунтов и соли со дна временных водоемов залива Большой Сарычаганак при солености выше 40‰ отмечалось вылупление нескольких экземпляров ракушковых ракообразных *Eucypris inflata*.

Полученные экспериментальные данные позволяют предположить, что в конце XX века, когда соленость открытых аральских вод превысит 42—50‰, латентные яйца рачков *Artemia salina*, *Moina mongolica* и *Eucypris inflata*, благодаря ветровому переносу, могут стать основным естественным источником гипергалинных форм жизни для Аральского моря.

## ГЛАВА 9. РЕКОНСТРУКЦИЯ ПАЛЕОГАЛИННОСТИ АРАЛЬСКОГО МОРЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДАННЫХ О СОЛЕННОСТНЫХ АДАПТАЦИЯХ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ И ПЛЕЙСТОЦЕН-ГОЛОЦЕНОВАЯ ИСТОРИЯ ДАННОГО ВОДОЕМА.

Для оценки влияния изменений палеогалинности на фауну остракод было изучено три коротких осадочных колонки (две из которых упоминались нами в главе 5). Во всех остракодных скоплениях в донных осадках, изучавшихся нами на Арале, преобладают эвригалинные и широко распространенные *Cyprideis torosa* (Jones). Представителей этого вида никогда не

бывает меньше, чем 67%, а обычно он представляет более чем 90% остракодных скоплений. Сегодня, из-за изменений окружающей среды в Аральском море выжила, только *Cyprideis torosa*. Остальные виды, обнаруживаемые в скоплениях танатоценозов осадочных колонок, в основном следующие: *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis*, *Amnicythere cymbula* и немногочисленные *Lymnocythere* spp., *Loxoconcha* sp., *Darwinula* sp., *Candona* sp., *Cyclocypris* sp. и *Plesiocypridopsis* sp. Изменения в фауне остракод в течении последних 20 лет были связаны с постепенным исчезновением видов, в соответствии с их осморегуляторными способностями. Те виды, которые способны только к гипертонической регуляции гемолимфы, особенно пресноводные, исчезают первыми. С нарастанием солёности те виды, которые способны только к очень слабой гипотонической регуляции, погибают, и остается только *Cyprideis torosa*, способная к очень сильной гипотонической регуляции. Таким образом, то, что в сообществе доминирует только один вид, может быть важным при изучении окружающей среды. Выявление сообществ базируется, таким образом, как на фауне в целом, так и на недоминирующих видах "неторозной" фауны. К сожалению, представители этих видов часто обнаруживались в таких низких количествах, что было невозможно определить, представлены ли они в сообществах *in situ*, или это отдельные, занесенные экземпляры. Каждая из трех колонок отличается по фаунистическому составу. В колонке AR-2, преобладают песчаные отложения. Сообщество представлено в основном двумя видами. В самых нижних слоях сообщество почти полностью представлено *Cyprideis torosa* (нижние 5 проб) и с этого места ее содержание падает до 70—80% в остальной части колонки. Зеркально отражается эта картина вторым видом в этой колонке *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis*. Это заставляет предположить, что с тех пор, как *Cyprideis torosa* может существовать в широком ряду типов субстратов, только *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis* из "неторозных" видов может заселять такие грубозернистые субстраты. Мелкозернистая колонка AR-3 характеризуется высочайшим доминированием *Cyprideis torosa* во всех трех исследованных отрезках. Ее особи никогда не составляют менее 89% и часто их количество превышает 95%. Во всех пробах этой колонки в небольших количествах — в каждой по 15—25% от "неторозной" фауны представлены *Loxoconcha* и *Lymnocythere*. *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis* снова доминирует среди "неторозной" фауны, но в этом случае должно быть появляется обратная связь с *Amnicythere cymbula*. Однако, неясно, какого

рода эта связь: биологическая, экологическая или вызванная окружающей средой. Колонка из г. Аральска AR-4 представляет наиболее разнообразное сообщество. Это связано с присутствием ряда чисто пресноводных видов, обнаруженных в этой последовательности. Поскольку район, где она отбиралась, имеет береговое положение, то, по-видимому, должен облегчаться занос особей из локальных пресноводных водоемов, и не обязательно они присутствовали здесь *in situ*. Виды лимноцитерид, чисто пресноводные, представляют устойчивый фаунистический элемент, колеблясь от 75 до 95% через всю последовательность проб колонки. Снова в сообществе "неторозы" доминирует *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis*. Есть два отрезка, где имеются четкие фаунистические изменения. В пробе AR-4/2 обнаружено огромное число *Darwinula* sp. и *Lymnocythere* spp. в добавление к особям *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis*. Первые два вида, толерантные к низкой солености (менее 10‰), являются важным элементом сообщества AR-4/4. Их присутствие не связано с появлением гипса на этом горизонте, который интерпретируется как период возрастания солености. Пробы AR-4/7 и AR-4/8 показывают заметное снижение роли *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis* до менее чем 10%. На протяжении этого отрезка присутствует *Loxococoncha* sp. вместе с лимноцитеридами и *Cypridopsis* sp. значение которых в "неторозной" ассоциации возрастает. На протяжении конечной части отрезка пробы от AR-4/7 до AR-4/10, *Tyrrhenocythere amnicola donetziensis* начинает по возрастающей доминировать среди второстепенных видов.

Проведенный анализ видового состава Ostracoda из танатоценозов трех колонок доказывает, что современные солености Аральского моря выше, чем соленость воды во время отложения изученных осадков. Полученные данные хорошо вписываются в историю Арала, которая обсуждается в данной главе с использованием большого количества литературных данных (Пинхасов, 1974; Маев, 1976, 1991; Рубанов и др., 1978; Рубанов, 1991; Квасов, 1991; и др.).

