

Динамика биологической системы турбеллярий прибрежных водоемов оз. Байкал (*Phagocata sibirica*) при стрессовом воздействии: модель связанных бистабильных осцилляторов

А. А. КЛЮЧЕВСКАЯ

Научно-исследовательский институт биологии ИГУ
664003, Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24
E-mail: kluchevskaya@mail.ru

Статья поступила 20.06.2011

АННОТАЦИЯ

Экспериментальное исследование поведения турбеллярий из водоемов бассейна оз. Байкал (*Phagocata sibirica* (Zabussov, 1903)) при влиянии света, действии токсикантов и комбинировании этих факторов позволило выявить особенности поведения биосистемы при воздействиях, выходящих за рамки условный гомеостаза. Установлено, что под воздействием света нарастающей интенсивности система демонстрирует колебательное поведение типа турбулентности с эффектами синхронизации и десинхронизации. Анализ экспериментальных результатов в рамках теории нелинейных динамических систем показал, что поведение биосистемы турбеллярий согласуется с моделью связанных бистабильных осцилляторов, синхронизация которых формируется внутренним шумом системы.

Ключевые слова: система, *Turbellaria*, гомеостаз, адаптация, фототаксис, синхронизация.

В последние годы наметилась явная тенденция роста интереса со стороны специалистов в области нелинейной динамики систем к объектам биологического происхождения [Ризниченко, 2003; Аптикаева и др., 2008]. Современная классификация по степени организованности разделяет системы на хорошо организованные, плохо организованные и самоорганизующиеся [Волкова, Денисов, 2006]. Биосистемы относятся к классу пространственно-временных открытых самоорганизующихся нелинейных диссипативных систем [Ризниченко, 2003] и характеризуются обычно рядом признаков и особенностей, приближающих их к развивающимся объектам [Экология человека..., 2006]. Эти особенности, как правило, обусловлены наличием в системе активных элементов и носят двойственный характер: они выделяются новыми

свойствами, полезными и необходимыми для существования системы, адаптации ее к изменяющимся условиям среды, но в то же время вызывают неопределенности, затрудняющие прогноз поведения и управление системой. При изучении биосистем следует накапливать информацию, фиксируя все новые компоненты и связи, получать отображения последовательных состояний развивающейся системы, постепенно создавая все более адекватную модель изучаемого объекта [Аптикаева и др., 2008].

Биологические системы представляют собой обширную область, где достижения теории динамических систем могут и в первую очередь должны находить свое практическое применение. С другой стороны, сложная форма и наличие специфических особенностей сигналов данных систем могут служить сти-

мулом к развитию и совершенствованию методов анализа временных рядов, в том числе и методов реконструкции динамических биосистем. Диагностика биосистем тесно связана с построением моделей и может проводиться не только по математическим коэффициентам дифференциальных уравнений, но и через какие-либо характеристики, отражающие особенности выходного сигнала через поведение объектов. Проблема определения вида и эволюции динамической системы по ее одномерной реализации относится к классу задач синтеза или обратных задач. В отличие от задачи анализа (или прямой задачи), проблема синтеза неоднозначна, так как существует бесконечное множество систем различного вида и различной сложности, способных воспроизвести имеющийся сигнал с заданной степенью точности. Задача исследователя, занимающегося поиском подходящего динамического описания реальной системы, состоит прежде всего в том, чтобы, опираясь на знание количественных характеристик исследуемых сигналов, задать приближенный вид одной из подходящих для этой цели динамической системы. К настоящему моменту разработаны лишь общие рекомендации, помогающие в ряде случаев (когда исходная система не является слишком сложной) выбрать одну из возможных моделей. Однако не существует единого подхода, способного привести к решению поставленной задачи в общем случае [Анищенко и др., 1999].

Многие организмы в настоящее время испытывают стрессовые воздействия не одного, а целого ряда факторов. С целью расширения возможностей контроля состояния экосистем водоемов в данной работе выполнено экспериментальное исследование поведения биосистемы турбеллярий из прибрежных водоемов оз. Байкал (*Turbellaria: Phagocata sibirica* (Zabussov, 1903)) при простом (один фактор воздействия) и комбинированном (два фактора) стрессовом воздействии. Изучаются особенности адаптации биосистемы и возникающие деструктивные изменения под влиянием воздействий, которые формируют стресс у гидробионтов. Анализ экспериментальных результатов в рамках теории нелинейных систем позволил предложить вид модели динамической системы турбеллярий.

