

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.
Материалы IX международной конференции
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия
Петрозаводск, 2005. С. 151-155.

НОВЫЙ СПОСОБ МОДЕЛИРОВАНИЯ ТОЛЕРАНТНЫХ ПОЛИГОНОВ НА ПРИМЕРЕ *NEREIS PELAGICA* (POLYCHAETA, NEREIDAE)

А.Ю. КОМЕНДАНТОВ, А.О. СМУРОВ, В.В. ХАЛАМАН

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Для оценки адаптивных способностей беломорского многощетинкового червя *Nereis pelagica* к изменению солености среды при заданных значениях солености акклимации определяли диапазон соленостной толерантности, время гибели в летальных концентрациях морской воды и процент погибших червей. Полученные данные использованы для построения регрессионной модели, связывающей эти показатели. На основании полученной модели сделана попытка оценить потенциальную соленостную толерантность и построить толерантный полигон.

A.Yu. Komendantov, A.O. Smurov & V.V. Khalaman. A new approach of tolerance polygon modeling for *Nereis pelagica* (Polychaeta, Nereidae) // The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea. Proceedings of the IXth International Conference, October, 11-14, 2004. Petrozavodsk, Karelia, Russia. Petrozavodsk, 2005. P. 151-155.

For the estimation of adaptive capabilities of *Nereis pelagica* from the White Sea the salinity tolerance polygon was used. Salinity tolerance polygon is a graph of dependence of upper and lower tolerance limit on salinity acclimation. To construct tolerance polygon the values of tolerance limits for several values of salinity acclimation were needed to obtain. Determination of tolerant limits is based on a technique of incipient lethal salinity. Obtained data on acclimation salinity, values of test salinities, and per cent of living organisms and time of death of organisms were used for 4-dimensional regression model. The potential tolerance range of *Nereis pelagica* was found to be from 6 till 75‰.

Общепринятой тенденцией настоящего времени следует признать дополнение диагнозов видов сведениями по их экологии. Экспериментальные исследования по отношению видов к отдельным факторам среды часто проводятся с целью уточнить возможности их распространения. Кроме того, эти исследования имеют еще и общеэкологическое значение, позволяя в отдельных случаях подтвердить или опровергнуть теоретические представления.

Пригодной для решения таких задач является концепция толерантного полигона. Она представляет интерес для развития базовых представлений экологической физиологии организмов. Эти представления развивались группой ихтиологов, возглавляемая Фраем (Fry, 1947, Fry et al., 1942, 1946). Значительные теоретические обобщения были сделаны Алдердайсом (Alderdice, 1971, 1976), который долгое время работал в лаборатории Фрая. Моделирование результатов акклимации позволило по-новому взглянуть на такие понятия как резистентность, толерантность, resistance adaptation и scarcity adaptation, а также на классификацию негенетических адаптаций (Alderdice, 1971, 1976).

К сожалению, работы, в основном, были посвящены исследованию температурных адаптаций, и соответственно, температурных толерантных полигонов. В настоящее время имеется только несколько работ, в которых приведены данные по соленостным толерантным полигонам отдельных ви-

дов (Хлебович, Кондратенков, 1974; Филиппов, 2004; Smurov, Fokin, 2001). Между тем есть все основания полагать, что их изучение даст возможность не только более полно охарактеризовать биологию конкретных гидробионтов, но и по-новому взглянуть на применимость базовых концепций экологии для водных организмов. Концепция толерантного полигона важна еще и тем, что и он, и, следовательно, потенциальная толерантность, определяются генотипом вида (Лабас, Хлебович, 1974).

Общая характеристика толерантного полигона

Для определения температурной толерантности рыб было разработано два метода: метод пороговых летальных температур (incipient lethal temperature) и метод критических тепловых максимумов (critical thermal maximum). Считается, что метод пороговых летальных температур является более физиологически значимым, чем метод термальных максимумов (Becker, Genoway, 1979). Он дает больше информации о протяженности зоны резистентности (Kilgour, McCauley, 1986).