## ГЛАВА 10. ЭВОЛЮЦИЯ СОЛЕНОСТНЫХ АДАПТАЦИЙ РАКУШКОВЫХ И ЖАБРОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ.

Первые 130—165 млн. лет своего существования ракушковые ракообразные жили исключительно в водах древнего Мирового океана и были осмоконформерами. За этот период своего существования у них, очевидно, максимально развилась способность к осморегуляции на клеточном уровне и,

по-видимому, был достигнут предел клеточной устойчивости к повреждающему воздействию опреснения. Дальнейшие 35—55 млн. лет остракоды завоевывали морские солоноватые воды: древние эстуарии, лагуны, литоральные и супралиторальные водоемы и т.д., в которых соленость опускалась ниже 5—8‰. У них, вероятно, возникла способность переходить при опреснении от изоосмии к гиперосмии гемолимфы. При этом способность к осмоконформности в олигогалинных условиях, очевидно, постепенно утрачивалась.

После этого, в раннем-среднем карбоне (или даже раньше) очень быстро (можно сказать "мгновенно") появились первые пресноводные ракушковые ракообразные, а через 120—137 млн. лет в раннем среднем триасе (также достаточно быстро) из морских вод в пресные воды проникла еще одна большая группа остракод. По данным палеонтологов (Неуструева, 1979; Гусева, Горский, 1985, и др.) в начальный период становления как палеозойских пресноводных остракод, так и мезозойских, их ареалы были приурочены к пресным и олигогалинным водоемам морских бассейнов. И только в поздней юре, и особенно в раннем мелу, т.е. приблизительно через 200 млн. лет после первого и приблизительно через 90 млн. лет после последующего крупного вселения в континентальные пресные воды, началось широкое географическое распространение пресноводных ракушковых ракообразных. Все это длительное время у остракод, по-видимому, развивались способности к гиперосмотической регуляции гемолимфы, совершенствовались репродуктивные соленостные адаптации. Только после этого они, вероятно, смогли начать широкомасштабное завоевание низкоминерализованных сред обитания.

За последние 112—137 млн. лет, после того как началось стремительное расширение ареалов древних пресноводных ракушковых ракообразных, *Ostracoda* освоили континентальные воды от солоноватых до гипергалинных, а также вторично проникли в морские воды. У них, очевидно, возникла способность переходить при осолонении от гиперосмии к гипоосмии гемолимфы. В морских же условиях способность к гиперосмии, по-видимому, постепенно утрачивалась.

В пределах класса *Branchiopoda* представить основные этапы эволюции функции осморегуляции, опираясь не только на эколого-физиологические данные, но и на палеонтологические, значительно труднее, так как сохранность их экзоскелетов уступает таковой *Ostracoda*. Поэтому, в отличие от ракушковых ракообразных, не удастся точно хронометрировать данный эволюционный процесс, однако, последовательность экспансии

древних жаброногих ракообразных по земной гидросфере можно проследить довольно четко.

Самые древние Branchiopoda жили в пресных и олигогалинных водоемах по окраинам морских бассейнов (Tasch, 1969). Они появились в них, вероятно, на 55—80 млн. лет раньше, чем первые пресноводные Ostracoda. В это же время, или даже позднее, т.е. в раннем или среднем девоне, некоторые конхостраки обитали в опресненных мелководных зонах моря, эстуариях, лагунах, которые по своим осмотическим характеристикам были, очевидно, близки к выше упомянутым континентальным водоемам. Эти ракообразные, вероятно, были способны к сочетанию осмоконформности с гиперосмотической регуляцией гемолимфы при низких соленостях. От них, по-видимому, и произошли пресноводные жаброногие. Однако, из-за неполноты палеонтологической летописи, а также, возможно, из-за быстроты появления пресноводных Branchiopoda, иногда создается ошибочное впечатление, что предки появились одновременно или даже позднее потомков. У жаброногих ракообразных, так же, как и у ракушковых, в пресноводных и олигогалинных условиях способность к осмоконформности, очевидно, постепенно утрачивалась, а период развития гиперосмотической регуляции гемолимфы и совершенствование репродуктивных соленостных адаптаций занял, вероятно, многие десятки миллионов лет. Завоевание широким фронтом всех типов континентальных солоноватых и гипергалинных вод у Branchiopoda началось лишь в раннем кайнозое, и, по-видимому, было связано с возникновением способности к гипоосмотической регуляции гемолимфы. Вселение в Мировой Океан пресноводных предков современных вторичноморских ветвистоусых ракообразных, очевидно, произошло значительно позднее, в миоцене, и, вероятно, осуществлялось двумя независимыми путями у подонид и сидид. При этом, по-видимому, у них в новых условиях произошла утрата гиперосмии.

Синтез имеющихся морфо-функциональных и эколого-физиологических данных о соленостных адаптациях Ostracoda и Branchiopoda с палеонтологическими, палеоэкологическими и стратиграфическими данными позволяет выделить главные особенности эволюции осморегуляторных способностей в пределах этих двух классов ракообразных.