Определение турбеллярий вели по общепринятым методикам из работы [Дыганова, Порфирьева, 1990]. *Phagocata sibirica* – реофил, стенотерм, обитает в холодных и быстротекущих реках и ручьях с прозрачной и чистой водой, широко распространен в материковых водоемах Дальнего Востока и Сибири, в реках, впадающих в оз. Байкал. Известно, что пресноводные турбеллярии строго фотонегативны, что заставляет их держаться на нижней стороне камней, под губками, или строить специальные чехлики из песка, ила или детрита [Порфирьева, 1973], и по этой причине они являются хорошим объектом для изучения реакции фототаксиса. Экспериментально установлено, что турбеллярий этого вида стремятся уйти со света при всех значениях освещенности от 5 до 50 000 люкс в течение часа [Стом и др., 2006] и обладают низкой чувствительностью к действию токсикантов [Стом и др., 2009]. *P. sibirica* отлавливали во впадающей в оз. Байкал реке Большая Котинка и содержали в темноте в аквариумах объемом 3 л с байкальской водой. В эксперименты брали турбеллярий адаптированных в течение суток к аквариумным условиям. Воду в аквариумах меняли ежедневно, температуру воды поддерживали близкой к условиям их отлова (около 8–10 °С). Сходные условия поддерживались и при постановке всех опытов, для которых отбирали половозрелых неповрежденных планарий и каждую особь использовали в экспериментах только один раз.

При изучении фототаксиса использовались кюветы 40 × 20 см, которые наполовину затемняли плотной черной материей. Реакцию фототаксиса определяли при интенсивностях естественного света: 0, 5, 10, 50, 100, 500, 5000, 10 000, 15 000, 20 000, 30 000 и 50 000 лк при числе повторных опытов обычно равном десяти. В каждом опыте 15 экз. турбеллярий помещали в освещенную часть кюветы, за перемещением гидробионтов наблюдали в течение первых пяти минут с фиксацией их местоположения через одну минуту. Общее число использованных при фототаксисе турбеллярий составило $N \approx 1800$ особей.

При исследовании токсикорезистентности турбеллярий поставлено более 50 опытов с

использованием около 2500 экз. червей. В качестве токсиканта применен распространенный загрязнитель водоемов CdCl_2 . В опытах одновременно использовали до 10 чашек Петри с раствором токсиканта, в который помещали 10 экз. червей. Червей выдерживали в растворах CdCl_2 в течение одного часа (при концентрации токсиканта 10^{-3} моль/дм³ и 10^{-4} моль/дм³) и одних суток (при концентрации 10^{-4} моль/дм³). В течение этих сроков число живых турбеллярий сохраняется, но при превышении лимита времени наблюдается обвальное нарастание числа погибших особей. Критерием гибели служило полное прекращение движений особи и отсутствие какой-либо реакции на прикосновение кисточкой. Затем определяли реакцию фототаксиса при условиях, описанных выше, и освещенности естественного света 5000 лк. За перемещением гидробионтов наблюдали в течение часа с фиксацией их местоположения через 5, 10, 20, 30, 40, 50 и 60 мин.

Для статистического подтверждения синхронизации колебательных процессов рассчитан коэффициент нормированной суммарной корреляции S чисел турбеллярий, оставшихся на свету при различных интенсивностях освещения. Он равен среднему из коэффициентов парной корреляции между реализациями в три интенсивности освещения с шагом в одну интенсивность при корреляции между собой массивов первой, второй, третьей, четвертой

и пятой минут. Значение нормированной суммарной корреляции приписано средней по реализации интенсивности освещения, а для характеристики уровня флуктуаций вычислена дисперсия D коэффициента S . Такое локальное осреднение данных дает возможность выделения наиболее сильных резонансных переходов, происходящих в системе.