Согласно первому методу температурная толерантность определяется для рыб, акклимированных к какой-либо температуре, к другой постоянной температуре, в которую рыбы переносятся сразу (прямой перенос) (Fry et al., 1946; Hart 1947, 1952; Brett, 1952). При этом оценивается 50 % смертность организмов за период в 1000 минут (Bjornn, Reiser,

1991) или 7 дней (Elliott, 1981; Elliott, Elliott, 1995). Значение одной из этих летальных температур принимается за границу толерантной зоны.

Очевидно, что концепция толерантного полигона может быть применена и для других факторов среды, в том числе и для солености. Успешность такого подхода для фактора солености уже доказана (Smurov, Fokin, 2001; Филиппов, 2004).

Если определить толерантность организмов к повышению и к понижению тестовых значений фактора для всего диапазона его значений, при которых возможна акклимация, то можно построить толерантный полигон. Он представляет график зависимости верхней и нижней толерантных границ от акклимационных значений фактора.

Температурный толерантный полигон имеет, как правило, шестиугольную форму. Сходную форму имеет и соленостный толерантный полигон (Рис. 1).

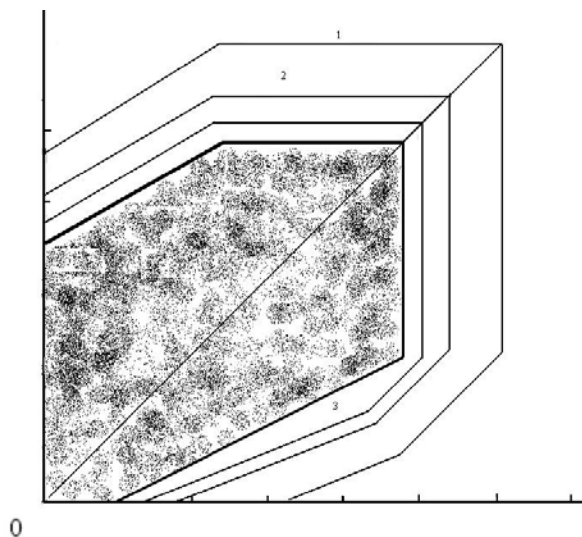


Рис. 1. Схема толерантного полигона

По оси абсцисс – акклимационные значения фактора, по оси ординат – тестовые значения фактора, соответствующие 50% смертности. 1 – 10 мин., 2 – 100 мин., 3 – 1000 мин.

Темным показана зона толерантности. Фрай и его школа разработали соответствующую терминологию для описания температурного толерантного полигона. Часть графика, соответствующая отклику в тестовых температурах в зависимости от температуры акклимации состоит из двух линий. Диагональная линия соответствует верхней пороговой температуре. При возрастании акклимационных температур наступает такой момент, когда дальнейшее возрастание акклимационных температур не приводит к увеличению верхней пороговой температуры. В этом случае достигается окончательная верхняя пороговая температура (ultimate upper incipient lethal temperature) – ей соответствует горизонтальная линия полигона. Аналогично описывается и нижняя граница. В этом случае говорят о ниж-

ней пороговой температуре, которая описывается горизонтальной и наклонной линиями.

Дополнительно на графике толерантного полигона выделяют в зоне резистентности линии, соответствующие 10 минутной 50 % смертности (верхняя и нижняя окончательные летальные температуры – upper and lower ultimate lethal temperature, для температурного полигона). Такие же линии можно рассчитать для любого фактора.

Материалы и методы

Nereis pelagica был собран на обрастаниях в губе Чупа в июне 2001 г. Собранные полихеты выдерживались в экспериментальных аквариумах при солености, равной солености местообитания – 26‰, в течение недели и затем акклимировались к 9, 10, 12, 26, 40, 50 и 60‰.

Животные, акклимированные к соленостям вне первоначального толерантного диапазона были получены с помощью сдвига толерантных границ в результате акклимации. Метод получения данных для построения толерантного полигона состоит в акклимации к нескольким соленостям внутри толерантного диапазона. После окончания акклимации (три недели) для всех величин солености акклимации были определены толерантные границы.

