

О ВЛИЯНИИ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ (*OSTREA EDULIS* L.)

Сытник Наталья Александровна

Доцент, ФГБОУ ВО «Керченский государственный
Морской технологический университет»
amtek-kerch@mail.ru;

THE INFLUENCE OF SOME ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE RESPIRATORY RATE OF THE FLAT OYSTER (*OSTREA EDULIS* L.)

N. Sytnik

Summary. Quantitative regularities of flat oyster respiration rate depending on a number of ecological factors have been investigated. The relationship between the rate of oxygen consumption by mollusks and their body weight has been described mathematically. The influence of water salinity and temperature on the rate of mollusk respiration in the Kerch Strait and Donuzlav estuary was studied.

Keywords: flat oyster, temperature, salinity, respiration rate, Donuzlav estuary, Kerch Strait.

Аннотация. Исследованы количественные закономерности интенсивности дыхания плоской устрицы в зависимости от ряда экологических факторов. Математически описана связь скорости потребления кислорода моллюсками с их массой тела. Изучено влияние солености и температуры воды на интенсивность дыхания моллюсков в Керченском проливе и лимане Донузлав.

Ключевые слова: плоская устрица, температура, соленость, интенсивность дыхания, лиман Донузлав, Керченский пролив.

Введение

Вторая половина XX-го столетия ознаменовалась весьма существенной трансформацией экосистемы Черного моря, связанной, в первую очередь, с интенсификацией хозяйственной деятельности в этом регионе. Одним из наиболее ценных представителей черноморской малакофауны, в значительной степени потерявшей свое промысловое значение, являлась плоская (европейская или грядовая) устрица — *Ostrea edulis* L [1, 2]. Вследствие загрязнения прибрежных вод токсикантами, эвтрофикации и возникшего на этом фоне грибкового заболевания (болезнь раковины) во второй половине XX-го века произошло резкое сокращение численности и ареала этого [3, 4, 6], и в настоящее время этот вид представлен лишь отдельными микропопуляциями у побережья Крыма и Кавказа. В связи с этим и возникла необходимость искусственного воспроизводства этого вида [2, 5, 7, 8], которое возможно лишь при условии детального знания различных сторон жизнедеятельности этого вида.

Цель исследований

Изучение влияния ряда экологических факторов (масса тела, температура, соленость воды) на интенсивность дыхания черноморской устрицы.

Материалы и методы исследований

Объектом исследования служили разновозрастные особи плоской устрицы (*ostrea edulis* L), высотой 7–82 мм, массой 0,015–72,7 г. Исследования проводились на протяжении 2004–2011 гг. в лимане Донузлав (западное побережье Крыма) Черного моря и Керченском проливе. Сбор проб моллюсков осуществлялся на протяжении круглого года, кроме зимних сезонов года.

Результаты исследований

Одним из наиболее важных свойств, присущих живым организмам, является обмен веществ (метаболизм), основой которого является два потока реакций, протекающих у животных — анаболических (процессы ассимиляции, биосинтеза, пластического или конструктивного обмена) и противоположно направленных — катаболических (процессы диссимиляции или энергетического обмена) [9, 10, 11].

В результате пластических реакций, поступающие с пищей крупные органические вещества расщепляются на более простые соединения и окисляются, что в большинстве своем, сопровождается выделением свободной энергии, которая запасается в форме ма-