Статистическую обработку проводили с использованием пакета программ STATISTIKA 5.0 и MICROSOFT EXCEL. Выводы сделаны при вероятности безошибочного прогноза $p \geq 0,90$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 приведены гистограммы процентного распределения по времени чисел турбеллярий, перешедших в темную часть кюветы при различных интенсивностях освещения. На первой минуте эксперимента отчетливо выделяются три последовательных нарастания числа особей, ушедших в темноту: при освещенностях 50–500, 1000–10 000 и 15 000–50 000 лк, которые свидетельствуют о возникновении колебательных процессов, зависящих от интенсивности освещения. На второй минуте слабая согласованность переходов исчезает, а максимум при освещенности в 10 000 лк свидетельствует о формировании одного сильного резонансного перехода. На третьей минуте опыта система вновь

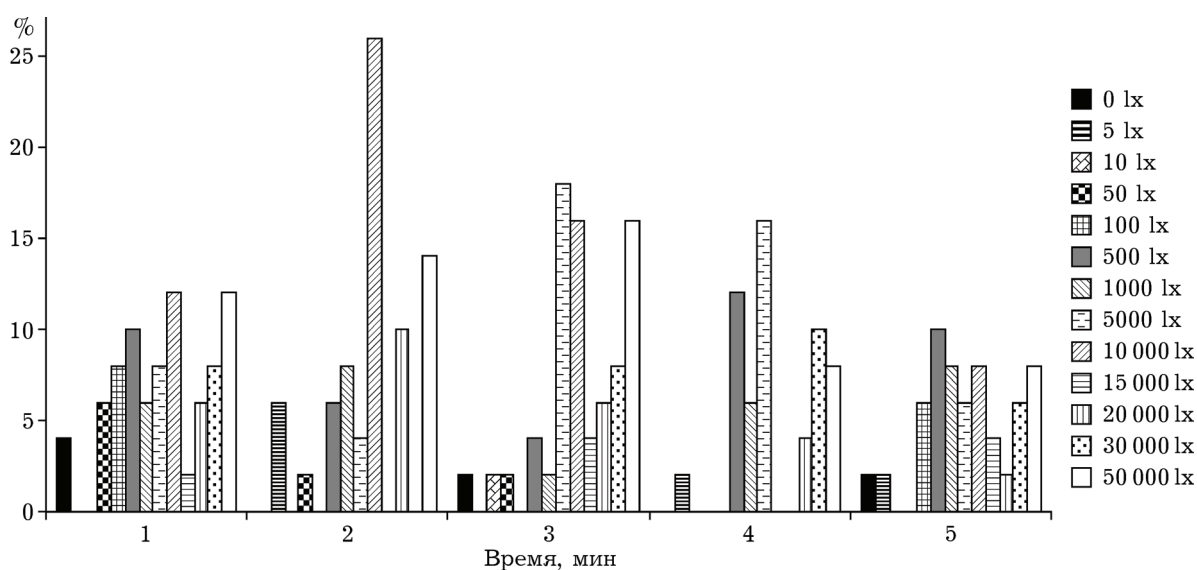


Рис. 1. Гистограммы процентного распределения чисел особей турбеллярий, перешедших в темную часть кюветы в течение первых пяти минут эксперимента по фототаксису

демонстрирует слабое согласованное поведение, но в меньшей мере и формируются только два этапа нарастания при освещенностях 1000–5000 и 15 000–50 000 лк. На следующей минуте вновь наблюдается сильная синхронизация системы, но при меньшей освещенности в 5000 лк. На пятой минуте слабое согласованное поведение можно наблюдать только при высокой освещенности 20 000–50 000 лк.

Выделяются три максимума коэффициента нормированной суммарной корреляции ($S > 0,8$) при минимальной дисперсии ($D < 0,1$): 1) при слабой интенсивности освещения $I = 5-50$ лк; 2) при средней интенсивности $I = 5000-10\ 000$ лк; 3) при высокой интенсивности $I \geq 20000$ лк (рис. 2). Первый максимум соответствует интенсивности освещения в условиях обитания турбеллярий в оз. Байкал и отражает гомеостаз системы. Второй и третий максимумы S указывают на обусловленные стрессом эпизоды синхронизации динамики турбеллярий, связанные с когерентным изменением поведения особей при повышении интенсивности освещения. Эти максимумы разделены минимумами S с высоким уровнем дисперсии, свидетельствующим о десинхронизации в поведении особей между двумя эпизодами синхронизации.