Животных помещали в экспериментальные сосуды с водой соответствующей солености в количестве 3-5 экземпляров. В каждой тестовой солености в течение опыта использовалось 9-20 экземпляров. Ряд тестовых соленостей для каждой солености акклимации составлялся с таким учетом, чтобы выявить и соленость, при которой организмы не погибали в течение опыта. Критерием смерти червей служило отсутствие реакции на укол иглой. Экспериментальные сосуды просматривались через 30, 60, 90 и т. д. минут. Полученные данные по доле погибших животных, времени гибели, тестовой и акклимационной солености использовали для построения регрессионной модели. Расчеты проводились с использованием итерационных методов в программе Statistica 6.0 для Windows.

Результаты и обсуждение

1. Описание модели полигона

Толерантный полигон можно представить как проекцию на плоскость, образуемую осями тестовых и акклимационных значений солености четырехмерной поверхности, описываемой формулой:

$$F(p, t, S_t, S_a) = 0$$

Где p – доля погибших организмов, t – время, S_t – тестовая соленость, S_a – соленость акклимации. Соответственно, для толерантного полигона доля погибших организмов и время гибели принимаются постоянными. Если доля погибших объектов всеми авторами принимается равной 50%, то время соответствует границам полигона, и также принимает стандартные значения: 10 минут, 1000 минут и 7 дней.

Стандартная процедура обработки данных подразумевает разделение построения на 2 задачи: оценку LS_{50} при разном постоянном времени и использование полученных значений для оценки границ полигона.

Необходимо отметить, что для точного определения толерантной границы методом пороговых летальных соленостей, как свидетельствует наш материал, в некоторых случаях необходимо использовать время опыта более 7 дней. Поэтому мы предлагаем оценивать толерантную границу значением LS_{50} для «бесконечного» времени воздействия. Кроме того, можно не ограничиваться соленостью, соответствующей 50% смертности. В результате первый блок расчетов существенно изменяется.

Для полученных данных по доле погибших объектов в зависимости от времени, при константных тестовой солености и солености акклимации хорошо подходит уравнение Гомпертца в следующей модификации:

$$p = \exp(-\exp(a_0 \cdot \ln t + a_1))$$
, или

$$p = \exp(-\exp(a_0 \cdot t + a_1))$$

где a_0 и a_1 – коэффициенты (Рис. 2). Кривые, описываемые этим уравнением, представляют проекцию на плоскость, образованную осями погибших организмов и временем эксперимента трехмерной поверхности, описываемой уравнением:

$$G(p, t, S_t) = 0$$

Известно, что связь между концентрациями вещества, имеющего значительное осмотическое давление, и временем смертности при постоянном проценте погибших организмов удобно описывать дробно-линейной зависимостью. Соответственно,

$$(t + b_1) \cdot (S_t + b_2) = b_3$$

где b_1, b_2, b_3 – коэффициенты. Это уравнение хорошо соответствует нашим экспериментальным данным ($r=0.98-0.99$) (Рис. 3). Оно имеет то удобство, что позволяет вычислить значения солености «мгновенной» и «бесконечной» гибели. Ранее такой подход уже применялся при изучении температурной устойчивости организмов (Морозов, Кузьмин, 1988). Очевидно, что тестовая соленость, при которой солеустойчивость равна нулю, будет в то же время соленостью мгновенной смертности животных. Нулевое значение устойчивости получается при условии:

$$S_t = \frac{b_3}{b_1} - b_2$$

Солеустойчивость, соответствующая «бесконечной» гибели, получается при условии равенства значения тестовой солености $-b_2$. Значения «мгновенной» гибели и толерантной границы, за которую можно принять значение «бесконечной» гибели ограничивают резистентную зону.