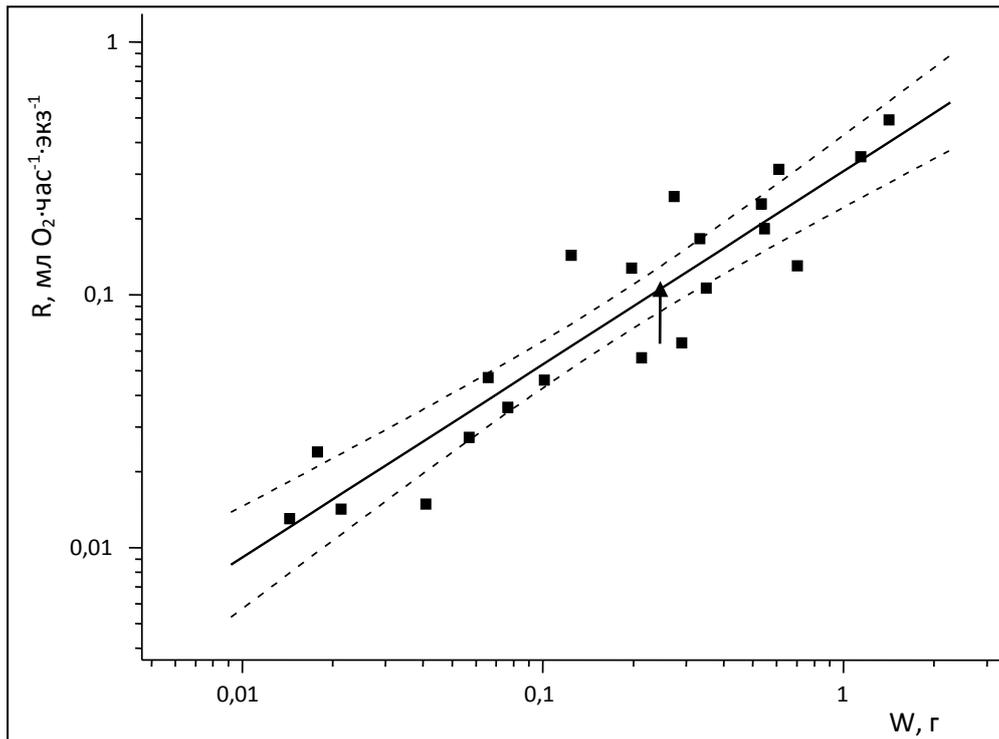


Рис. 1. Зависимость скорости потребления кислорода (R , мл $O_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$) устрицами в зависимости от сухой массы тела (W , г) в лимане Донузлав ($T = 18^\circ\text{C}$, $S = 17,6\text{‰}$, штриховые линии — 95% доверительный интервал)

кроэнергетических связей аденозинтрифосфата (АТФ) и используется для осуществления различных видов работы (химической, механической, осмотической). Процессы энергетического обмена, в основном, включают в себя восстановительные реакции, идущие с затратой энергии, в свою очередь полученной в ходе катаболических реакций.

Обобщенной характеристикой катаболических процессов, в ходе которых энергия пищи используется для осуществления процессов жизнедеятельности, является скорость потребления кислорода [9, 11, 12]. Она является важнейшим компонентом энергетического баланса организма, отражая его расходную часть, указывает на изменения физиологического состояния под влиянием различных экологических факторов среды; т.е. служит показателем изменений условий обитания, характеризует видовую скорость обмена веществ животных разного таксономического ранга [9, 10, 11, 12, 13]. В этой связи нами была изучена скорость потребления кислорода (СПК) устрицами при разных температурных и соленостных условиях.

Изучение СПК моллюсками в зависимости от массы тела в Керченском проливе и лимане Донузлав в разные сезоны года показало (рис. 1), что, как и у других

видов двусторчатых моллюсков [9, 14–16] эти показатели тесно связаны между собой и хорошо аппроксимируются степенной функцией: $R = R_1 W^k$, где R — скорость потребления кислорода, мл $O_2 \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; w — сухая масса тела (без раковины), г; R_1 — коэффициент пропорциональности, численно равный СПК при W , равном 1 г; k — коэффициент регрессии, характеризующий удельную скорость изменения дыхания устриц при изменении массы тела.

Параметры уравнения, выражающего зависимость между СПК и сухой массой тела (без створки) в указанных выше районах в разные сезоны года и, соответственно, при разной температуре воды приведены в таблице 1.

Из приведенных данных видно, что независимо от экологических условий района СПК устрицами заметно изменяется в зависимости от температуры воды. Наиболее низкая интенсивность дыхания (коэффициент R_1) моллюсков зарегистрирована при 6°C , с повышением температуры воды наблюдалось устойчивое возрастание его значений.

При анализе полученных данных большое значение имеет вопрос об оптимуме жизнедеятельности для ис-

Таблица. 1. Параметры уравнения, характеризующего СПК (R) устриц в зависимости от сухой массы тела (W) в Керченском проливе ($S = 14,1-15,2\%$) и лимане Донузлав ($S = 17,1-17,9\%$) *

Период работ, (Т, °С)	N	W_c	R_l	S_r	k	S_k	r
Керченский пролив							
декабрь (6)	22	0,016–1,18	0,112	0,016	0,617	0,082	0,909
апрель (13)	22	0,014–1,43	0,320	0,040	0,813	0,076	0,926
июнь (19)	24	0,022–1,35	0,475	0,095	0,721	0,084	0,888
Лиман Донузлав							
ноябрь (11)	19	0,018–1,13	0,291	0,031	0,773	0,078	0,927
май (18)	21	0,023–1,39	0,491	0,072	0,688	0,083	0,895
август (23)	20	0,040–1,28	0,725	0,067	0,737	0,100	0,850

*N — число особей в опыте, W — пределы индивидуальной массы моллюсков в опыте, S_y — стандартная ошибка R_l , S_x — стандартная ошибка k; r — коэффициент корреляции.

