

Соленостный толерантный полигон *Nereis pelagica* Linnaeus, 1761 (Polychaeta: Nereidae)

А.О. Смуров, А.Ю. Комендантов, В.В. Халаман

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, С.-Петербург 199034, Россия.
e-mail: aral4@zin.ru

РЕЗЮМЕ: Для оценки адаптивных способностей беломорского многощетинкового червя *Nereis pelagica* Linnaeus, 1761 к изменению солености среды при заданных значениях солености акклимации определяли диапазон соленостной толерантности к повышенной и пониженной солености. Полученные данные были использованы для построения соленостного толерантного полигона и оценки потенциального соленостного диапазона. Согласно полученным результатам, существование *N. pelagica* возможно в диапазоне 6–70‰. Значения верхней и нижней толерантной границы в диапазоне солености акклимации 6–25‰ свидетельствуют, что этому животному доступна практически вся акватория Белого моря, кроме некоторых участков эстуариев и поверхностных слоев, подвергающихся весеннему распреснению ниже величин 6–7‰.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *Nereis pelagica*, потенциальная толерантность, толерантный полигон, солёность.

Salinity tolerance polygon of *Nereis pelagica* Linnaeus, 1761 (Polychaeta: Nereidae)

A.O. Smurov, A.Yu. Komendantov, V.V. Khalaman

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaja nab., 199034 St.-Petersburg, Russia.
e-mail: aral4@zin.ru

ABSTRACT: Adaptive abilities of White Sea polychaete worm *Nereis pelagica* Linnaeus, 1761 to changes of environmental salinity were investigated. Salinity tolerance ranges for certain values of acclimation salinity were determined. The obtained data were used for construction of the salinity tolerance polygon and an estimation of the potential salinity range. According to the obtained results *N. pelagica* can survive in the range of 6–70‰. Estimates of salinity tolerance ranges in a diapason of acclimation salinity 6–25‰ demonstrate that *N. pelagica* can inhabit almost anywhere in the White Sea except for some estuaries and surface layers which have salinity less than 6–7‰.

KEYWORDS: *Nereis pelagica*, potential tolerance, tolerance polygon, salinity.

Введение

Общепринятой тенденцией настоящего времени следует признать дополне-

ние диагнозов видов сведениями по их экологии. Экспериментальные исследования по отношению видов к отдельным факторам среды часто проводятся с це-

лью уточнить возможности их распространения.

Методы получения подобных видовых характеристик и представления данных очень разнообразны. Одним из наиболее разработанных и часто применяемых способов оценить границы существования популяций и видов являются температурные толерантные полигоны.

В 1942 г. было впервые предложено для характеристики отношения вида к экологическим факторам использовать толерантные полигоны (Fry et al., 1942). Для их построения необходимо отразить на графике зависимость верхней и нижней границ толерантности от условий акклимации. Полигон толерантности, как правило, имеет форму трапеции или параллелограмма. Графики, построенные для определенного фактора, обладают “устойчивостью”, сохраняя свою форму даже в случае взаимодействия нескольких факторов (McLeese, 1956).

Сходная форма графика была получена как при исследовании температурной толерантности рыб и беспозвоночных (Fry et al., 1946; Hart, 1952; McLeese, 1956), так и для характеристики солёностной толерантности моллюсков (Khlebovich, Kondratenkov, 1973; Хлебович, 1981; Филиппов, 2004) и инфузорий (Smurov, Fokin, 2001).

Если количество известных в настоящее время температурных полигонов разных видов более ста, то число видов с известными солёностными полигонами очень мало. Кроме того, получение данных для построения солёностных толерантных полигонов и методика проведения экспериментов во всех известных нам случаях отличались от метода, разработанного Fry et al. (1942).

Настоящая работа преследовала следующие цели: 1) апробировать предложенную нами менее трудоёмкую и технически более простую методику определения толерантного диапазона, сравнив её с результатами, полученными для фактора температуры (Fry et al., 1942); 2) построить солёностный толерантный полигон для *N. pelagica* Linnaeus, 1761.

