

соотношениях, которые соответствуют диапазону термотолерантности размножения, и в определенной степени не зависит от реальных температурных условий, существующих на момент развития. Это свидетельствует в пользу существования у рыб феномена преадаптации половых продуктов к температуре размножения, специфичной для того или иного вида.

Таким образом, проведенные нами исследования на бактериях, гельминтах и рыбах показывают, что температурная преадаптация на уровне липидов, является, по-видимому, достаточно широко распространенным явлением в мире эктотермных организмов.

*Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ «Ведущие научные школы Российской Федерации» – 306. 2008.4; программы Российской Академии Наук «Биологические Ресурсы 2009–2011», программы Российской Академии Наук «Биоразнообразие-2009».*

#### Литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология особи, популяции и сообщества. / Пер с англ. М.: Мир. Т. 1. 667 с.
- Болгова О.М., Рипатти П.О., Сидоров В.С., 1981. О жирнокислотном составе икры некоторых видов рыб // Сравнительные аспекты биохимии рыб и некоторых других животных. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 113–115.
- Болгова О.М., Ефимова Е.Н., Лазарева И.П., Богдан В.В., Нефедова З.А., Гурьянова С.Д., 1985. Жирнокислотный состав кормов карпа // Биохимия молоди пресноводных рыб. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 23–27.
- Голованов В.К., Свирский А.М., Извеков Е.И., 1997. Температурные требования рыб Рыбинского водохранилища и их реализация в естественных условиях // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: ИБВВ РАН. С. 92–116.
- Дьяконов Ю.Н., Бабаев Н.С., 1985. Дыхание и деятельность сердца молоди рыб в период зимовки // VI Всесоюзная конференция по экологической физиологии и биохимии рыб. Вильнюс. С. 69.
- Крепс Е.М., 1981. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука. 339 с.
- Мельянцева В.Г., 1974. Рыбы (Животный мир Карелии). Петрозаводск: «Карелия». 120 с.
- Смирнов Л.П., Богдан В.В., 1997. Влияние термошока на липидный состав плероцеркоидов некоторых цестод // Паразитология. Т. 31, вып. 6. С. 543–551.
- Проссер К.Л. 1964., Акклимация к холоду метаболических процессов и центральной нервной системы у рыб // Клетка и температура среды. /Пер с англ. М.: Мир. С. 84–209.
- Рипатти П.О., Рабинович А.Л., Богдан В.В. 1985., Докозагексаеновая кислота – температурный стабилизатор биомембран // Биохимия молоди пресноводных рыб. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С. 27–33.
- Сидоров В.С. 1983., Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука. 240 с.
- Смирнов Ю.А. Лосось Онежского озера. Биология, воспроизводство и пользование. Л.: Наука. 1971. 143 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. 1988., Биохимическая адаптация. М.: Мир. 568 с.
- Cossins A.R., 1977. Adaptation of biological membranes to temperature. The effect of temperature acclimation of goldfish upon the viscosity of synaptosomal membranes // Biochim. biophys. Acta. Vol. 470. P. 395–411.
- Hazel J.R., 1973. The regulation of cellular function by temperature induced alterations in membrane composition // Eff. Temp. Ectothermic Organisms. Berlin. P. 55–67.
- Huxley J., 1942. Evolution. The modern synthesis. L.: Allen and Unwin. 213 p.
- Lovern J.A., 1942. The composition of the depot fats of aquatic animals // Great Britain Dep. Sci. Industr. Res. Food Invest. Board Spec. Rep. Vol. 51. P. 72.

### СОЛЕНОСТНЫЙ ТОЛЕРАНТНЫЙ ПОЛИГОН *ASTERIAS RUBENS* L. 1758 (ECHINODERMATA: ASTERIIDAE)

**А. О. Смуров, А. Ю. Комендантов**

Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН,  
г. Санкт-Петербург, Россия, e-mail: aral4@zin.ru

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.

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 году 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 для всего диапазона значений фактора, при которых возможна акклимация. Фактически толерантный полигон отражает не только зависимость толерантности от условий акклимации, но и зону потенциальной толерантности. Потенциальный толерантный диапазон можно определить как диапазон значений фактора, к которым можно акклимировать организм.