Во-первых, в данном случае, важные, аргонного ранга морфофункциональные новообразования не имеют яркого, с точки зрения палеонтологов, морфологического выражения. Совершенствование как осмоконформности, так и

осморегуляции гемолимфы не приводит к значительным внешним различиям, таким как макроскульптура карапакса, вооруженность конечностей, изменение пропорций тела и т.д. При развитии способностей к осмоконформности изменения затрагивают внутриклеточную структуру и внутриклеточные механизмы, а при развитии способностей к осморегуляции гемолимфы — лишь отдельные внутренние органы и структуру их тканей и клеток. Действительно, как среди ископаемых, так и среди ныне живущих ракушковых и жаброногих ракообразных, условия обитания которых отличаются лишь по фактору солености, нет обычно больших морфологических отличий. Исключением являются только планктонные формы. У них довольно часто при понижении солености, которое сопровождается снижением плотности воды, образуются выросты, облегчающие парение в толще воды. В остальных же случаях изменения носят незначительный характер и, как правило, затрагивают лишь микроскульптуру карапакса, например форму поровых каналов у остракод, или несколько меняют химический состав раковины. Известные на сегодняшний день осморегуляторные органы Ostracoda и Branchiopoda плохо сохраняются при фоссилизации, поэтому нет уверенности, что в ближайшем будущем удастся на ископаемом материале проследить их морфологическое становление и развитие. Это будет возможно только в том случае, если появятся новые методики, как например, описанная в работе Мюллера и Валоссека (Muller, Walossek, 1985), или усовершенствуются традиционные палеонтологические методики: шлифования, раскальвания, растворения и т.д.

Во-вторых, на темпы эволюции осморегуляторных способностей существенное влияние оказывает явление преадаптации. Преадаптация в данном случае понимается как расширение, смена функции. Практически любая живая клетка преадаптирована к ионотранспортирующей функции (Potts, Parry, 1964; Prosser, 1973; Хлебович, 1974, и др.). Чтобы стать осморегулирующей, клетке необходимо только интенсифицировать уже изначально присущие ей соответствующие обменные процессы. Уровень преадаптированности особенно высок у клеток пограничных эпителиев, которые, с одной стороны, контактируют с внешней, а с другой — с внутренней средой организма. Действительно, как у ракообразных, так и у других гидробионтов, имеющих осморегуляторные органы, ионотранспортирующие клетки обычно расположены среди респираторного, пищеварительного, экскреторного эпителиев. У древних первичноморских

обитателей эти эпителии первоначально, вероятно, выполняли только свои традиционные функции и лишь позднее приняли на себя дополнительную осморегуляторную роль (Хлебович, 1974).

Явлением преадаптации можно объяснить и очень быстрое проникновение древних ракушковых и жаброногих ракообразных в пресные воды. В морских солоноватых водах (эстуариях, лагунах, литоральных и супралиторальных водоемах) у них, очевидно, сформировался комплекс приспособлений, преадаптивных к пресноводным и олигогалинным условиям. Это, по-видимому, облегчило и ускорило начало завоевания Ostracoda и Branchiopoda континентальных низкоминерализованных вод. Здесь, однако, необходимо подчеркнуть, что данный комплекс соленостных адаптаций не следует рассматривать как полностью соответствующий пресным водам. Он — всего лишь "эволюционная заготовка", появившаяся в результате действия естественного отбора в морских солоноватоводных условиях и ставшая объектом его дальнейшего действия в континентальных пресноводных и олигогалинных условиях. Как уже отмечалось ранее, в новой среде обитания на развитие способностей к гиперосмотической регуляции гемолимфы и на совершенствование репродуктивных соленостных адаптаций у ракушковых и жаброногих ракообразных ушло несколько десятков миллионов лет. Преадаптация же сыграла свою роль только в начальный момент их проникновения в пресные воды.

С явлением преадаптации, вероятно, связано и возникновение у вторичноморских и широко эвригалинных кладоцер способности поддерживать общую осмотическую концентрацию марсупиальной жидкости на значительно более низком уровне, чем у окружающей полигалинной или гипергалинной среды. Замкнутая выводковая камера у предков современных вторичноморских и широко эвригалинных ветвистоусых ракообразных возникла еще до их вселения в морскую и гипергалинную среду, и тогда она служила только для того, чтобы препятствовать вымыванию из ее полости питательных веществ, необходимых для развития субитанных яиц с небольшими запасами желтка. Позднее, когда эти предковые формы стали проникать в океан и континентальные гипергалинные воды, замкнутая выводковая камера, кроме функции создания развивающимся эмбрионам благоприятных условий питания, по-видимому, дополнительно приняла на себя функцию их защиты от повреждающего воздействия высоких концентраций солей, что, очевидно, облегчило и ускорило заселение кладоцерами морской и гипергалинной среды.

Некоторые авторы (Prosser, 1973; Mantel, Farmer, 1983; Аладин, Шорников, 1986) связывают с явлением преадаптации и проникновению ракообразных, в том числе и остракод, в наземные биотопы. Они считают, что морфофизиологические адаптации, обеспечивающие у *Crustacea* амфиосмотический тип регуляции гемолимфы, а также некоторые другие соленостные адаптации, преадаптивны к наземному образу жизни.

В-третьих, в эволюции осморегуляторных способностей тесно переплетены параллелизм и конвергенция. В основе параллелизма в данном случае, скорей всего, лежит эпигенетический параллелизм, который основывается на сходстве процессов метаболизма, цитохимической дифференциации и др., а не генетический с гомологичными мутациями гомологичных генов. В основе же конвергенции лежит приспособление к сходным условиям обитания и одинаковая направленность естественного отбора. Явления параллелизма и конвергенции в какой-то мере объясняют полифилетические черты, прослеживаемые в эволюции функции осморегуляции. В некоторых семействах *Ostracoda* и *Branchiopoda* эволюционный путь совершенствования осмоконформности и осморегуляции гемолимфы, вероятно, мог быть пройден независимо. Об этом же свидетельствует многократное вселение представителей различных семейств этих ракообразных как в пресные воды, так и в Мировой океан, а также топографические различия в расположении на теле ионотранспортирующих клеток, отмеченные выше у некоторых жаброногих.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

*Ostracoda* способны как к осморегуляции гемолимфы, так и к осмоконформности, а *Branchiopoda* способны исключительно к осморегуляции. Каждой экологической форме ракушковых и жаброногих ракообразных можно противопоставить один тип или несколько типов осмотических отношений между их гемолимфой и окружающей водой. В пределах классов *Ostracoda* и *Branchiopoda* адаптивные изменения осмоконформности и осморегуляции максимально разнообразны по сравнению с другими типами и классами гидробионтов.