Материал и методы

Методика экспериментов

Работа была проведена на Беломорской биологической станции ЗИН РАН. Особи *N. pelagica* были собраны в июне 2001 года в губе Чула (Кандалакшский залив Белого моря) с обрастаний искусственных субстратов, применяемых для выращивания мидии съедобной. Они представляют собой ленты капроновой дели шириной около 20 см и длиной 3 м, подвешенные вертикально в верхнем слое воды. На этих субстратах проходит сукцессия сообществ обрастания, на одной из стадий которой развивается сообщество, аналогичное эпифауне бентосного биоценоза *Laminaria saccharina*, одним из субдоминантов при этом оказывается *N. pelagica*. (Халаман, 2001). Собранных полихет выдерживали в экспериментальных аквариумах при солёности местообитания (26‰), в течение недели и затем акклиматизировали к 9, 10, 12, 15, 26, 40, 50 и 60‰ в течение 20 суток при температуре +10°C в изотермической камере. В экспериментах использовали животных с длиной тела от 50 до 100 мм. Экспериментальные среды приготавливались разведением морской воды пресной или выпариванием. Солёности определяли с помощью рефрактометра-солемера Atago S/Mill.

Животные, акклиматизированные к солёностям вне первоначального толерантного диапазона, были получены с помощью сдвига толерантных границ в результате акклимации. После окончания акклимации, длившейся три недели, для всех величин солёности акклимации были определены толерантные границы методом прямого переноса.

Оценка значений солёностных толерантных границ проводилась двумя методами. В первом из них 3–5 экземпляров животных помещали в тестовые солёности с интервалом 2‰. Через неделю опыта определяли количество живых червей в каждом сосуде. Солёность, в которой выживало 100% исследуемых организмов, считали принадле-

жащей толерантному диапазону. Соответственно, за оценку толерантной границы принимали середину интервала между максимальной (в случае определения верхней границы толерантного диапазона) соленостью, при которой выживало 100% организмов, и следующей за ней минимальной летальной соленостью, при которой гибли все особи. В случае определения нижней границы поступали аналогичным образом. Мы предлагаем назвать этот метод оценки толерантных границ методом интервалов. Для оценки верхней границы толерантности были использованы животные, акклимированные к 9, 10, 15, 40, 50 и 60‰. Для оценки нижней границы — животные, акклимированные к 10, 15, 26, 40 и 50‰.

Второй метод был аналогичен методу, применяемому для фактора температуры (Fry et al., 1942), и основан на определении солености 50%-ной смертности (LS_{50}). Для получения данных, необходимых для определения LS_{50} , экспериментальные сосуды просматривались через 10, 30, 60, 90 и т.д. минут с целью определения процента погибших особей. Максимальная продолжительность эксперимента составляла трое суток. Верхняя граница была оценена для 10, 26, 40 и 50‰ солености акклимации, нижняя для 10, 26 и 60‰. В каждом опыте использовалось от 9 до 20 экземпляров червей.

Критерием смерти червей в обоих случаях служило отсутствие реакции на укол иглой.

Математические методы обработки данных

Толерантный полигон можно представить как проекцию четырехмерной поверхности

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

где p — доля погибших организмов, t — время, S_t — тестовая соленость, S_a — соленость акклимации на плоскость, образуемую осями тестовых и акклимационных зна-

чений солености. Соответственно, для толерантного полигона доля погибших организмов и время гибели принимаются постоянными. Если доля погибших организмов, как правило, равна 50% (Fry et al., 1942; Alderdice, 1972), то время, определяющее значения LS_{50} , авторами обычно принимается равным 10, 100, 1000 минутам (Fry, 1947; Bjornn, Reiser 1991; Kilgour, Cauley, 1986) или 7 дням (Elliott, 1981; Elliott, Elliott 1995).

Задачу нахождения значений LS_{50} для каждой солености акклимации удобно разделить на две части: оценить время 50%-ной смертности (LT_{50}) и затем найти уравнение, связывающее тестовую соленость и LT_{50} . Из последнего уравнения можно вычислить LS_{50} для выбранных значений времени. В этом исследовании мы вычисляли LS_{50} для 100, 1000 минут и бесконечного времени опыта.

Для нахождения LT_{50} были применены уравнения Вейбулла (Weibull) и Гомпертца (Gompertz) (Кокс, Оукс, 1988) в следующих модификациях:

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

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

где a_0 и a_1 — коэффициенты, p — доля погибших организмов, t — время. Исходя из этих уравнений, оценивалось LT_{50} для каждой тестовой солености.

Связь между концентрациями вещества, имеющего значительное осмотическое давление, и временем смертности при постоянном проценте погибших организмов удобно описывать дробно-линейной зависимостью:

$$(t + b_1) \times (S_t + b_2) = b_3,$$

где b_1, b_2, b_3 — коэффициенты, t — время 50%-ной смертности. S_t — тестовая соленость.