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 соленостной толерантности моллюсков (Khlebovich, Kondratenkov, 1973; Хлебович, 1981; Филиппов, 2004), многощетинковых червей (Смуров, Комендантов, 2008) и инфузорий (Smurov, Fokin, 2001). Если количество известных в настоящее время температурных полигонов разных видов более ста, то число видов с известными соленостными полигонами очень мало и явно недостаточно для проведения адекватного сравнительного анализа.

Целью настоящей работы было построить и проанализировать соленостный толерантный полигон *A. rubens*. Дополнительно, мы обсуждаем применимость метода анализа полигонов для предсказания распространения вида в естественном соленостном градиенте.

### Материал и методы

Работа была выполнена в августе 2005 г. на Беломорской биологической станции им. О. А. Скарлато Зоологического института РАН. Морские звезды *A. rubens*, стандартизованные по размеру, были собраны в бухте Круглой Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря на илисто-песчаной литорали. Сразу после сбора животные были помещены в аквариумы с аэрируемой морской водой соленостью 25 ‰, которые располагались в изотермической комнате при температуре  $10 \pm 1^\circ\text{C}$ . Вода сменялась ежедневно. Звезды были использованы в работе через две недели после сборов и адаптации к аквариальным условиям. Солености определялись с помощью рефрактометра-солемера Atago S/Mill. Экспериментальные среды готовились разведением морской воды пресной или выпариванием.

Животные, акклимированные к соленостям вне первоначального толерантного диапазона, были получены с помощью сдвига толерантных границ в результате акклимации. После окончания акклимации, длившейся три недели, для всех величин солености акклимации были определены толерантные границы.

Оценка значений соленостных толерантных границ проводилась разработанным нами оригинальным методом. Организмы в количестве 5 экз. помещались в пластиковые контейнеры объемом 2 л с различными тестовыми соленостями. Тестовые солености готовились с интервалом 2.5 ‰. Ежедневно в течение двух недель определялось количество живых звезд в каждом микроаквариуме. Критерием смерти животных служило отсутствие реакции на укол иглой.

Соленость, в которой выживало 100 % исследуемых организмов в течение 14 дней, считалась принадлежащей 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. Для оценки значений толерантных границ были использованы животные, акклимированные к 15, 20, 25, 30, 35 и 40 ‰. Полученные данные позволили оценить потенциальный соленостный толерантный диапазон и построить соленостный толерантный полигон.

На основании полученных оценок толерантных границ был построен соленостный толерантный полигон *A. rubens*. Оценку достоверности коэффициентов линейной регрессии и коэффициентов корреляции программы STATISTICA 6.0 для WINDOWS.