Установлено, что максимальные концентрации CdCl_2 , не вызывавшие гибели *P. sibirica* в течение одного часа, составили 10^{-3} моль/дм³, а в течение 24 часов – до 10^{-4} моль/дм³. Полученные оценки токсикорезистентности указывают временные и концентрационные

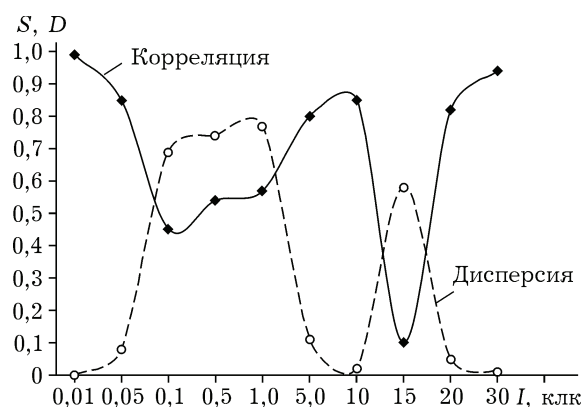


Рис. 2. Графики коэффициента нормированной суммарной корреляции S и дисперсии D чисел турбеллярий, оставшихся на свету при различных интенсивностях освещения (I , клк) в течение первых пяти минут эксперимента по фототаксису

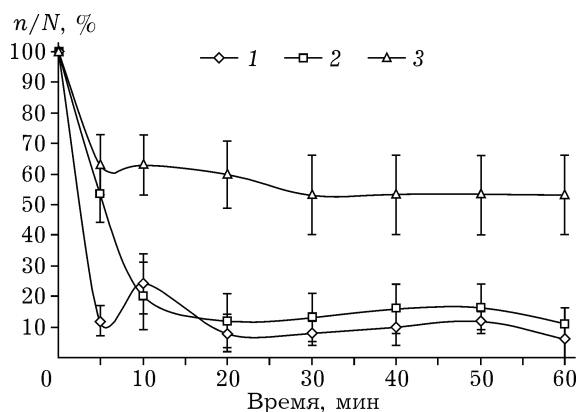


Рис. 3. Графики изменения во времени относительного числа (n/N , %) планарий, оставшихся на свету: 1 – в контрольных опытах в речной воде, 2 и 3 – после инкубации в течение одного часа и одних суток в растворе CdCl_2 с концентрацией 10^{-4} моль/дм³

критерии выживаемости гидробионтов и дают возможность проведения в их пределах более сложных экспериментов. Так, с целью усложнения стрессового воздействия фотореакцию турбеллярий определяли после предварительной инкубации червей в токсиканте CdCl_2 . На рис. 3 видно, что графики изменения во времени относительного числа планарий, оставшихся на свету в контрольных опытах (в речной воде) и после инкубации в течение одного часа в растворе CdCl_2 с концентрацией 10^{-4} моль/дм³ почти совпадают. Совершенно иная картина наблюдается после инкубирования червей в токсиканте с концентрацией 10^{-4} моль/дм³ в течение одних суток – на свету остается около половины живых, но оказавшихся не в состоянии перемещаться особей (см. рис. 3). Представленные на рис. 4 графики изменения во времени относительного числа турбеллярий, оставшихся на свету при естественном и искусственном освещении 5000 лк после инкубации в течение одного часа в растворе CdCl_2 с концентрацией 10^{-3} моль/дм³, фактически совпадают и существенно отличаются от графика контрольных опытов (см. рис. 4). Так, на свету остаются почти 80 % живых особей, подвергшихся воздействию токсиканта, в то время как в контрольных опытах почти все турбеллярии ушли в темноту. Судя по различному уровню и наклону графиков, биосистема выбирает оптимально устойчивое состояние функционирования.