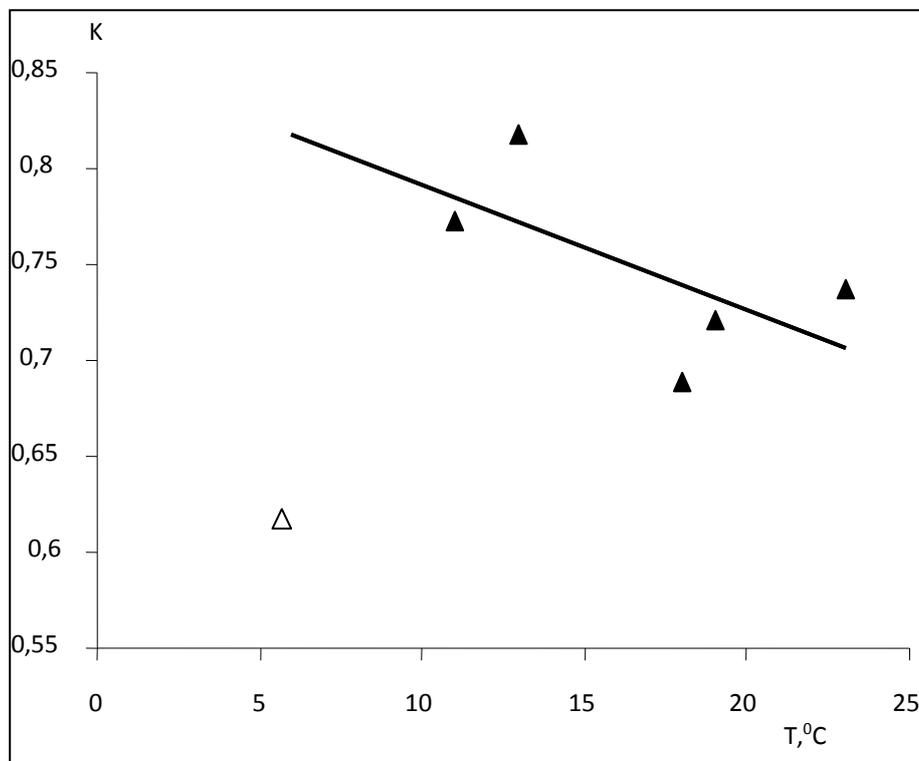


Рис. 2. Изменение коэффициента регрессии (k) в зависимости от температуры воды (Т, °С)

следованного вида. Максимальный прогрев воды наблюдается в августе и достигает в отдельные годы 28 °С. В мелководных прибрежных акваториях, с глубинами менее 0,5 м, где прогрев заметно выше, температура может достигать 30 °С. Однако на этих участках, как правило, устрицы не образуют скоплений, поэтому, скорее всего, температура около 23–25 °С для этого вида близка к оптимальной.

Обращает на себя внимание заметное варьирование коэффициента регрессии k , значение которого заметно

отличается от величины 0,73, определенной А.Ф. Алимовым [10] для морских двустворчатых моллюсков, а также 0,75, и приведенной в сводке Хеммингсена [17] для всех пойкилотермных животных.

Причины, вызывающие изменения параметра k неоднократно обсуждались в литературе [18, 19]. Их связывают с малым диапазоном масс экспериментальных животных, продолжительностью акклимации, и другими трудно учитываемыми или вовсе не учитываемыми факторами.