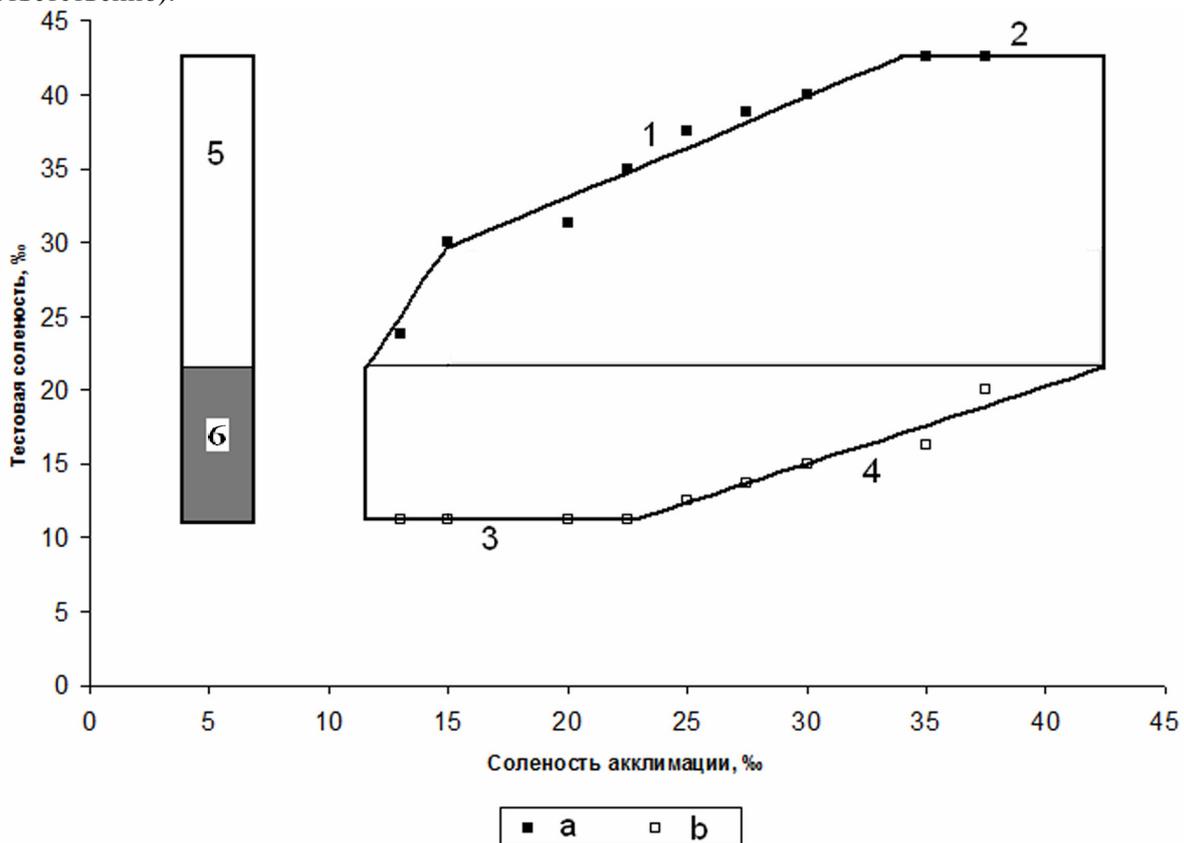
## Результаты

Соленостный толерантный полигон *A. rubens*, имеет семиугольную форму (Рис.). Верхняя толерантная граница резко возрастает при изменении солености акклимации от 12.5 до 15 ‰, затем линейно возрастает в диапазоне 15–34 ‰ до достижения потенциальной толерантной границы. Формула для наклонной линии верхней пороговой солености  $S_t = (19,46 \pm 1,66) + (0,678 \pm 0,065) \times S_a$  ( $n=7$ ),  $r = 0,98$ , где  $S_t$  – значение верхней толерантной границы,  $S_a$  – соленость акклимации, имеет достоверные коэффициенты при уровне значимости ( $p < 0,01$ ).

Горизонтальная линия нижней пороговой солености располагается в диапазоне солености акклимации от 12.5 до 22.5 ‰, а наклонная линия нижней пороговой солености в диапазоне от 22.5 до 42.5 ‰. Формула наклонной линии нижней пороговой солености:  $S_t = (-0,55 \pm 2,03) + (0,518 \pm 0,067) \times S_a$  ( $n=6$ ),  $r = 0,97$  имеет достоверный угловой коэффициент ( $p < 0,01$ ) и не достоверный свободный коэффициент ( $p > 0,05$ ).

Общая площадь соленостного толерантного полигона у *A. rubens* равна 804,2188 ‰<sup>2</sup>. Верхняя зона зависящая от солености акклимации равна 589,2188 ‰<sup>2</sup>, нижняя – 215 ‰<sup>2</sup>. Это составляет 73,23 % и 26,67 % от общей площади полигона соответственно. Зона тестовых соленостей, не зависящая от акклимации, у этого вида отсутствует.

При анализе полигона линейным методом выделяются диапазоны соленостей: нижний, зависящий от акклимации – 11.25–21.5 ‰, верхний, зависящий от акклимации 21.5–42.5 ‰ (Рис.). Доли каждого диапазона по отношению к диапазону потенциальной соленостной толерантности (11.25–42.5 ‰) незначительно отличаются от оценок полученных методом площадей (32.8 % и 67.2 % соответственно).



Соленостный толерантный полигон *A. rubens*

а – черные квадраты – верхняя толерантная граница; b – светлые квадраты – нижняя толерантная граница; 1 – наклонная линия верхней пороговой солености; 2 – горизонтальная линия верхней пороговой солености; 3 – горизонтальная линия нижней пороговой солености; 4 – наклонная линия нижней пороговой солености; 5 – верхняя зона тестовых соленостей, зависящая от акклимации; 6 – нижняя зона тестовых соленостей, зависящая от акклимации.