Механизмы гипер- и гипосмотической регуляции гемолимфы у *Ostracoda* и *Branchiopoda* сходны с таковыми у представителей других классов животных. Главной отличительной особенностью гиперосмотической регуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных является ее зависимость от количества солей, поступивших в организм

вместе с пищей. Для поддержания гиперосмии также, по-видимому, важны: снижение проницаемости покровов для воды и ионов; увеличение объема воды, выводимой через экскреторные органы; совершенствование структуры, способных к активному транспорту ионов внутрь организма, как из жидкостей, выводимых через экскреторные органы, так и из окружающей воды. Гипоосмотическая регуляция гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных в первую очередь определяется способностью к активному транспорту ионов из организма во внешнюю среду. Структуры, ответственные за этот транспорт, у представителей этих двух классов расположены различно. У *Ostracoda* — в области необызвестленной зоны внутреннего листка раковины, а у *Branchiopoda* — либо в области головного щита, либо в области жаберных придатков торакальных конечностей. Для поддержания гипоосмии также, очевидно, важны: снижение проницаемости покровов для воды и ионов; уменьшение объема воды, выводимой через экскреторные органы; активизация захвата воды как оральным, так и анальным отверстиями.

Репродуктивные соленостные адаптации есть у осморегуляторов и их, как правило, нет у осмоконформеров. У *Ostracoda* и *Branchiopoda*, способных к осморегуляции, под яйцевыми оболочками или в закрытых выводковых камерах общая осмотическая концентрация поддерживается на уровне таковой гемолимфы самок. По мере развития яиц, отложенных во внешнюю среду или в открытую выводковую камеру, в пресноводных и олигогалинных условиях у форм способных к гипертосмотической регуляции гемолимфы общая осмотическая концентрация жидкости под яйцевыми оболочками уменьшается, а в полигалинных и гипергалинных условиях у форм способных к гипоосмотической регуляции увеличивается. Однако, это снижение степени гипер- или гипотонии практически не влияет на общую осмотическую концентрацию жидкостей из самих эмбрионов. В ходе развития эмбрионов, величины депрессии жидкостей в них остаются практически без изменений. Защита эмбрионов осуществляется либо закрытыми выводковыми камерами, либо яйцевыми оболочками. Как правило наблюдается опережающее развитие осморегуляторных органов. Они появляются либо к моменту сбрасывания яйцевых оболочек, либо к моменту разрыва стенок выводковой камеры. В случае гипертосмотической регуляции происходит смена механизмов гиперосмии. У эмбрионов и личинок активный транспорт из среды в организмы осуществляется в поверхностных структурах в то время как у взрослых форм преимущественно наблюдается

алиментарное поступление ионов. Поверхностные структуры исчезают после первой линьки и только у некоторых видов сохраняются во взрослом состоянии. Ранняя закладка у эмбрионов органов осморегуляции свидетельствует о несовершенстве их осмотической защиты. Чем позже появляются эти органы, тем совершеннее эмбриональные соленостные адаптации.

У осмоконформеров в солоноватоводных и морских условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки уменьшается лишь незначительно. В случае гиперосмотической регуляции в пресноводных или олигогалинных условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки уменьшается уже более значительно. В случае гипоосмотической регуляции в солоноватоводных, морских и гипергалинных условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки не уменьшается, а увеличивается, причем очень значительно. В процессе линьки утрачивается осмотический гомеостаз гемолимфы, что приводит к временному осмотическому шоку, который наименее выражен у осмоконформеров и наиболее ярко проявляется в пресноводных условиях у организмов, способных к гиперосмотической регуляции, и в гипергалинных условиях у организмов, способных к гипоосмотической регуляции. Микроскульптура, а также химический состав раковин *Cyprideis torosa* могут отражать соленостные условия в момент линьки. Чем больше округлых поровых каналов, тем ниже солёность среды обитания и наоборот. Чем выше абсолютные показатели молярного соотношения стронция и кальция, тем выше солёность воды в озере и наоборот. Эти сведения можно использовать для реконструкции палеогалинности.

У жаброногих и ракушковых ракообразных осморегуляторные способности зависят от температуры. В пределах толерантных температурных диапазонов общая осмотическая концентрация гемолимфы этих ракообразных тем выше, чем выше температура окружающей воды. У этих низкоорганизованных форм ракообразных величина общей осмотической концентрации гемолимфы в первую очередь определяется количеством солей, поступивших в организм вместе с пищей. Температура, очевидно, влияет на осморегуляцию лишь опосредованно через увеличение интенсивности питания. Повышение температуры в пределах толерантного температурного диапазона приводит к расширению соленостных толерантных диапазонов жаброногих и ракушковых ракообразных.

Для жаброногих и ракушковых ракообразных в воде с каспийским и аральским составом солей верхний барьер критической солености смещается в сторону более высоких концентраций. Наблюдается совпадение верхних пределов соленостных толерантных диапазонов по хлорности.