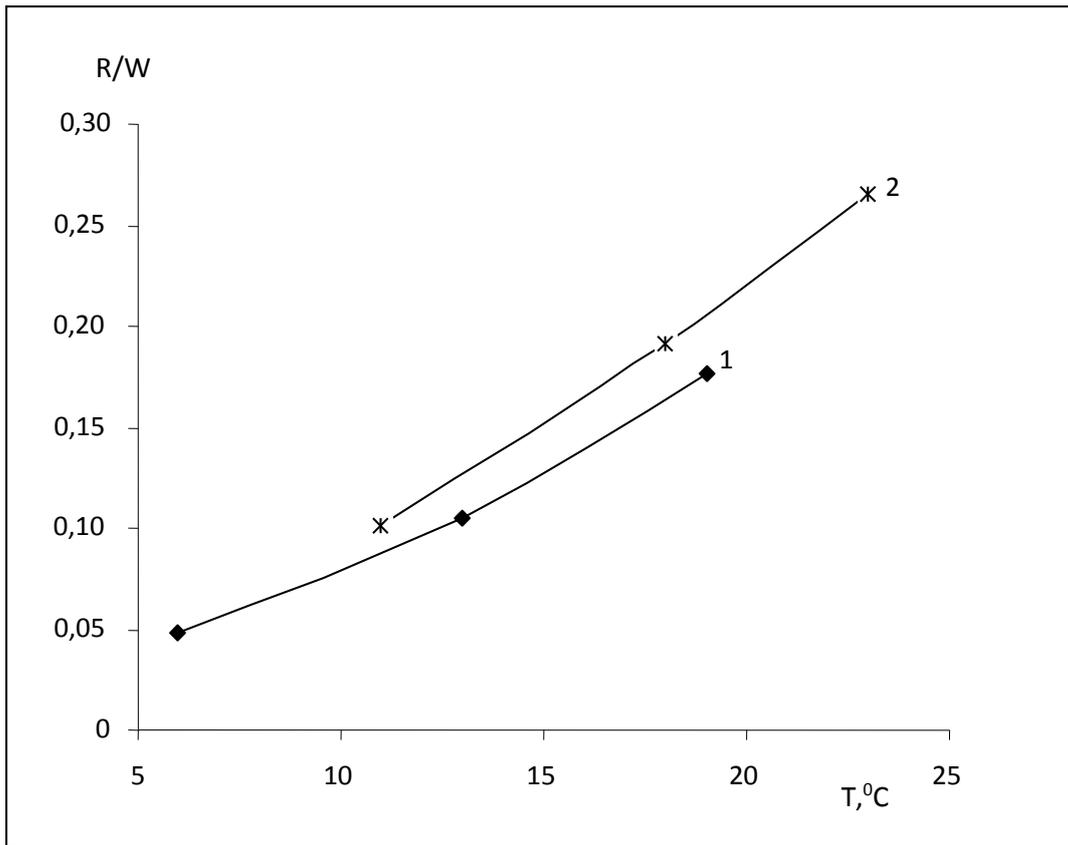


Рис. 3. Изменение интенсивности дыхания моллюсков (R/W , мл $\text{O}_2 \cdot \text{час}^{-1} (0,255) \cdot \text{г}^{-1}$) в Керченском проливе (1) и лимана Донузлав (2) при разной температуре ($T, ^\circ\text{C}$) и солености воды ($S, \text{‰}$)

В наших опытах указанные факторы не могли оказать существенного влияния на величину коэффициента регрессии. Диапазон массы тела опытных животных был достаточно велик — минимальные и максимальные их значения различались между собой в 70–100 раз. Малый срок акклимации моллюсков к экспериментальной температуре также не мог быть определяющим фактором — опыты с устрицами проводили при температуре воды соответствующей естественной среде обитания.

Вместе с тем, известно, что у эктотермов часто наблюдается обратная связь между значениями коэффициентов R_i и k , т.е. возрастание метаболизма сопровождается уменьшением коэффициента регрессии (правило Локера) [19]. Анализ наших данных показал, что по мере возрастания температуры воды наблюдается заметная тенденция снижения значений коэффициента k (рис. 2), что можно интерпретировать как подтверждение указанного правила.

В то же время на рис. 2 видно, что при 6°C значение коэффициента k заметно отклоняется от общего тренда. Возможно, это связано с тем, что температура 6°C выходит за пределы биокинетической зоны иссле-

дуемого вида [20–26]. В частности, известно, что такой биологически важный процесс как рост у данного вида устриц только начинается при температуре 11–12 $^\circ\text{C}$, т.е. значительно более высокой, чем температура 6°C . Вероятно, что при этой температуре обменные процессы у крупных моллюсков замедлены в большей степени, чем у более мелких животных, особенно принимая во внимание разное соотношение их поверхности и объема [19].

О том, что в пограничных условиях могут иметь место своеобразные «краевые эффекты», что ранее уже отмечалось в литературе [27, 28].