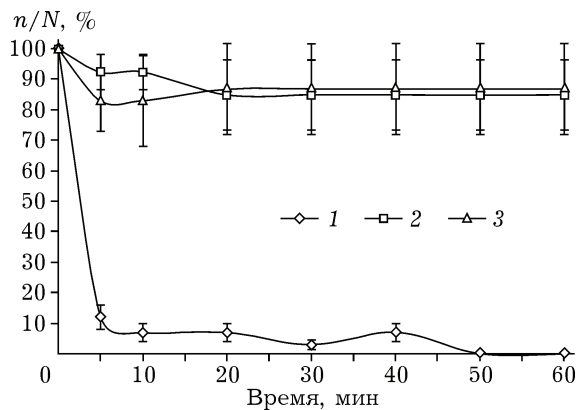


Рис. 4. Графики изменения во времени относительного числа (n/N , %) планарий, оставшихся на свету: 1 – в контрольных опытах в речной воде, 2 и 3 – после инкубации в течение одного часа в растворе CdCl_2 с концентрацией 10^{-3} моль/дм³ при естественном и искусственном освещении в 5000 лк

Полученные результаты комбинированного воздействия указывают, что как продолжительность воздействия, так и концентрация токсиканта находят статистически значимое отражение в подавлении реакции фототаксиса. Следовательно, подавление реакции фототаксиса под воздействием токсикантов может быть использовано для экспресс-оценки токсичности среды обитания, в том числе для контроля состояния экосистемы оз. Байкал [Ключевская, 2010].

Эффект синхронизации колебательных процессов, являющийся одним из фундаментальных явлений природы, известен со времен Х. Гюйгенса. Классическое явление синхронизации с точки зрения теории колебаний представляет собой захват разности фаз периодических колебаний взаимодействующих автоколебательных систем. Различают внешнюю (вынужденную) и взаимную синхронизацию периодических колебаний. В первом случае управляемый генератор находится под воздействием внешнего периодического сигнала управляющего генератора, во втором – эффект синхронизации реализуется при взаимной связи между генераторами. В целом в реакции фототаксиса биосистема турбеллярий демонстрирует сложное непериодическое поведение типа турбулентности, которое иллюстрирует фундаментальную тенденцию многих естественных систем к эволюции динамического хаоса при соблюдении

определенных условий [Николис, Пригожин, 2003]. Поскольку при воздействии света на исследуемые особи отсутствуют внешние периодические сигналы, то наблюдаемые эффекты синхронизации в поведении турбеллярий при реакции фототаксиса могут формироваться только за счет взаимной нелинейной связи между турбелляриями. Можно предположить, что одним из основных факторов, формирующих когерентность стохастического броуновского процесса, являются столкновения особей друг с другом.

Существенным достижением современной нелинейной теории колебаний явились результаты исследований эффектов синхронизации хаотических колебаний. Синхронизация стохастических систем, не имеющих собственных периодических компонент во временных реализациях, – явление нетривиальное, которое может трактоваться как естественное обобщение классических представлений о синхронизации колебаний. Исследование взаимной стохастической синхронизации, выполненное для простейшего случая – системы двух симметрично связанных передемпфированных бистабильных осцилляторов – показало, что при малой связи процессы в подсистемах несинхронизированы, но с ростом коэффициента связи до определенной величины процессы в подсистемах становятся когерентными [Анищенко и др., 1999]. Этот эффект существенно усиливается, если используется цепочка связанных бистабильных осцилляторов. При достаточно большом количестве элементов в массиве ($N \gg 1$) внутренние шумы на коллективном выходе исчезают за счет усреднения, и отношение сигнал/шум возрастает пропорционально числу особей. Физическая природа стохастической синхронизации объясняется либо внешним периодическим воздействием на фоне броуновского движения, либо статистическими свойствами шума системы осцилляторов.