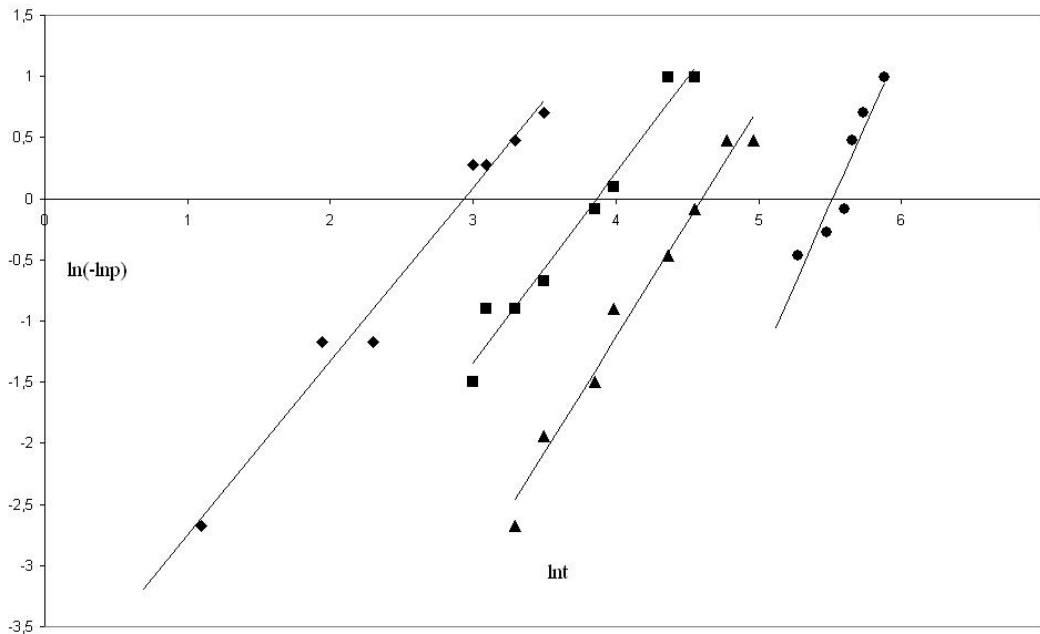


Рис. 2. Доля выживших организмов, акклимированных к 12 ‰ и помещенных в разные тестовые солености. По оси абсцисс – логарифм времени, по оси ординат – двойной логарифм доли выживших организмов

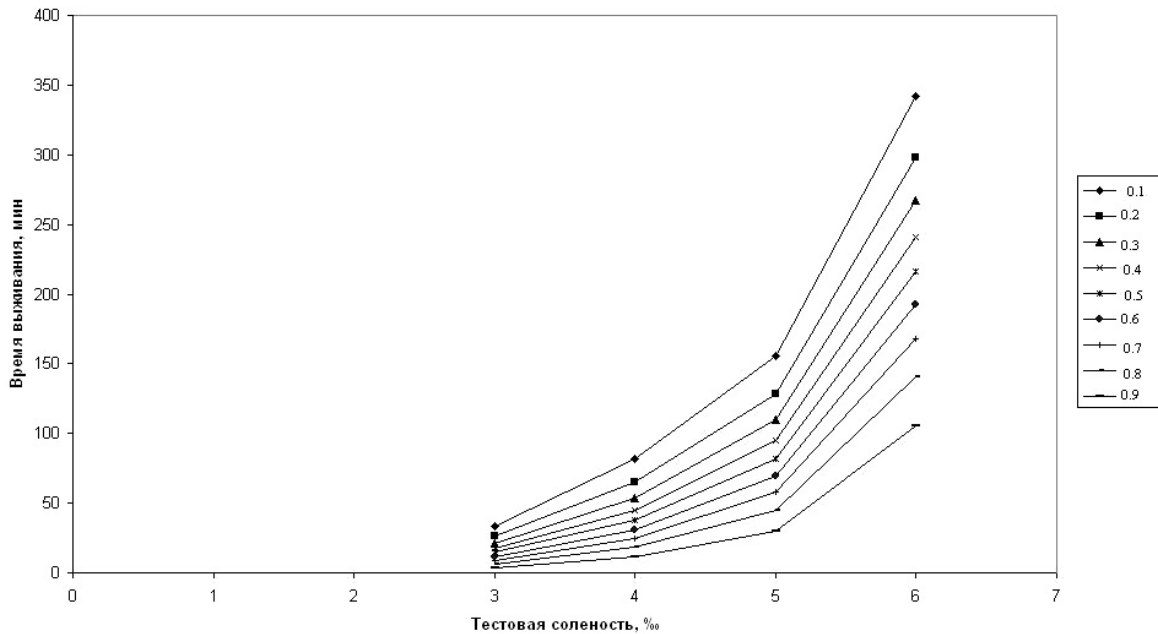


Рис. 3. Данные по 50 % летальному времени для нереисов, акклиматизированных к 12 ‰ при разных значениях доли выживших организмов в разных тестовых соленостях