С осолонением Аральского моря как правило падает биоразнообразие ракушковых и жаброногих ракообразных, а с его распреснением — возрастает. Во время осолонения пресноводные Ostracoda и Branchiopoda переживают неблагоприятный период в дельтовых водоемах и протоках рек Сырдарья и Амударья. Во время распреснения солоноватоводные и гипергалинные ракушковые и жаброногие ракообразные переживают неблагоприятный период в мелководных осолоненных заливах Аральского моря — култуках. Обитатели временных водоемов в зоне осушки со временем могут стать естественными вселенцами в Аральское море при солености его открытых вод более 42—50‰. С тех пор, как аральский бассейн наполнился, локальные гидрологические и климатические изменения, очевидно, вызывали сходные изменения, но в течение гораздо более длительных периодов. Фаунистические изменения внутри остракодного комплекса трудно установить из-за сильного доминирования во всех пробах эвригалинной *Cyprideis torosa*. Анализ "неторозной" всемогательной фауны в некоторых случаях указывает на влияние более пресных вод. Анализ химизма раковин ископаемых остракодных комплексов совсем точно указывает на присутствие четких соленостных изменений в пределах исследованных четвертично-голоценовых осадков. Химические и морфологические исследования раковин современных и ископаемых *Cyprideis torosa* показывают, что современные солености в Аральском море выше, чем таковые во время отложения изученных осадков.

Важные, аргонного ранга морфо-функциональные новообразования Ostracoda и Branchiopoda, связанные с соленостными адаптациями, не имеют яркого, с точки зрения палеонтологов, морфологического выражения. Совершенствование как осмоконформности, так и осморегуляции гемолимфы не приводит к значительным внешним различиям, таким как макроскульптура карапакса, вооруженность конечностей, изменение пропорций тела и т.д. На темпы эволюции осморегуляторных способностей ракушковых и жаброногих ракообразных существенное влияние оказывает явление преадаптации. Преадаптация в данном случае понимается как расширение, смена функции. Явлением

преадаптации можно объяснить и очень быстрое проникновение древних Ostracoda и Branchiopoda в пресные воды. С явлением преадаптации, вероятно, связано и возникновение у вторичноморских и широко эвригалинных кладоцер способности поддерживать общую осмотическую концентрацию марсупиальной жидкости на значительно более низком уровне, чем у окружающей полигалинной или гипергалинной среды. В эволюции осморегуляторных способностей тесно переплетены параллелизм и конвергенция. В основе параллелизма, в данном случае, скорее всего, лежит эпигенетический параллелизм, который основывается на сходстве процессов метаболизма, цитохимической дифференциации и др., а не генетический с гомологическими мутациями гомологичных генов. В основе же конвергенции лежит приспособление к сходным условиям обитания и одинаковая направленность естественного отбора.

#### ВЫВОДЫ.

1. Ostracoda способны как к осморегуляции гемолимфы, так и к осмоконформности, а Branchiopoda способны исключительно к осморегуляции.

2. Главной отличительной особенностью гиперосмотической регуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных является ее зависимость от количества солей, поступивших в организм вместе с пищей, хотя активный транспорт ионов в организм через поверхностные структуры также играет важную роль.

3. Гипоосмотическая регуляция гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных в первую очередь определяется способностью к активному транспорту ионов из организма во внешнюю среду. Структуры, ответственные за этот транспорт, у представителей этих двух классов расположены различно. У Ostracoda — в области необызвествленной зоны внутреннего листка раковины, а у Branchiopoda — либо в области головного щита, либо в области жаберных придатков торакальных конечностей.

4. Репродуктивные соленостные адаптации есть у осморегуляторов и их, как правило, нет у осмоконформеров. У Ostracoda и Branchiopoda, способных к осморегуляции, общая осмотическая концентрация под яйцевыми оболочками или в закрытых выводковых камерах поддерживается на уровне таковой гемолимфы самок.

5. Как правило, наблюдается опережающее развитие осморегуляторных органов. Они появляются либо к моменту

сбрасывания яйцевых оболочек, либо к моменту разрыва стенок выводковой камеры.

6. В случае гипертонической регуляции в пресноводных или олигогалинных условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки уменьшается значительно. В случае гипотонической регуляции в солоноватоводных, морских и гипергалинных условиях общая осмотическая концентрация гемолимфы во время линьки не уменьшается, а увеличивается.

7. Микроскульптура, а также химический состав раковин *Cyprideis torosa* могут отражать соленостные условия в момент линьки. Чем больше округлых поровых каналов, тем ниже солёность среды обитания и наоборот. Чем выше абсолютные показатели молярного соотношения стронция и кальция, тем выше солёность воды в озере и наоборот. Эти сведения можно использовать для реконструкции палеогалинности соленых озёр.

8. У жаброногих и ракушковых ракообразных осморегуляторные способности зависят от температуры. В пределах толерантных температурных диапазонов общая осмотическая концентрация гемолимфы этих ракообразных тем выше, чем выше температура окружающей воды. Температура, очевидно, влияет на осморегуляцию лишь опосредованно через увеличение интенсивности питания.

9. Для жаброногих и ракушковых ракообразных в воде с каспийским и аральским составом солей верхний барьер критической солёности смещается в сторону более высоких концентраций. Наблюдается совпадение верхних пределов солёностных толерантных диапазонов по хлорности.

10. С осолонением Аральского моря, как правило, падает биоразнообразие ракушковых и жаброногих ракообразных, а с его распреснением — возрастает.

11. Химические и морфологические исследования раковин современных и ископаемых *Cyprideis torosa* показывают, что современные солёности в Аральском море выше, чем таковые во время отложения верхне-голоценовых осадков.

12. На темпы эволюции осморегуляторных способностей ракушковых и жаброногих ракообразных существенное влияние оказывает явление преадаптации. Преадаптация в данном случае понимается как расширение, смена функции. В эволюции осморегуляторных способностей также тесно переплетены параллелизм и конвергенция.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ  
ДИССЕРТАЦИИ.

1. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmanni* и *Podon leuckarti* // Ж. эвол. биохим. и физиологии, 1976. Т. 12, № 6. С. 591—592 (совместно с В.В. Хлебовичем).
2. Гипоосмотическая регуляция у морского ветвистоусого рачка *Penilia avirostris* // Ж. эвол. биохим. и физиологии, 1978. Т. 14, № 6. С. 599—601.
3. Осморегуляторные способности морских Cladocera // В кн.: "Морфология, систематика и эволюция животных", изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1978. С. 42—43.
4. О формировании латентного яйца у беломорских *Evadne nordmanni* и *Podon leuckarti* (Cladocera, Podonidae) // Зоол. журнал, 1979. Т. 58, вып. 2. С. 261—263.
5. О нахождении *Podonevadne trigona* (G.O.Sars) в планктоне Аральского моря // В кн.: "Биологич. основы рыбн. хоз. водоемов Ср. Азии и Казахстана", Фрунзе, изд. Илим, 1981. С. 214—216 (совместно с Н.И. Андреевым).
6. Осморегуляторные способности кладоцер и прогнозирование их фауны в водоемах с меняющейся соленостью // В кн.: "IV съезд Всес. гидробиол. общ-ва." Часть 4, изд. Наукова Думка, Киев, 1981. С. 3—4.
7. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 1. Формы из открытых морей и океанов // Зоол. журнал, 1982. Т. 61, вып. 3. С. 341—351.
8. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 2. Формы из Каспийского и Аральского морей // Зоол. журнал, 1982. Т. 61, вып. 4. С. 507—514.
9. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 3. Формы из солоноватых и пресных вод // Зоол. журнал, 1982. Т. 61, вып. 6. С. 851—860.
10. Осмотическая регуляция у *Dreissena polymorpha* при разных сочетаниях температуры и солености среды // В кн.: "Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения", Л., Наука, 1983. С. 223—224 (совместно с В.В. Хлебовичем, А.Ю. Комендантовым).
11. О видовой специфичности уровня осмотической регуляции гемолимфы у Unionidae // В кн.: "Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения", Л., Наука, 1983. С. 226 (совместно с В.В. Хлебовичем, А.Ю. Комендантовым).

12. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых и жаброногих ракообразных (Ostracoda) из Каспийского и Аральского морей // Зоол. журнал, 1983. Т. 62, вып. 1. С. 51—57.

13. Амфиосмотическая регуляция у эвригалинного ветвистоусого ракообразного *Moina mongolica* Daday // Гидробиол. журнал, 1983. Т. 19, вып. 1. С. 76—80.

14. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоол. журнал, 1983. Т. 62, вып. 5. С. 689—694.

15. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Черного и Азовского морей // Зоол. журнал, 1984. Т. 63, вып. 2. С. 185—190.

16. Влияние солености Аральского моря на изменение состава фауны ветвистоусых ракообразных // Гидробиол. журнал, 1984. Т. 20, вып. 3. С. 23—28 (совместно с Н.И. Андреевым).

17. Влияние температуры на осморегуляторные способности жаброногих и ракушковых ракообразных // Зоол. журнал, 1984. Т. 63, вып. 8. С. 1158—1163.

18. Обоснование разделения семейства Sididae (Crustacea, Cladocera) на два подсемейства // Зоол. журнал, 1984. Т. 63, вып. 9. С. 1329—1336 (совместно с Н.М. Коровчинским).

19. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Баренцева и Белого морей. Эволюция функции осмогуляции в пределах подкласса Ostracoda // Зоол. журнал, 1985. Т. 64, вып. 3. С. 368—376.

20. Микрорископическое исследование жидкости из максиллярной железы *Daphnia magna* Straus при акклимации к воде различной солености // Гидробиол. журнал, 1985. Т. 21, вып. 4. С. 62—65 (совместно с И.С. Плотниковым).

21. Особенности осмотической и ионной регуляции двусторчатых моллюсков в зависимости от факторов среды // Экология, 1985. № 5. С. 39—46 (совместно с А.Ю. Комендантовым, В.В. Хлебовичем).

22. Некоторые особенности осморегуляции и паразитохозяинных отношений у эктопаразитического ракушкового ракообразного *Acetabulastoma hyperboreum* (Ostracoda, Paradoxostomatidae) // Паразитология, 1986. Т. 20, № 2. С. 145—148.

23. Особенности осморегуляции ракушковых ракообразных террестрицитераций — обитателей наземных биотопов // Экология, 1986. Т. 4. С. 42—45 (совместно с Е.И. Шорниковым).

24. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Японского моря. Сообщение 1. // Зоол. журнал. 1986. Т. 65, вып. 6. С.829—836 (совместно с Е.И. Шорниковым).

25. Особенности осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных из морских и континентальных солоноватых вод // В кн.: "Гидробиол. исследования эстуариев", Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. Т. 141. С. 75—97.

26. Прогнозирование качественного и количественного состава фауны ракушковых и жаброногих ракообразных в морских и континентальных водах с меняющейся соленостью // В кн.: "Гидробиол. исследования эстуариев", Л., изд-во. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. Т. 141. С. 98—113.

27. Криоскопический метод в гидробиологии // В кн.: "Гидробиол. исследования эстуариев", Л., изд-во. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. Т. 141. С. 127—135 (совместно с В.В. Хлебовичем, А.Ю. Комендантовым).

28. Микрোকриоскопическое исследование жидкости из яиц эмбрионов ветвистоусых ракообразных // Гидробиол. журнал, 1987. Т. 23, вып. 2. С. 93—97 (совместно с Р.С. Вальдивия-Виллар).

29. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых ракообразных из Японского моря. Сообщение 2. // Зоол. журнал, 1987. Т. 66, вып. 6. С. 820—825.

30. Соленостные адаптации и эволюция осморегуляторных способностей в пределах классов Ostracoda и Branchiopoda // В кн.: "Вопросы теории адаптации", Л., изд-во. Зоол. ин-та АН СССР, 1987. Т. 160. С. 106—126.

31. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ракушковых и ветвистоусых ракообразных из континентальных водоемов Австралии и с Сейшельских островов // Зоол. журнал, 1987. Т. 66, вып. 12. С. 1822—1828.

32. Репродуктивные соленостные адаптации и особенности эмбрионального развития ракушковых и жаброногих ракообразных, определяемые фактором солености // Зоол. журнал, 1988. Т. 67, вып. 7. С. 974—982.

33. Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей // Журнал общей биологии, 1988. Т. 49, № 6. С. 825—833.

34. Роль преадаптации, параллелизма и конвергенции в эволюции функции осморегуляции у ракушковых и жаброногих ракообразных // В кн.: "Филогенетические аспекты палеонтологии", Л., изд-во ВСЕГЕИ, 1989. С. 6—7.

35. Зависимость осморегуляторных способностей *Lycaetopsis augeneri* (Polychaeta, Nereidae) от факторов среды // Зоол. журнал, 1989. Т. 68, вып. 6. С.137—140 (совместно с А.Ю. Комендантовым, Е.Е. Ежовой).

36. Особенности осморегуляции у ракушкового ракообразного *Cyprideis torosa* из различных морей СССР // Зоол. журнал, 1989. Т. 68, вып. 7. С. 40—50.

37. Соленостные адаптации ракушковых ракообразных // В кн.: "Практич. рук-во по микрофауне СССР; Остракоды кайнозоя", Л., изд-во "Недра", 1989. Т. 3 С. 26—28.

38. Использование методов изучения соленостных адаптаций // В кн.: "Практич. рук-во по микрофауне СССР; Остракоды кайнозоя", Л., изд-во "Недра", 1989. Т. 3. С. 40—50.

39. Критический характер биологического действия каспийской воды соленостью 7—11‰ и аральской воды соленостью 8—13‰. В кн.: "Биология солоноватых и гипергалинных вод". Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 196. С. 12—21.

40. Естественное состояние экосистемы Аральского моря и ее изменение при антропогенном воздействии // В кн.: "Гидробиол. проблемы Аральского моря", Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 199. С. 4—24 (совместно с С.В. Котовым).

41. Зоопланктон и зообентос прибрежных вод о. Барсакельмес (Аральское море) // В кн.: "Гидробиологические проблемы Аральского моря", Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т. 199. С. 110—113.

42. Общая характеристика гидробионтов Аральского моря с точки зрения физиологии осморегуляции // В кн.: "Современное состояние Аральского моря в условиях прогрессирующего осолонения", Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1990. Т. 223. С. 5—18.

43. Изучение влияния осолонения вод отчленяющихся заливов Аральского моря на гидробионтов // В кн.: "Современное состояние отчленяющихся заливов Аральского моря", Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1991. Т. 237. С. 4—13.

44. Танатоценозы исчезающих и отчленяющихся заливов Аральского моря // В кн. "Современное состояние отчленяющихся заливов Аральского моря", Л., изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1991. Т. 237. С. 60—64.

45. Прошлое и настоящее фауны Аральского моря // Зоол. журнал, 1991. Т. 70, вып. 4. С. 5—15 (совместно с И.С. Плотниковым, А.А. Филипповым).

46. Крупнейшие соленые озера СССР и их современное состояние // Материалы VI съезда ВГБО, ч. 1., Мурманск, 1991. С. 32—33.

47. Изменение экосистемы Аральского моря в результате антропогенного воздействия // Гидробиол. журнал, 1992. Т. 28, вып. 2. С. 3—11 (совместно с И.С. Плотниковым и А.А. Филипповым).

48. Литологический и микропалеонтологический анализ донных осадков с предварительным определением палеогадинности Аральского моря // В кн.: "Экологический кризис на Аральском море", СПб., изд-во Зоол. ин-та РАН, 1994. Т. 250. С. 6—20 (совместно с Я. Бумером).

49. К вопросу о сохранении жизнеспособности покоящихся яиц *Artemia salina* и *Moina mongolica* из донных отложений высохших заливов Аральского моря // В кн.: "Экологический кризис на Аральском море", СПб., изд-во Зоол. ин-та РАН, 1994. Т. 250. С. 114—120 (совместно с А.А. Филипповым).

50. К вопросу о возможной консервации и реабилитации Малого Аральского моря // В кн.: "Биологические и природоведческие проблемы Аральского моря и Приаралья", СПб., изд-во Зоол. ин-та РАН, 1994. Т. 262 (в печ.) (совместно с И.С. Плотниковым).

51. Изменения уровня Аральского моря: палеолимнологические и археологические доказательства // В кн.: "Биологические и природоведческие проблемы Аральского моря и Приаралья", СПб., изд-во Зоол. ин-та РАН, 1994. Т. 262 (в печ.) (совместно с И.С. Плотниковым).

52. Osmoregulation in the Cladocera // In: "The taxonomy and biology of Cladocera", Symposium on Cladocera, Budapest, 1985. p. 3.

53. Osmoregulation in the Ostracoda. How the Ostracoda invaded freshwater and subsequently recolonized the sea // In: "Ostracoda and global events", 10th Int. Symp. on Ostracoda. Aberystwyth, 1988. p. 21.

54. Osmoregulation in the Ostracoda and the Branchiopoda // In: "Second Int. Congress of Comp. Physiol. and Biochem.", Baton Rouge, 1988. p. 534.

55. Morphology of the osmoregulation organs in the Cladocera with special reference on the Cladocera from Aral Sea // In: "Second Symposium on Cladocera", Tatraska Lomnica, 1989. p. 5.

56. The changes in the Aral Sea ecosystems during the last thirty years // In: Int. conf. environ. issues in Central Asia. Bloomington, 1990. p. 17—34.