Опыты в указанных районах проводились при разных значениях температуры воды и солености и коэффициенты пропорциональности и регрессии в полученных уравнений были различны, что не допускает строгого сопоставления полученных материалов.

Для точного сравнения влияния изменений температуры воды на скорость потребления кислорода отдельно в каждой акватории необходимо было провести нормировку, т.е. корректировку значений R в соответ-

ствии с некоторыми функциями преобразования для их более строгого сравнения. Для этого рекомендуется два пути [14] — принятие одной, наиболее вероятной величины коэффициента регрессии, с последующей трансформацией материалов и нахождением R_I для каждой серии опытных данных или сравнение интенсивности дыхания R/W у животных одинаковой массы.

Второй подход, на наш взгляд, является более предпочтительным, и кроме того, к настоящему времени существуют точные методы трансформации имеющихся данных для их корректного сравнения. В частности, для этого применяется следующее уравнение [16; 29]:

$$R_{st} = \left[\frac{W_{st}}{W_e} \right]^m \times R_e$$

где R_{st} и W_{st} — стандартизированное значение рациона и массы тела, R_e и W_e — экспериментальное значение рациона, m — коэффициент регрессии, связывающий скорость потребления кислорода с массой тела при данной температуре воды. В связи с этим в каждой экспериментальной группе были рассчитаны средние геометрические значения R/W . Их величины в разных рядах варьировали незначительно — в пределах 0,227–0,292 г, на основе чего было принято среднее значение равное 0,255 г (на рис. 1 это значение указано стрелкой). На основе этих данных были рассчитаны значения R/W для каждой измеренной группой.

Результаты изменений интенсивности дыхания — $R/W_{(0,255 \text{ г})}$, устриц ранжированные в порядке возрастания температуры воды в каждом районе, представлены на рисунке 3.

Анализ интенсивности дыхания в исследованных районах показал, что с возрастанием температуры воды идет устойчивое возрастание R/W в обеих акваториях. Обнаружено, что значение температурного коэффициента Q_{10} зависело от температуры воды — при низких значениях температуры воды Q_{10} было выше, чем при более высоких температурах.

Так, в Керченском проливе при возрастании температуры воды с 6 до 13°C величина Q_{10} составляла 3,10, тогда как в интервале 13–19°C его значение было значительно ниже — 2,12.

В то же время в лимане Донузлав, при повышении температуры от 11 до 18°C величина Q_{10} составляла 2,41, а при ее возрастании с 18 до 23°C интенсивность дыхания устриц хотя и увеличилась, но значения Q_{10} были меньше 2-х и составляли 1,97. Полученные данные свидетельствуют, что зависимость интенсивности дыхания устриц от температуры воды в среднем оказалась близка к величине 2,25, предложенной Г.Г. Винбергом [30].

Так, в работах Ньюелла с соавт. [23, 31] скорость потребления кислорода в зависимости от сухой массы тела при 20°C описывалась общим уравнением 1:

$$R = 0,452 \times W^{0,658} \quad (1)$$

Довольно сходные результаты с полученными нами данными получены в работе Гейра с соавт. [32]. При температуре выше 20°C значения коэффициента пропорциональности в приведенных ими уравнениях (аналогичных нашим, но выраженным $\text{мг O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$) несколько отличались от наших в большую сторону — при 30°C он в среднем составлял 1,78 $\text{мг O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$. Если сопоставить в одних и тех же единицах ($\text{мл O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$), т.е. разделить это значение на 1,43, то наши данные получатся заметно меньше, чем приведенного автора.

Можно также отметить работу Винтера с соавт. [20], где на близкородственном виде *Ostrea chilensis* эти исследователи нашли, что в уравнениях связывающих СПК с сухой массой тела, коэффициенты пропорциональности и регрессии соответственно составляли 0,266–0,410 и 0,73–0,75, т.е. были близкими к нашим данным. Полученные материалы оказались весьма близкими с нашими данными, и не выходили за пределы существования данного вида.