## Обсуждение результатов

Терминология и методы анализа, используемые для описания типичного (шестиугольного) температурного толерантного полигона разработана ранее Бейтингером и Беннетом (Beitinger, Bennet, 2000). Часть графика, соответствующая отклику в тестовых температурах в зависимости от температуры акклимации, состоит из двух линий. Диагональная линия соответствует верхней пороговой температуре. При возрастании акклиматизационных температур наступает такой момент, когда дальнейшее возрастание акклиматизационных температур не приводит к увеличению верхней пороговой температуры. В этом случае достигается окончательная верхняя пороговая температура (ultimate upper lethal incipient temperature) – ей соответствует линия полигона, параллельная оси акклиматизационных значений фактора. Аналогично описывается и нижняя граница. В этом случае говорят об окончательной нижней пороговой температуре (ultimate lower lethal incipient temperature). Соответственно, принято различать наклонную линию верхней пороговой температуры, горизонтальную линию верхней пороговой температуры, наклонную линию нижней пороговой температуры, горизонтальную линию нижней пороговой температуры (Beitinger, Bennet, 2000). Эти понятия можно заменить привычными для русскоязычной литературы терминами: окончательная верхняя пороговая температура равна верхней границе температурного потенциального диапазона, а окончательная нижняя пороговая температура нижней границе температурного потенциального диапазона.

Аналогично можно определить элементы соленостного толерантного полигона: наклонную линию верхней пороговой солености, горизонтальную линию верхней пороговой солености, наклонную линию нижней пороговой солености, горизонтальную линию нижней пороговой солености (рис.). Верхняя и нижняя границы потенциального соленостного диапазона равны абсолютно высшей и абсолютно низшей тестовой солености, при которой может существовать вид.

Для анализа видовых температурных полигонов было предложено использовать два метода (Beitinger, Bennett, 2000). Оба метода основаны на геометрическом разбиении полигона на три отдельные зоны относительно четырех ключевых температур: нижней и верхней потенциальных температурных границ, верхней и нижней толерантной границы.

Авторы методов предложили выделять для толерантного полигона три зоны. Наибольшее значение имеет зона тестовых температур, в которой организм выживает при любых температурах акклимации. Она носит название зоны тестовых температур не зависящей от акклимации. Зона температурной толерантности, лежащая выше зоны тестовых температур не зависящей от акклимации, носит название верхней зоны, зависящей от температуры акклимации, лежащая ниже – называется нижней зоной, зависящей от температуры акклимации. Можно рассматривать верхнюю и нижнюю зоны совместно, выделяя так называемую комбинированную зону тестовых температур, зависящую от температуры акклимации.

Оба метода анализа выделяют одни и те же зоны, но на основании разных геометрических представлений. Первым методом, который назван линейным (Beitinger, Bennett, 2000), выделяют зоны тестовых температур разбиением диапазона потенциальной температурной толерантности. Вторым методом основан на разделении площади температурного толерантного полигона на три части. Соответственно, в первом случае единицей измерения служат  $^{\circ}\text{C}$ , а во втором  $^{\circ}\text{C}^2$ . Легко заметить, что различия между методами анализа объясняются различиями между толерантным полигоном и потенциальным толерантным диапазоном.

Так как соленостные толерантные полигоны имеют форму (Smurov, Fokin, 2001), аналогичную температурным толерантным полигонам, разработанные ранее методы анализа применимы в обоих случаях. Таким образом, оба метода показывают, что от акклимации зависит около 100 % адаптационных способностей *A. rubens*.

Считается, что с зоной тестовых соленостей, не зависящей от акклимации, должен быть связан максимум обилия этого вида в водоеме (Beitinger, Bennett, 2000). Поэтому полученные при анализе полигона результаты можно использовать для анализа распространения *A. rubens* в Белом море. Однако, и это следует подчеркнуть особо, диапазон толерантного полигона морской звезды, не зависящий от солености акклимации, отсутствует.