Это уравнение 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

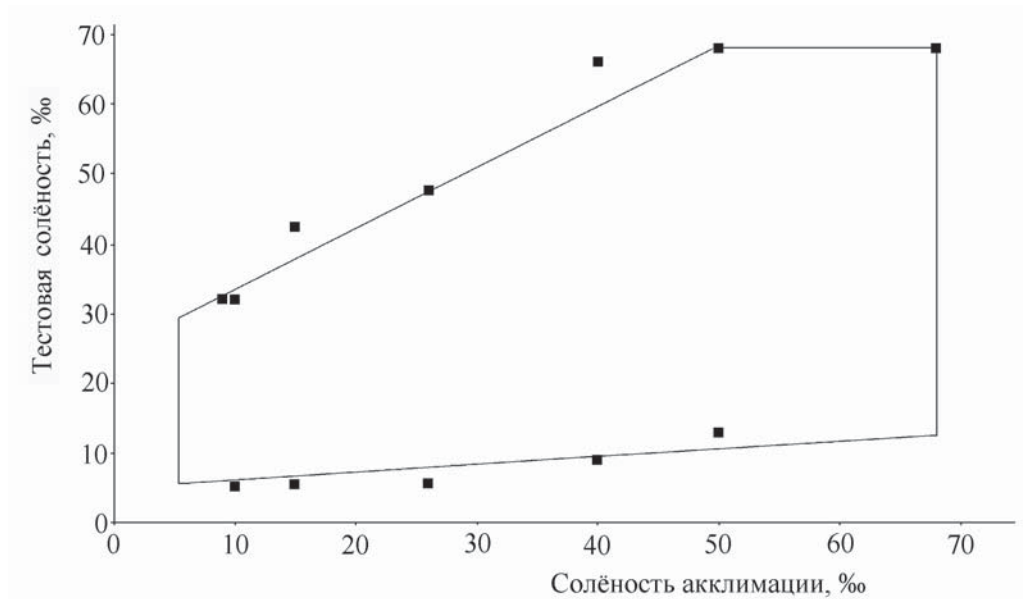


Рис. 1. Схема толерантного полигона.

По оси абсцисс — акклимационные значения фактора, по оси ординат — тестовые значения фактора, соответствующие 50%-ной смертности. 1 — 10 минут, 2 — 100 минут, 3 — 1000 минут. Темным показана зона толерантности. Диагональная линия полигона — линия изосомотичности.

Fig. 1. Tolerance polygon.

The horizontal line — acclimation values of factor, the vertical line — test values of factor appropriate to 50% of death rate for constant time. This polygon has lines appropriate by: 1 — 10 minutes, 2 — 100 minutes, 3 — 1000 minutes. The zone of tolerance corresponding to infinite time is shown dark. The diagonal line of polygon is the isosmotic line.

смертности животных. Нулевое значение устойчивости получается при условии:

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

Солеустойчивость, соответствующая «бесконечной» гибели, получается при условии равенства значения тестовой солёности — b_2 . Эта величина, очевидно, оказывается равна значению LS_{50} при бесконечном времени опыта. Зная коэффициенты уравнения и выбрав время, равное 100 и 1000 минутам, можно также получить соответствующие значения LS_{50} .

Вычисленные величины LS_{50} были использованы для построения толерантного полигона. Рассчитывались уравнения линейной регрессии отдельно для верхней и нижней толерантной границ. Для коэффициентов уравнения линейной регрессии указаны их шибки.

Результаты и обсуждение

Зависимость процента погибших особей от времени экспозиции хорошо описывается выбранными уравнениями Вейбулла или Гомпертца (Рис. 1) с коэффициентами корреляции ($r=0,97-0,99$). Также хорошо ($r=0,97-0,99$) описывает зависимость между временем 50%-ной гибели и величиной тестовой солёности дробно-линейная зависимость (Рис. 2).