Можно предложить следующую формулу, описывающую поверхность $G(p, t, S_t)$, разрешенную относительно p :

$$p = \exp(-\exp(c_0 \cdot (c_1 \cdot t + c_2) \cdot (S_t + c_3)))$$

где c_0, c_1, c_2, c_3 - коэффициенты. Эта формула адекватно описывает полученные данные. Пользуясь ей можно определить значения «мгновенной» и «бесконечной» гибели для большинства выбранных значений p , кроме близких к 0 или 1.

Адекватно описывает зависимость толерантной границы (S_t) от S_a следующая формула:

$$S_t = d_0 \cdot S_a + d_1$$

где d_0, d_1 - коэффициенты. График этой функции является линией. Функция, описывающая реальные данные, резко изгибается почти параллельно оси абсцисс недалеко от потенциальной толерантной границы (значение фактора, за пределами которой дальнейшая акклиматизация невозможна (Хлебович, Кондратенков, 1971).

2. Соленостный толерантный полигон *Nereis pelagica*

Использование толерантного полигона позволило нам определить основные характеристики соленостной устойчивости и толерантности широко распространенной беломорской полихеты *Nereis*

pelagica. Данный вид является банальным компонентом естественных сообществ сублиторали и сообществ обрастания.

По полученным оценкам летальной солености при выбранной доле погибших организмов для разного времени (100 мин, 1000 мин, бесконечного) можно рассчитать кривые, которые будут характеризовать полигон (Рис. 4). При этом точка пересечения кривой, описывающей верхнюю толерантную границу, с линией изоосмотичности дает верхнюю потенциальную границу, нижней кривой - нижнюю потенциальную соленостную границу.

Так, соленостный толерантный диапазон данного вида адаптированного к нормальной беломорской солености (24-26‰) находится в пределах от 8 до 53‰, тогда как потенциальные толерантные границы - 6-75‰. Это фактически перекрывает большую часть диапазона возможных вариаций соленостей в Белом море. Таким образом, широкое распространение данного вида в Белом море есть отчасти следствие его значительных адаптивных способностей.

Работа поддержана грантами РФФИ № 04-04-98801а, № 03-04-49701а.