Для характеристики сравнительной эффективности влияния солёности мы поступили следующим образом. Для моллюсков, взятых из Керченского пролива, была исследована связь R/W с температурой воды. Она с высокой степенью аппроксимации выражалась экспоненциальной функцией, имеющей следующий вид:

$$R/W = 0,028 \cdot e^{0,097 \cdot T}, r = 0,99 \quad (2)$$

На основе этого уравнения были определены значения $R/W_{(0,255)}$ соответственно при температурах 11 и 18°C, т.е. при которых проводились опыты в лимане Донузлав. Расчеты показали, что значения R/W при указанных температурах в лимане Донузлав, соответственно на 25,9 и 19,1% (в среднем 22,5%) были выше, чем в Керченском проливе. Это в известной мере перекликается с материалами Т.В. Кракатицы [3, 4], полученными ей при изучении влияния солёности на выживаемость и рост устриц в заливах северо-западной части Черного моря. В частности, ею было обнаружено, что в условиях повышенной солёности (до 28,31–34,33‰) у моллюсков прекращался линейный и весовой рост всех размерных групп. При этом было отмечено, что у этих устриц процент отхода, хотя и был незначителен (1,6–7%), в контрольной группе наблюдался интенсивный рост устриц [3, 4]. При высокой солёности (более 28‰) воды мясо устриц становится твердым и менее вкусным, что, вероятно, было обусловлено высокой

гипертоничностью окружающей среды по сравнению с внутренней средой организма. Кроме того, отсутствие линейного и весового роста свидетельствует о резком угнетении ряда физиологических функций, характерных для данного вида.

Этот вид, как отмечалось выше, может обитать в различных биотопах с соленостью 32–35‰ (Атлантический океан, Средиземное море), в отдельных эстуариях до 45‰. Для устриц, обитающих в воде разной солености, оптимальный диапазон для жизнедеятельности весьма значителен. Заметные изменения в скорости обменных процессов возникают при солености 21–35‰, особенно при переходе границы 20–21‰ [3, 28, 33, 34].

Существование осмотических градиентов между тканями гидробионтов и окружающей водой создает опасность либо обезвоживания тела организмов, либо его избыточного обводнения, поэтому способность из-

бегать дегидратации в морской среде лежит в основе эвригалинности гидробионтов [17]. По-видимому, при переходе в воду резко пониженной солености должны были произойти определенные мутации, приводящие к снижению барьеров проницаемости у этого вида.

Заключение

Таким образом, проведенные исследования показали, что скорость потребления кислорода моллюсками тесно связана с массой тела и описывается уравнением степенной функции. С возрастанием температуры воды интенсивность дыхания устриц увеличивается. Наиболее значительно этот процесс протекает при температуре 6–13°C — значение температурного коэффициента Q_{10} достигает 3,10, при более высоких значениях температур величина Q_{10} снижается до 1,97–2,14. При понижении солености (в среднем на 3‰) интенсивность дыхания устриц уменьшается в среднем на 22,5%.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1981. — 248 с.
- Золотницкий А.П., Орленко А.Н., Крючков В.Г., Н.А. Сытник. К вопросу организации крупномасштабного культивирования устриц в озере Донузлав. — Труды ЮгНИРО, 2008. — т. 46. — 48 с.
- Крактица Т.Ф. Биология черноморской устрицы в связи с вопросами ее воспроизводства. — Биологические основы морской аквакультуры, 1976. — в. 2–79 с.
- Крактица Т.Ф. Сокращение ареала и уменьшение численности устриц в Егорлыцком заливе. — Моллюски. Основные результаты их изучения. — Л.: Наука, 1979. — 112 с.
- Монин В.Л. Биологические основы разведения черноморской устрицы *Ostrea edulis* L. — Автореф. дисс. . . канд. биол. наук. — Севастополь, 1990. — 24 с.
- Переладов М.В. Современное состояние популяции черноморской устрицы. — Труды ВНИРО, 2005. — т. 144. — 254 с.
- Пиркова А.В., Ладыгина Л.В., В.И. Холодов. Воспроизводство черноморской устрицы *Ostrea edulis* L. как исчезающего вида. — Рыбное хозяйство Украины, 2002. — №. 3–4. — 8 с.
- Сытник Н.А. Функциональная экология плоской устрицы *Ostrea edulis* L.: автореф. дисс. автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук: спец. 03.02.08 «Экология». — Краснодар, 2015.
- Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных / Г.Г. Винберг // Усп. совр. биол. — 1966. — № 6. — С. 274–293.
- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. / А.Ф. Алимов — Л.: Наука, 1981. — 248 с.
- Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных / И.В. Ивлева — К: Наукова думка, 1981. — 232 с.
- Эффективность роста гидробионтов / [Ред. Г.Г. Винберг]. — Гомель: 1986. — С. 20–62.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: приспособление и среда / К. Шмидт-Ниельсен. — М.: Мир, 1982. — 800 с.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов / А.Ф. Карпевич — М.: Пищевая промышленность, 1975. — 405 с.
- Hutchison S. Quantification of the physiological responses of the European flat oyster *Ostrea edulis* L. to temperature and salinity/ Hutchison S., L.E. Hawkins // J. Moll. Stud. — 1992. — vol. 58. — P. 215–226.
- Buxton C.D. Response surface analysis of the combined effects of exposure and acclimation temperatures on filtration, oxygen consumption and scope for growth in the oyster *Ostrea edulis* / C.D. Buxton, B.C. Newell, J.G. Field // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1981. — V. 6. — P. 73–82.
- Hemmingsen A.M. The relation of standart (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms / A.M. Hemmingsen// Rep. Stenool. memor. Hospital, Copench., 1960. — Vol. 4. — P. 7–58.
- Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов / Заика В.Е. — К.: Наукова думка, 1983. — 206 с.
- Заика В.Е. Балансовая теория роста животных / В.Е. Заика — Киев: Наукова думка, 1985. — 191 с.
- Winter E.J. A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves / E.J. Winter // Haliotis — 1976. — vol. 7. — P. 71–87.
- Beiras R. Short-term and long-term alterations in the energy budget of young oyster *Ostrea edulis* L. in response to temperature change/ R. Beiras // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1995. — vol. 186, № 2. — P. 221–236.
- Dame R.F. Energy flow in an intertidal oyster population / R.F. Dame — Est. Coastal Mar. Sci. — 1976. — Vol. 4. — P. 243–253.