При увеличении солёности акклимации (S_a) значения верхней и нижней толерантной границы (S_i), оцененной при использовании LS_{50} , изменяются линейно. Это наиболее заметно при «бесконечном» времени гибели (Рис. 3). Формула для верхней толерантной границы $S_i = (1,104 \pm 0,103) \cdot S_a + (21,36 \pm 3,59)$ ($n=4$) имеет достоверные коэффициенты при уровне значимости ($P < 0,05$). Аналогичная

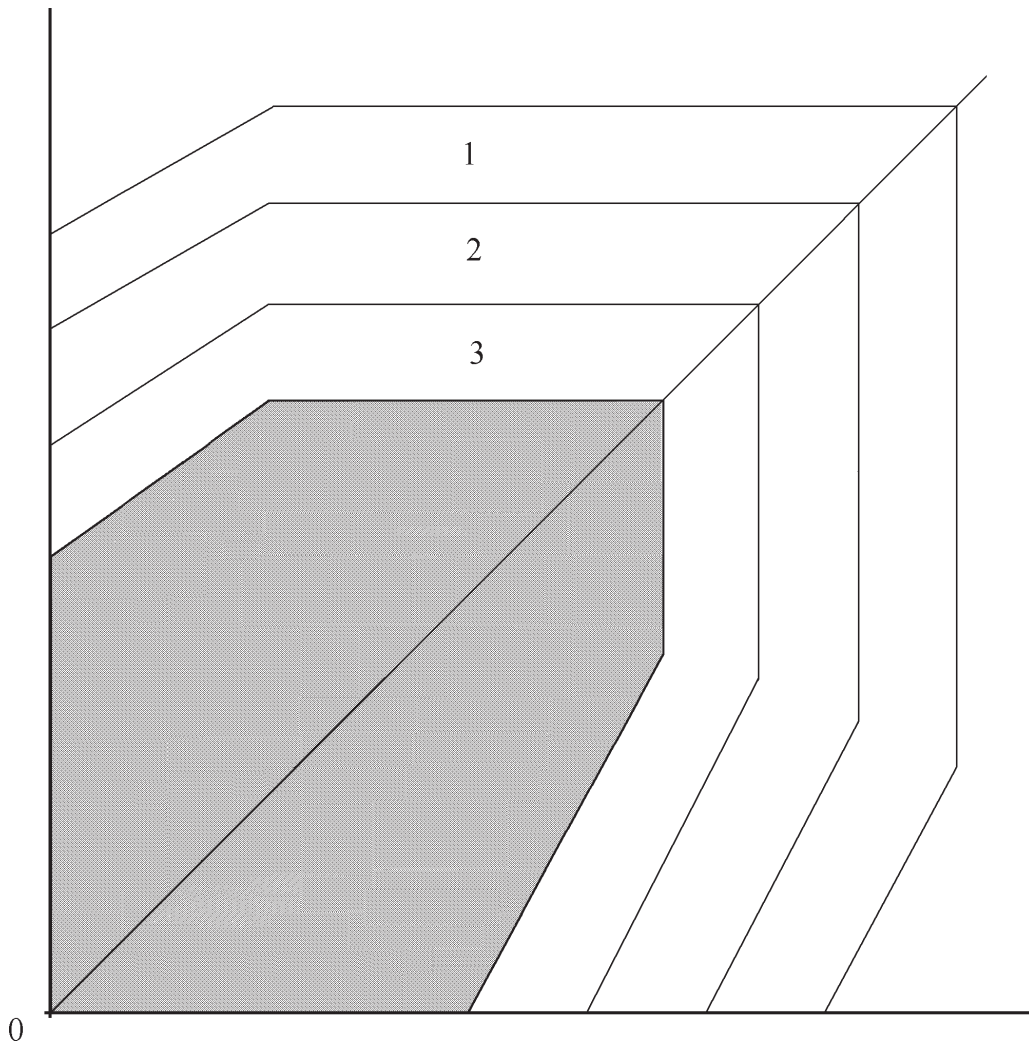


Рис. 2. Доля выживших организмов, акклимированных к солёности 12‰ и помещенных в разные тестовые солёности. По оси абсцисс — логарифм времени, по оси ординат — двойной логарифм доли выживших организмов.

Fig. 2. The portion of survived organisms acclimated to salinity 12‰ and transferred into various test salinities. The horizontal line — logarithm of time, the vertical line — double logarithm of the portion of survived organisms.

формула для нижней толерантной границы $S_i = (0,124 \pm 0,018) \cdot S_a + (5,86 \pm 0,69)$ ($n=3$) не имеет достоверных коэффициентов при уровне значимости ($P < 0,05$). Однако вычисленные точки лежат практически на одной прямой. В пользу этого говорит высокий коэффициент корреляции — 0,99.