Чтобы охарактеризовать внутренний шум биосистемы можно использовать число произошедших столкновений и/или, что существенно проще, скорость перемещения особей. Анализ графиков (см. рис. 3, 4) показывает, что при описании поведения турбеллярий при стрессовых воздействиях хорошим динамическим параметром являются скорости перемещения особей, которые характери-

зуются наклоном графиков. На всех графиках отчетливо наблюдается повышенная реакция и скорость перемещения турбеллярий при появлении стресс-агента (максимум наклона графика в первые пять минут) и замедление реагирования и скорости (наклон графика минимален и слабо изменяется) с увеличением времени. К сожалению, рамки исследования [Ключевская, 2007] не позволили определить скорости перемещения турбеллярий в экспериментах по фототаксису и токсикорезистентности и применить их для описания динамики особей и шума системы в настоящей работе. В качестве примера на рис. 5 представлены графики изменения во времени относительного числа турбеллярий, ушедших в темноту при реакции фототаксиса в воде. Так же как и на рис. 3, 4 отчетливо прослеживается повышенная реакция и скорость перемещения турбеллярий при появлении стрессового воздействия (максимум наклона графика в первые пять минут) и замедление реагирования и скорости (наклон графика минимален и слабо изменяется) с увеличением времени. С ростом интенсивности освещения возрастает угол наклона и уровень графиков, однако при освещенности 20 000 лк и наклон, и уровень графика выпадают из этой общей тенденции, приближаясь к графику при освещенности в 1000 лк. Также видно, что при освещенности 20 000 лк наблюдаются наиболее значительные флук-

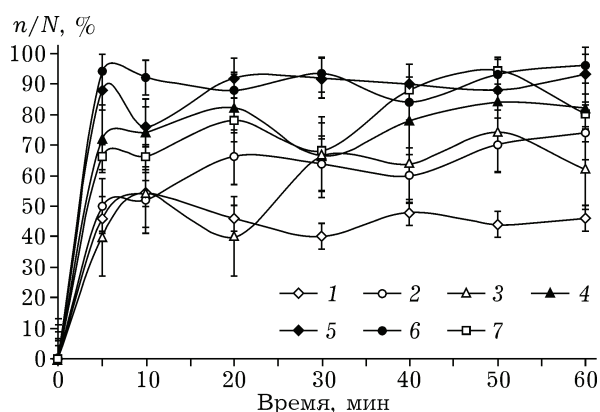


Рис. 5. Графики изменения во времени относительного числа (n/N , %) планарий, оставшихся на свету различной интенсивности в контрольных опытах в речной воде.

1 — 0 лк, 2 — 50 лк, 3 — 500 лк, 4 — 1000 лк, 5 — 10 000 лк, 6 — 15 000 лк, 7 — 20 000 лк

туации скорости со временем (см. рис. 5), указывающие на высокий шум системы.

Исследования последних лет показали, что в нелинейных системах воздействие шума может индуцировать более упорядоченные режимы, приводить к образованию более регулярных структур, увеличивать степень когерентности, вызывать рост отношения сигнал/шум [Анищенко и др., 1999]. Интегральные характеристики процесса, такие как коэффициент усиления и отношение сигнал/шум, при достижении оптимального уровня шума имеют на выходе системы отчетливо выраженный максимум, а энтропия достигает минимума, свидетельствуя о возрастании уровня индуцированного шумом порядка. Поскольку при воздействии света на исследуемые объекты отсутствуют внешние периодические сигналы, то наблюдаемые эффекты синхронизации в поведении турбеллярий при реакции фототаксиса могут формироваться только за счет взаимной нелинейной связи между особями. Это, а также другие особенности динамики планарий позволяют предложить для описания поведения биосистемы турбеллярий модель большого числа связанных бистабильных передемпфированных осцилляторов, синхронизация которых формируется внутренним шумом системы [Анищенко и др., 1999].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментальное исследование поведения системы турбеллярий, обитающих в водоемах, впадающих в оз. Байкал (*Phagocata sibirica* Zabussov, 1903), при простом (фототаксис, токсикорезистентность) и комбинированном (токсикорезистентность и фототаксис) стрессовом воздействии позволило выявить особенности поведения системы при экологических воздействиях, выходящих за пределы условий гомеостаза. Установлено, что под влиянием света нарастающей интенсивности система демонстрирует сложное колебательное поведение типа турбулентности с эффектами синхронизации и десинхронизации. Длительное воздействие и увеличение концентрации токсиканта $CdCl_2$ приводят к ускоренной гибели турбеллярий, однако если продолжительность и интенсивность воздействия токсиканта невелики, объекты способны

адаптироваться к стрессовому воздействию, а биосистема настраивается на наиболее устойчивое состояние функционирования. При совместном воздействии абиотических факторов поведение системы определяется доминирующим влиянием более агрессивного агента, что дает возможность уверенного его выявления при сравнении исследуемого и контрольного тестов. Для определения вида динамической биосистемы турбеллярий по ее одномерной реализации желателен привлечь число столкновений и/или скорость перемещения особей. В целом, полученные результаты показывают, что поведение биосистемы турбеллярий можно охарактеризовать моделью большого числа связанных бистабильных передемпфированных осцилляторов, когерентное поведение которых формируется внутренним шумом системы.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке гранта Президента РФ (проект МК-1558.2011.4).