23. Newell R.C. The influence of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates / R.C. Newell, G.M. Branch // *Adv. mar. Biol.* — 1980. — Vol. 17. — P. 329–396
24. Rodhouse P.G. A note on the energy budget for an oyster population in a temperate estuary / P.G. Rodhouse // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* — 1979. — Vol. 37. — P. 205–212.
25. Lucas A. Bioenergetics of aquatic animals / A. Lucas — Taylor & Francis, 1996—169 p.
26. Kennedy R.J. a survey of the current status of the flat oyster *Ostrea edulis* in strange ford laugh, northern ireland, with a view to the restoration of its oyster beds/ R.J. Kennedy, D. Roberts // *biol. envir.: proc. royal irish academy.* — 1999. — vol. 99, № . 2. — P. 79–88.
27. Korringa P. Relations between the moon and periodicity in breeding throughout the geographical ranges of *Ostrea edulis*. / P. Korringa // *Ann. Bio.* — 1947. — vol. 33. — p. 1–17.
28. Roedstroem P.R.M. Survival and feeding activity of oyster spat (*Ostrea edulis* L.) as a function of temperature and salinity with implications for culture policies on the Swedish west coast / P. R.M. Roedstroem, P. R Jonsson // *J. Shellfish. Res.* — 2000. — vol. 19, № 2. — P. 799–808.
29. Bayne B.L. Physiological energetics of marine mollusks. *The Mollusca* / [B.L. Bayne, R.C. Newell // In: Wilburg, K.M., Saleuddin, A.S.M. (Eds.).] — Acad. Press-London, 1983. — Vol. 4. — P. 407–415.
30. Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии. // *Журн. общ. биол.* — Т. № 1. — 1983. — С. 31–42.
31. Newell K.C. Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in *Ostrea edulis* / K.C. Newell, L.G. Johnson L.H. Kofoed // *Ecologia (Berl.)*. — 1981. — vol. 7, № 30. — P. 97–110.
32. Haure J. Influence of temperature on clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis*: determination of allometric coefficients / J. Haure, C. Penisson, S. Bougrier, J.P. Baud // *Aquaculture.* — 1998 — V 169 — P. 211–224.
33. Davis H.C. Survival and growth of larvae of the European oyster, *Ostrea edulis*, at lowered salinities/ H.C. Davis, A.D. Ansell // *Biol. Bull.* — 1962. — Vol. 122. — P. 33–39.
34. Loosanoff V.L. Rearing of bivalve molluscs. *Advances in Marine Biology*/ V.L. Loosanoff, H.C. Davis [In: Russell, F.S. (Eds.)] // Academic Press, London. — 1963. — Vol. 1. — P. 1–136.

© Сытник Наталья Александровна (amtek-kerch@mail.ru).

Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»



г. Керчь