Значения, полученные для верхней толерантной границы методом интервалов, изменяются приблизительно линейно в диапазоне величин солёности акклимации 9–50‰. При более высоких значениях солёности акклимации роста толерантной границы не наблюдается. Очевидно, что при солёности

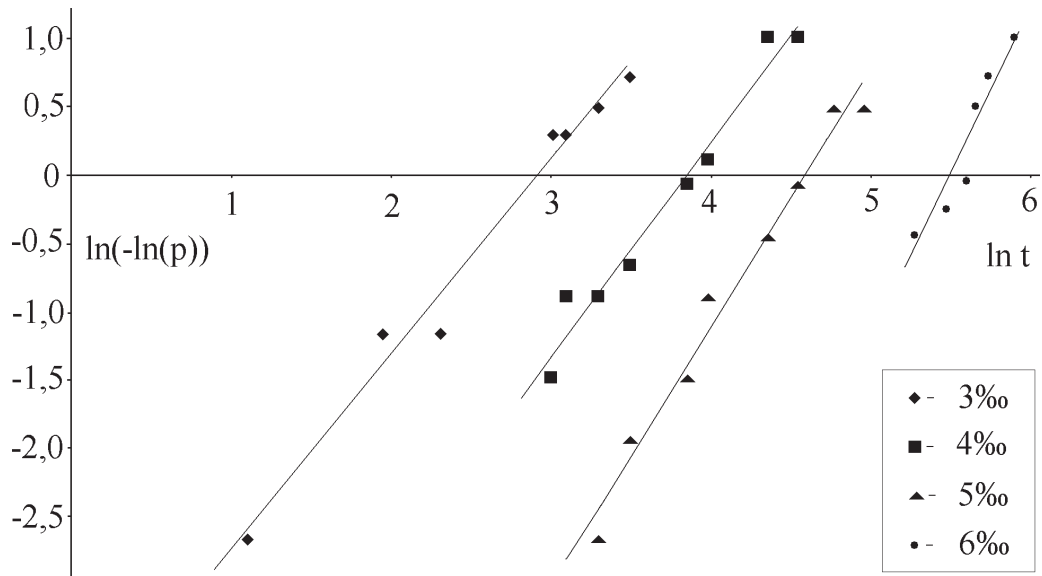


Рис. 3. Данные по летальному времени для *Nereis pelagica*, акклимированных к солёности 12‰ при разных значениях доли выживших организмов в разных тестовых солёностях.
 Fig. 3. Lethal time for *Nereis pelagica*, acclimated to 12‰. The horizontal line — test salinity, the vertical line — lethal time for various portions of surviving organisms.