57. The negative influence of an anthropogenic increasing salinity of Aral Sea fauna // In: 5th Int. Congress of Ecology Yakohama, 1990. p. 27.

58. Ecological state of the Aral Sea fauna during the last 30 years // In: "UNEP -Meeting", Nukus, 1990. p. 36—48.

59. Different types of osmoregulation in the invertebrates from the Aral Sea // In: 3rd Int. Congr. of Comp. Physiol. & Biochem., 1991. p. 14.

60. Analysis of tanatocenoses in the Aral Sea // In: "Conference on Sedimentary Records of Saline Lakes", 1991. p. 47.

61. Salt lakes of the USSR with special reference to the Aral sea // In: 5-th Intern. Symposium on Inland saline lakes, La Paz, 1991. p. 1.

62. Morphology and physiology of the osmoregulation organs in Ostracoda with special references to Ostracoda from the Aral Sea // In: Ostracoda in Earth and Life Sciences, 11th Int. Symp. on Ostracoda, Warnambool, 1991. p. 17.

63. Salinity tolerance and morphology of the osmoregulation organs in Cladocera with special reference to Cladocera from the Aral sea // *Hydrobiologia*, 1991. Vol. 225. p. 291—299.

64. The Aral Sea: recent limnological changes and their conservation significance // In: *Aquatic Conservation*, 1991. Vol. 1. p. 3—23 (совместно с У.Д. Вильямсом).

65. Vom Meer zur Salzwüste: Der Aralsee // *Окозид*, 1991. Vol. 7. p. 213—228 (совместно с Д.А. Кайзером).

66. The Past and Present Aral Sea fauna // *Scripta Technica Inc.*, 1991. p. 33—44 (совместно с И.С. Плотниковым и А.А. Филипповым).

67. The Aral Sea, USSR: A case study of Wetland Conservation Issues // *Proceedings of 2nd Int. Symp. Wetland and Waterfowl Conservation in South and West Asia*, Karachi, 1991, p. 11—12 (совместно с Д.О. Елисеевым).

68. Changes in the Aral Sea ecosystem during the period 1960—1990 // *Hydrobiologia*, 1992. Vol. 237, p. 67—79 (совместно с У.Т.В. Поттсом).

69. The fauna of the Aral Sea in 1989. 1. The benthos // In: *Int. J. Salt Lake Res.*, 1992. Vol. 1, p. 103—110 (совместно с Н.И. Андреевым, С.И. Андреевой, А.А. Филипповым).

70. The fauna of the Aral Sea in 1989. 2. The zooplankton // In: *Int. J. Salt Lake Res.*, 1992. Vol. 1, p. 111—116 (совместно с Н.И. Андреевым и И.С. Плотниковым).

71. *Hydrobiological Environmetrics on the Aral Sea in XXth Century* // In: 4th Int. Confer. on statist. methods, for the

Environmental Sciences, Espoo, 1992. p. 113 (совместно с И.С. Плотниковым и А.А. Филипповым).

72. Recent limnological and biodiversity changes in the Aral Sea and their conservation significance // In: XXV SIL Int. Congress, Barcelona, 1992. p. 655 (совместно с У.Д. Вильямсом).

73. Ecology of Podonidae from Caspian and Aral Seas // In: 3rd Int. Sympos. on Cladocera, Bergen, 1993. p. 1.

74. Recent changes in the biota of the Aral Sea, Central Asia // Verh. Internat. Verein. Limnol., 1993. Vol. 25, p. 790—792 (совместно с У.Д. Вильямсом).

75. Large saline lakes of former USSR: a summary review // Hydrobiologia, 1993. Vol. 267, p. 1—12 (совместно с И.С. Плотниковым).

76. Salinity tolerance, morphology and physiology of the osmoregulatory organ in Ostracoda with special reference to Ostracoda from the Aral Sea // In: Ostracoda in the Earth and Life Sciences, Rotterdam, 1993. p. 387—403.

77. Case study on Aral Sea // Wetland and Waterfowl conservation in South and West Asia. IWRB special publication N. 25, 1993. p. 33—37 (совместно с Д.О. Елисеевым, У.Д. Вильямсом).

78. The natural environment of the Aral Sea and changes in its aquatic ecology // The Aral Sea. Diagnostic study for the development of an action plan for the conservation of the Aral Sea. UNEP, 1993. p. 62—68.

79. Changes of biodiversity in Aral Sea during Holocene // "NATO-Meeting", Tashkent, 1994. p. 31—42.

80. Adaptations and changes of biocenoses in the Aral Sea from historic times to the present. Changes of the hydrogeological record in the Aral Sea basin // Aral Sea project seminar UNESCO, Tashkent, 1994. p. 7—10.

81. Bio-monitoring in the Aral Sea // Aral Sea project seminar UNESCO, Tashkent, 1994. p. 11—14.

82. Paleolimnology of the Aral Sea over the past three millions years // Abstracts of the 6th International Symposium on saline lakes, Beijing, 1994. p. 5, p. 125 (совместно с И.А. Бумером).

83. Comparative analysis of Ostracoda from Aral Sea and Kamyshlybash Lake // Abstracts of the 12th Int. Symposium on Ostracoda, Prague, 1994. p. 32.

84. Physiology of osmoregulation in Cladocera // Hydrobiologia, 1994 (в печ.) (совместно с В.Т.В. Поттсом).

85. Late Quaternary to recent Ostracoda from the Aral Sea // Lethaia, 1994 (в печ.) (совместно с И.А. Бумером и Р.Д. Уотли).

86. The conservation ecology of the Podonidae from the Caspian and Aral Seas // Hydrobiologia, 1994 (в печ.).