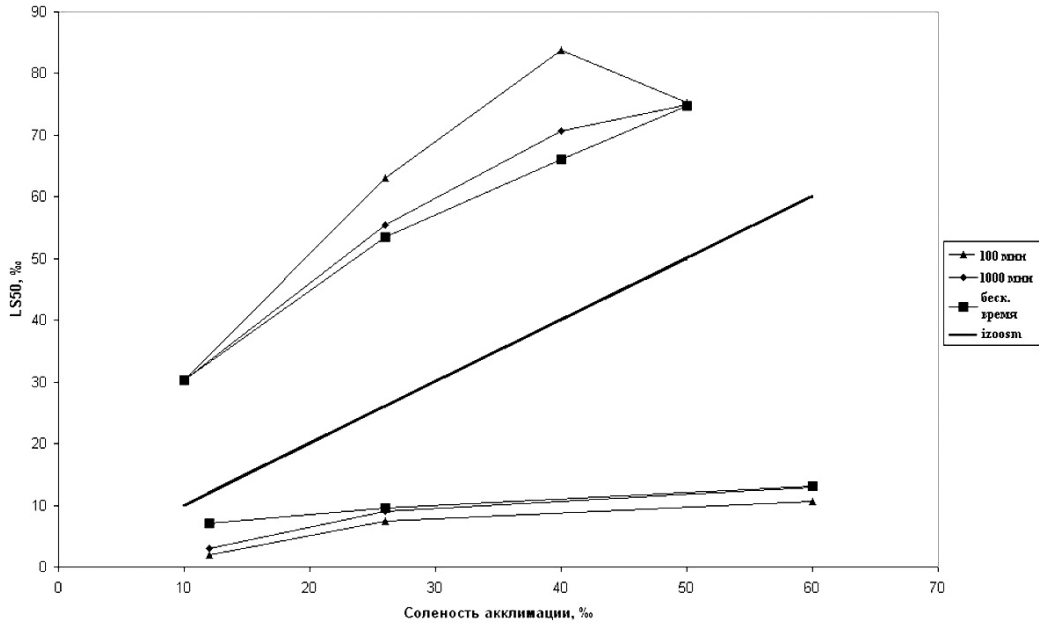


Рис. 4. Соленостный толерантный полигон *Nereis pelagica*

По оси абсцисс – соленость акклимации, по оси ординат – летальная 50% соленость при разном постоянном времени

Литература

- Лабас Ю.А., Хлебович В.В. 1974. «Фенотипическое окно» генома и прогрессивная эволюция // В кн.: Соленостные адаптации водных организмов. Л. С. 4-25.
- Морозов А.М., Кузьмин В.Н. 1988. Оценка температуры мгновенной смертности водных беспозвоночных на примере планктонной коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas // Экология. № 2. С. 80-82.
- Филиппов А.А. 2004. Адаптивные способности беломорских *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae) к изменению солености среды обитания // Зоол. журн. Т. 83. № 7. С. 771-775.
- Хлебович В.В., Кондратенков А.П. 1971. Потенциальная эвригалинность беломорского моллюска *Hydrobia ulvae*. Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука. С. 37-38.
- Alderdice D.F. 1972. Factor combinations. In O. Kinne (ed.). Marine ecology. Vol. 1. Environmental factors. Part 3. Wiley-Interscience, London. P. 1659-1722.
- Alderdice D.F. 1976. Some concepts and descriptions of physiological tolerance: rate-temperature curves of poikilotherms as transects of response surface. J. Fish. Res. Board Can. V. 33. P. 299-307.
- Becker, C.D., Genoway R.G. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. Environmental Biology of Fishes 4(3). P. 245-256.
- Bjornn, T.C., Reiser D.W. 1991. Habitat requirements of anadromous salmonids. Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats. Am. Fish. Soc. Special Publ., 19. P. 83-138.
- Brett, J.R. 1952. Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Bd. Can. 9(6). P. 265-323.

- Elliott, J.M. 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. P. 209-245. In: Stress and fish. A.D. Pickering (ed.). Academic Press.
- Elliott, J.M. and J.A. Elliott. 1995. The effect of the rate of temperature increase on the critical thermal maximum for part of Atlantic salmon and brown trout. J. Fish Biol., 47. P. 917-919.
- Filippov A.A. 1998. On the method for estimating the salinity tolerance of water invertebrates. Russian Journal of ecology. V. 29, 4. P. 253-257.
- Fry, F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud., Biol. Ser., No. 55. Pub. Ont. Fish. Res. Lab., № 68. 62 p.
- Fry F.E.J., Brett R., Clawson G.H. 1942. Lethal limits of temperature for young goldfish. Rev. Can. Biol., 1. P. 50-56.
- Fry F.E.J., Hart J.S., Walker K.F. 1946. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. Univ. Toronto Studies Biol. 54. Pub. Ont. Fish. Res. Lab. 66. P. 9-35.
- Hart, J.S. 1947. Lethal temperature relations of certain fish of the Toronto region. Trans. Roy. Soc. Can. Sec. 5(41). P. 57-71.
- Hart, J.S. 1952. Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater 263 fish. University of Toronto biology series no. 60. The University of Toronto Press, Toronto. 79 p.
- Kilgour, D.M., R.W. McCauley. 1986. Reconciling the two methods of measuring upper lethal temperatures in fishes. Environmental Biology of Fishes 17(4). P. 281-290.
- Smurov A.O., Fokin S.I. 2001. Use of salinity tolerance data for investigation of phylogeny of *Paramecium* (Ciliophora, Peniculia). Protistology, V.2, № 2. P. 132-141.