К настоящему времени получены соленостные толерантные полигоны *Mytilus edulis* (Филиппов, 2007; Филиппов, Филиппова, 2006), *Macoma balthica* (Филиппов, 2004; Филиппов, Филиппова,

2006), *Hiattella arctica* (Комендантов и др., 2006), *Nereis pelagica* (Смуров, Комендантов, 2008) и *H. ulvae* (Комендантов, Смуров, 2009).

Примечательно, что среди изученных видов для соленостных толерантных полигонов *M. edulis* и *M. balthica* характерно полное отсутствие диапазона толерантного полигона, не зависящего от солености акклимации. Для *H. ulvae* диапазон толерантного полигона, не зависящего от солености акклимации, очень узок и в реальности не совпадает с соленостями, при которых встречается этот моллюск как в Белом море, так и в других морях. В отличие от толерантных полигонов этих видов, для полигонов *H. arctica* и *N. pelagica* такой диапазон существует и реально совпадает с естественной соленостью среды, при которой хиателла и nereis встречаются в Белом море.

Нельзя не заметить, что *H. ulvae*, *M. edulis* и *M. balthica* являются литоральными видами, для которых характерно существование при значительных сезонных и суточных колебаниях солености среды. Эти литоральные моллюски обладают незначительной подвижностью и способны эффективно и надолго изолировать внутреннюю среду организма от влияния среды внешней. *H. arctica*, *N. pelagica* и *A. rubens*, которые являются, главным образом, обитателями зоны ламинарий в Белом море, к подобной изоляции внутренней среды не способны.

Для *N. pelagica* и *A. rubens* характерна высокая подвижность – если условия среды не благоприятны, они могут переместиться в более подходящие местообитания. Например, молодь морских звезд, которая была использована в наших экспериментах, в летнее время скапливается в больших количествах у уреза воды, периодически встречаясь в нижнем горизонте литорали. Сублиторальные *H. arctica* обладает незначительной подвижностью и в связи с этим редко встречается выше 1 м от границы литорали, зоны, обитатели которой подвергается сильным сезонным колебаниям температуры и солености (Халаман, 2001).

Анализ как полученных нами, так и литературных данных позволяет предположить, что условие невозможности успешной изоляции от влияния внешней среды является необходимым, но не единственным, для того чтобы по зоне полигона, не зависящей от солености акклимации можно было предсказывать распространение вида в естественных местообитаниях. Каковы другие условия, необходимые для успешного применения вышеуказанного метода анализа толерантных полигонов, можно будет выяснить в процессе дальнейших исследований.

### Литература

- Комендантов А.Ю., Бахмет И.Н., Смуров А.О., Халаман В.В. 2006. Влияние изменения солености на частоту сердечных сокращений и соленостную толерантность *Hiattella arctica* L. (Bivalvia, Heterodonta) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 4. С. 17 – 24.
- Комендантов А.Ю., Смуров А.О. 2009. Соленостный толерантный полигон *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777) (Mollusca: Hydrobiidae) // Экология. (в печати).
- Смуров А.О., Комендантов А.Ю. 2008. Соленостный толерантный полигон *Nereis pelagica* Linnaeus, 1761 (Polychaeta: Nereidae) // Зоология беспозвоночных. Т. 5. № 1. С. 9 – 16.
- Филиппов А.А. 2004. Адаптивные способности беломорских *Macoma balthica* (Bivalvia, Tellinidae) к изменению солености среды обитания // Зоологический журнал. Т. 83. № 7. С. 771 – 775.
- Филиппов А.А. 2007. Адаптивные способности беломорских мидий *Mytilus edulis* (Bivalvia, Mytilidae) к изменению солености среды обитания // Зоол. журн. Т. 86. № 4, С. 415 – 420
- Филиппов А.А., Филиппова Н.А. Зависимость соленостной толерантности от условий акклимации и определение потенциальной соленостной толерантности водных беспозвоночных // Вестник СПбГУ. 2006. Сер. 3., Вып. 4, С. 25 – 32.
- Халаман В.В. 2001. Сообщества обрастания мидиевых установок в Белом море // Биология моря. Т.27. №4. С.268 – 278.
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л., Наука, 1981. 136 с.
- Beitinger L.T., Bennett A.W. 2000. Quantification of the role of acclimation temperature in temperature tolerance of fishes // Environmental Biol. of Fishes. V. 58. P. 277 – 288.
- Fry F.E.J., Brett R., Clawson G.H. Lethal limits of temperature for young goldfish // Revue Canad. Biol. 1942. № 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* // Publication of the Ontario Fisheries Research Laboratory. The University of Toronto Press, University of Toronto Studies. Biological series №54. № 66. P. 9 – 35.
- Hart J.S. 1952. Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater 263 fish // The University of Toronto Press, Toronto. University of Toronto Biology Series № 60. 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. Intern. J. on Life in Oceans and Coastal Waters. V.18. №1. P. 6 – 8.