ЛИТЕРАТУРА

- Анищенко В. С., Вадивасова Т. Е., Астахов В. В. Нелинейная динамика хаотических и стохастических систем. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1999. 368 с.
- Аптикаева О. И., Гамбургцев А. Г., Галичий В. А., Степанова С. И. Использование биоритмологического опыта при прогнозировании состояния биологических и геодинамических систем // Геофизические процессы и биосфера. 2008. Т. 7, № 1. С. 32–52.
- Волкова В. Н., Денисов А. А. Теория систем. М.: Высш. шк., 2006. 511 с.
- Дыганова Р. Я., Порфирьева Н. А. Планарии азиатской части СССР (Морфология, систематика, распространение). Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1990. 150 с.
- Ключевская А. А. Влияние токсичности водной среды на *Phagocata sibirica* // Проблемы экологии: чтения памяти проф. М. М. Кожова: тез. докл. Междунар. науч. конф. и междунар. шк. для мол. ученых (Иркутск, 20–25 сентября 2010 г.). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2010. С. 421.
- Ключевская А. А. Сравнение экологических особенностей некоторых байкальских планарий и общесибирской *Phagocata sibirica* в эксперименте: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2007. 18 с.
- Николис Г., Пригожин И. Познание сложного. М.: Едиториал УРСС, 2003. 344 с.
- Порфирьева Н. А. Фауна планарий озера Байкал. Казань, 1973. 190 с.
- Ризниченко Г. Ю. Математические модели в биофизике и экологии. Москва; Ижевск: ИКИ, 2003. 184 с.
- Стом Д. И., Ключевская А. А., Колесова У. О. Некоторые экологические особенности байкальских и общесибирских планарий // Сиб. экол. журн. 2006. № 6. С. 761–766.
- Стом Д. И., Ключевская А. А., Стом А. Д., Балаян А. Э. Сравнительный анализ окси- и креофильности некоторых эндемичных байкальских и общесибирских гидробионтов в эксперименте // Там же. 2009. № 1. С. 71–76. [Stom D. I., Klyuchevskaya A. A., Stom A. D., Balayan A. E. Experimental study of some Siberian and Baikal endemic species of hydrobionts: Comparative analysis of oxyphily and frigidophily // Contemporary Problems of Ecology. 2009. Vol. 2, N 1. P. 51–54].
- Экология человека в изменяющемся мире / под ред. В. А. Черешнева. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 570 с.

Dynamic Trends in the Biological System of Turbellarians in Water Bodies Adjacent to Lake Baikal (*Phagocata sibirica*) in Response to Stress Impact: a Model of Associated Bistable Oscillators

A. A. KLYUCHEVSKAYA

Research Institute of Biology, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Professional Education "Irkutsk State University"
664003 Irkutsk, 3 Lenin St., P. O. Box 24
E-mail: kluchevskaya@mail.ru

Experimental investigation of the behavior of turbellarians in water bodies located in the basin of Lake Baikal (*Phagocata sibirica* (Zabussov, 1903)) in response to the impact of light, toxic substances and combined effect of these factors allowed us to determine specific features in the behavior of the biosystem under the conditions of impact beyond the homeostasis. It has been determined that under the impact of light of increasing intensity, the system demonstrates oscillatory behavior of turbulent type with the effects of synchronization and desynchronization. Analysis of experimental results within the framework of non-linear dynamic systems theory has indicated that the behavior of turbellarian system is conformant with the model of associated bistable oscillators, which are synchronized by the internal system noise.

Keywords: system, *Turbellaria*, homeostasis, adaptation, phototaxis, synchronization.