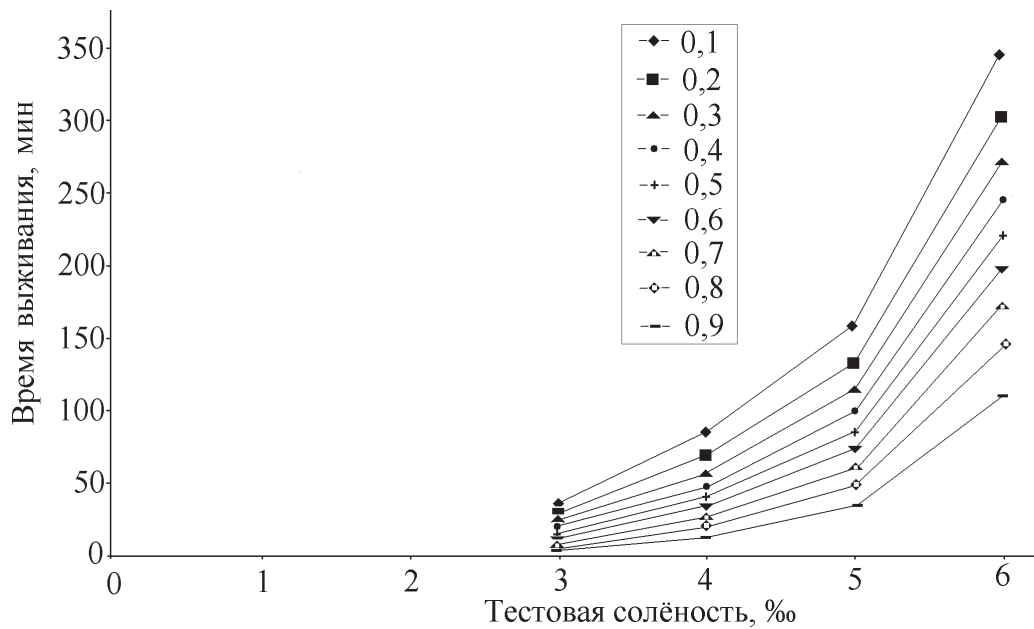


Рис. 4. Солёностный толерантный полигон *Nereis pelagica*, построенный на оценках LS_{50} . По оси абсцисс — солёность акклимации, по оси ординат — летальная для 50% организмов солёность.
 Fig. 4. Salinity tolerance polygon generated from upper and lower LS_{50} for *Nereis pelagica*. The horizontal line — salinity of acclimation, the vertical line — lethal for 50% organisms salinity.

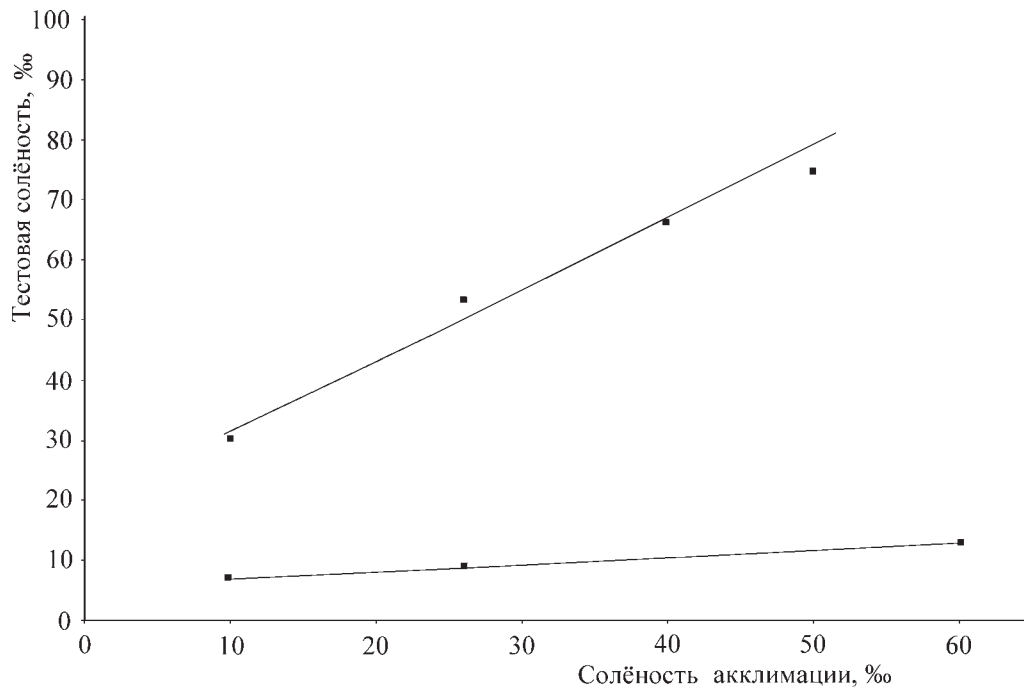


Рис. 5. Соленостный толерантный полигон *Nereis pelagica*, построенный на оценках, полученных методом интервалов.

По оси абсцисс — солёность акклимации, по оси ординат — солёность, соответствующая середине интервала между максимальной (минимальной) солёностью, при которой выживает 100% животных в тестовой солёности за 2 недели, и минимальным (максимальным) значением тестовой солёности, при которой гибнет 100% животных за то же время для верхней (нижней) толерантной границы.

Fig. 5. Salinity tolerance polygon generated from upper and lower tolerant limits obtained for *Nereis pelagica* with the interval method.

The horizontal line — salinity of acclimation, the vertical line — value of interval middle between the maximal (minimal) salinity at which 100% of animals survived in test salinity during two weeks, and the minimal (maximal) value of test salinity for the upper (lower) tolerant limit at which 100% of animals died during the same time.

акклимации около 50‰ достигается максимальное значение толерантной границы (верхняя потенциальная граница). Зависимость между этими величинами на участке, соответствующем солёности акклимации 9–50‰, хорошо описывается уравнением $S_t = (0,866 \pm 0,035) \cdot S_a + (25,11 \pm 1,05)$ ($n=5$). Полученные коэффициенты достоверны при уровне значимости ($P < 0,01$).