McLeese D.W. 1956. Effects of temperature, salinity, and oxygen on the survival of the American lobster // J. Fisher. Research Board of Canada. V.13. № 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. V. 2. № 2. P. 132 – 141.

## **СОСТОЯНИЕ КЕФТЕНЬ ГУБЫ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА ПРИ ТОВАРНОМ ВЫРАЩИВАНИИ РАДУЖНОЙ ФОРЕЛИ**

**О.П. Стерлигова, С.П. Китаев, Н.В. Ильмаст, Я.А. Кучко, С.А. Павловский, Е.С. Савосин**

Учреждение Российской академии наук Институт биологии

Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия

e-mail: ilmast@karelia.ru

### **Введение**

Европейский Север отличается обилием внутренних пресноводных водоемов с разной продуктивностью и абиотическими условиями. Сокращение запасов и резкое падение промысла ценных видов рыб в этой части, привели к интенсификации работ, направленных на интродукцию промысловых объектов и разработку биотехники культивирования различных организмов. Одним из таких способов является садковое рыбоводство, в Карелии, главным образом, радужной форели (*Parasalmo mykiss* Walbaum). К настоящему времени объемы ее производства достигли 10000т, что составляет 70% от общего производства форели в России. Успешному развитию этого направления способствуют благоприятные климатические условия региона, наличие транспортных сетей и квалифицированные кадры. В связи с тем, что форелевые садковые хозяйства организуются на внутренних водоемах, требования к охране окружающей среды и возможности самих водных объектов определяют их производственные мощности.

Цель исследований – оценить состояние Кефтеня губы Онежского озера при товарном выращивании форели и уточнить предельные объемы ее производства, не причиняя существенного вреда качеству воды.

### **Материалы и методы**

Работу выполняли в Кефтеня губе Онежского озера, где в течение 7 лет выращивается 300 т товарной форели в год. В соответствии с программой работ в 2008г. (июнь, август, октябрь) в губе отбирались пробы на гидрохимический, гидробиологический (фитопланктон, зоопланктон, макрозообентос и ихтиофауна) анализ на 3-х постоянных станциях: непосредственно около садков, на расстоянии 150–200м по обе стороны от садков (на северо-запад и юго-восток).

Химический состав воды определялся по стандартным методикам (Абакумов, 1977; Морозов, 1998). Уровень трофности водоемов определялся по классификации С.П. Китаева (2007).

Сбор и обработка проб фитопланктона проводились по общепринятой методике (Кузьмин, 1975). Пробы, объемом 1 литр, отбирали батометром Рутнера со стандартных горизонтов, а также интегрированные по глубине. Количественные пробы просчитывали в камере Нажотта объемом 0.01 мл в двух повторностях. Все встреченные клетки измерялись, высчитывался их объем. Биомасса фитопланктона высчитывалась расчетным способом (Федоров, 1979), удельную массу клетки принимали равной 1г/м<sup>3</sup>. Для расчета индексов сапробности использовали уточненные списки индикаторных видов (Макрушин, 1974).

Отбор проб зоопланктона осуществлялся батометром Рутнера (объем 2 литра). Облавливались все слои воды, начиная с поверхностного слоя, с интервалом 1.0 м. Интегрированные пробы (поверхность-дно) процеживались через газ № 70, концентрировались до 100 мм<sup>3</sup> и фиксировались 4% формалином. Для изучения вертикального распределения зоопланктона также применялись ловы по отдельным горизонтам: 0–5 м, 5–10 м и > 10 м. Последующая обработка в лаборатории проводилась по стандартной методике (Методические рекомендации..., 1984).