Аналогичная зависимость на том же участке для нижней толерантной границы выражается формулой $S_t = (0,107 \pm 0,042) \cdot S_a + (5,17 \pm 1,83)$ ($n=5$). На уровне $P < 0,05$ значимо только значение свободного коэффициента.

Это обстоятельство и видимый характер изменения функции свидетельствует в пользу того, что с ростом солёности акклимации величина нижней толерантной границы сначала остается постоянной, примерно на интервале солёности акклимации 9–40‰, а затем возрастает линейно. С учетом этих замечаний на рисунке 4 приведен толерантный полигон.

Для оценки минимальной солёности, при которой возможно существование *N. pelagica*, можно рассчитать точки пересечения линий регрессии, полученной обоими методами, с линией изоосмотичности. Эти значе-

ния составляют 5,79‰ для метода интервалов и 6,68‰ для метода, основанного на LS_{50} . Практически можно принять за границу существования в низких соленостях величину 6–7‰.

Оценка для верхней потенциальной границы оказывается гораздо менее точно определенной. По результатам, полученным первым методом это 68‰, а вторым — 74,8‰.

Значение верхней толерантной границы, соответствующее солености акклимации 6–7‰, составляет 30,3–31,2‰, что равно максимальной солености, которая может быть зарегистрирована на основной акватории Белого моря. В то же время нижняя толерантная граница при солености акклимации в пределах 25–30‰ остается примерно равной 7,9–9,6‰ при оценке обоими методами. Таким образом, *N. pelagica* доступна практически вся акватория Белого моря, кроме некоторых участков эстуариев и поверхностных слоев, подвергающихся весеннему распреснению ниже величин 6–7‰.

Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ № 04-04-49801_а и № 03-04-49701_а.

Литература

- Кокс Д.Р., Оукс Д. 1988. Анализ данных типа времени жизни. М.: Финансы и статистика. 90 с.
- 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 // Зоологический журнал. Т.83. №7. С.771–775.
- Халаман В.В. 2001. Сообщества обрастания мидиевых установок в Белом море // Биология моря. Т.27. №4. С.268–278.
- 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.
- Хлебович В.В. 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 136 с.
- Alderdice D.F. 1972. Factor combinations // Kinne O. (ed.). Marine Ecology. Vol. 1. Environmental factors. Part 3. London: Wiley-Interscience. P.1659–1722.
- Bjornn T.C., Reiser D.W. 1991. Habitat requirements of anadromous salmonids. Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats // American Fisheries Society Special Publication. No.19. P.83–138.
- Brett J.R. 1952. Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus* // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol.9. No.6. P.265–323.
- Elliott J.M. 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts // A.D. Pickering (ed.). Stress and fish. Academic Press. P.209–245.
- Elliott J.M., Elliott J.A. 1995. The effect of the rate of temperature increase on the critical thermal maximum for Atlantic salmon and brown trout // Journal Fish Biology Vol.47. No.5. P.917–919.
- Fry F.E.J. 1947. Effects of the environment on animal activity // University of Toronto Studies. Biological series No.55. Publication of the Ontario Fisheries Research Laboratory. The University of Toronto Press. No.68. 62 p.
- Fry F.E.J., Brett R., Clawson G.H. 1942. Lethal limits of temperature for young goldfish // Revue Canadienne de Biologie. No.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* // University of Toronto Studies. Biological series No.54. Publication of the Ontario Fisheries Research Laboratory. The University of Toronto Press. No.66. P.9–35.
- 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.
- Khlebovich V.V., Kondratenkov A.P. 1973. Stepwise acclimation — a method for estimating the potential euryhalinity of the gastropod *Hydrobia ulvae* // Marine Biology/ International Journal on Life in Oceans and Coastal Waters. Vol.18. No.1. P.6–8.
- Kilgour D.M., McCauley R.W. 1986. Reconciling the two methods of measuring upper lethal temperatures in fishes // Environmental Biology of Fishes. No.17(4). P.281–290.
- McLeese, D.W. 1956. Effects of temperature, salinity, and oxygen on the survival of the American lobster // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. Vol.13. No.2. P.247–272.
- Smurov A.O., Fokin S.I. 2001. Use of salinity tolerance data for investigation of phylogeny of *Paramecium* (Ciliophora, Peniculia) // Protistology. Vol.2. No.2. P.132–141.