

УДК 594.121:591.134 262

Н. А. Сытник¹, А. П. Золотницкий²

О СООТНОШЕНИИ ПРОЦЕССОВ ФИЛЬТРАЦИИ И ДЫХАНИЯ У ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ (*OSTREA EDULIS*) ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ВОДЫ

Исследована скорость фильтрации и дыхания у плоской устрицы в зависимости от температуры воды. Определены параметры степенных уравнений, связывающих зависимость исследованных функций от массы тела в интервале температуры воды 10—23°C. Значения удельной скорости фильтрации варьировали от 0,88 до 2,37 л/ч·г, коэффициента регрессии — 0,435—0,513, соответствующие показатели дыхания были равны 0,291—0,725 мг O₂/ч·экз. и 0,688—0,773. Показано, что соотношение *F/R* (индекс фильтрационной активности) при разной температуре воды меняется в незначительных пределах — от 4,41 до 4,82 л/мл O₂. Сравнительно устойчивое соотношение интенсивности фильтрации и дыхания в ходе естественного сезонного ритма свидетельствует о компенсаторном изменении интенсивности фильтрации и метаболизма в условиях меняющейся температуры.

Ключевые слова: плоская устрица, фильтрация, дыхание, адаптация, индекс фильтрационной активности.

Плоская (европейская) устрица является одним из наиболее ценных представителей малакофауны Черного моря [4]. Однако во второй половине 20-го века вследствие зарегулирования стока рек, загрязнения прибрежной зоны моря, евтрофикации и возникшего на их фоне грибкового заболевания численность и ареал этого вида резко сократились [3, 5—7].

Исследований, посвященных изучению наиболее важных функций плоской устрицы в Черном море и влияния на них различных экологических факторов, сравнительно немного [2, 4—7]. Между тем, они необходимы для проведения работ по расширенному воспроизводству устриц, поскольку выяснение адаптивных свойств исследуемых моллюсков, их толерантности и резистентности к различным факторам среды позволяет определить зоны преферендума и критические периоды онтогенеза. При эколого-физиологических исследованиях большое значение имеет количественная оценка процессов фильтрации и потребления кислорода. В частности, фильтрационная активность является одним из важнейших параметров, характеризующих скорость потребления пищи в определенный период жизни, а по интенсивности дыхания можно определить уровень метаболических процессов в организме [1, 8, 9].

© Н. А. Сытник, А. П. Золотницкий, 2014

Во многих публикациях, анализирующих изменения физиологических функций моллюсков, процессы дыхания, питания, роста и другие часто рассматривают как независимые переменные, которые подчиняются своим количественным закономерностям. Между тем, эти функции регулируются и интегрируются на уровне целого организма. По моллюскам Черного моря такие данные практически отсутствуют.

Целью настоящей работы было исследование количественных взаимоотношений между процессами фильтрационного питания и дыхания плоской устрицы при различной температуре воды.

Материал и методика исследований. Материалом для исследований являлись особи высотой 11—82 мм и живой массой 0,35—63,0 г, собранные в западной части Крыма (лиман Донузлав Черного моря) в 2004—2005 гг. Опыты проводили при температуре и солености, соответствующих естественной среде обитания (10—23°C и 17,1—17,9‰).

Скорость фильтрации устриц устанавливали в сосудах с профильтрованной морской водой объемом 1—12 л (в отдельных случаях до 15 л) в зависимости от размера и количества особей в опыте. В качестве корма использовали диатомовую микроводоросль *Skeletonema* sp. со средним объемом клетки 1200 мкм³. Фильтрационную активность моллюсков определяли непрямой методом по разнице концентрации корма в начале и конце опыта. Скорость фильтрации (F) устриц определяли по формуле Голда [1, 6]

$$F = \frac{\ln K_0 - \ln K_t}{n \cdot t},$$

где F — скорость фильтрации, л/ч·экз.; K_0 и K_t — соответственно начальная и конечная концентрация водорослей, мг/л; V — объем сосуда, л; n — количество моллюсков в опыте; t — продолжительность опыта, ч. Численность клеток подсчитывали в камере Фукса — Розенталя. При расчете учитывали изменение концентрации фитопланктона в контрольных сосудах (без животных) за тот же отрезок времени. Продолжительность опытов составляла 3—4 часа.

Скорость потребления кислорода (СПК) моллюсками устанавливали методом замкнутых сосудов. Исходное и конечное содержание кислорода определяли йодометрическим методом Винклера [1, 2]. Количество потребленного кислорода (R , мл O_2 /ч·экз.) рассчитывали по формуле

$$R = \frac{O_1 - O_2}{n \cdot t} \cdot V,$$

где O_1 и O_2 — соответственно исходное и конечное содержание кислорода в опытном респирометре; V — объем респирометра, л; n — количество животных в опыте; t — продолжительность опыта, ч. При определении скорости дыхания учитывали изменение концентрации кислорода в контрольных сосудах (без моллюсков) за время опыта.

После завершения опыта моллюсков подвергали биологическому анализу (определяли длину животного, общую (живую) массу, сырую и сухую массу мягких тканей, пол, стадию зрелости). Расчеты интенсивности фильтрации и дыхания проводился на сухую массу мягких тканей. Значение температурного коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) определяли по формуле

$$Q_{10} = \left(\frac{V_2}{V_1} \right)^{10/(t_2 - t_1)}$$

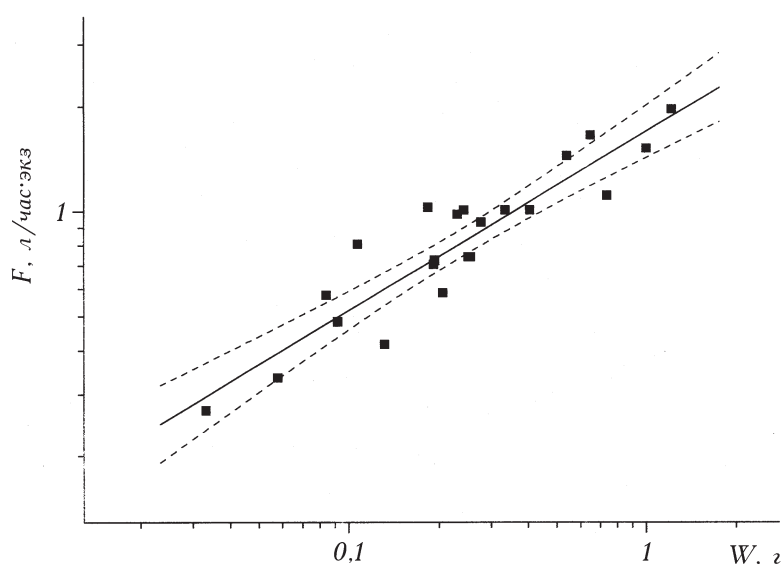
где V_1 и V_2 — скорость физиологических реакций при температуре t_1 и t_2 . Экспериментальные данные обрабатывали статистически по общепринятым методам с помощью компьютерной статистической программы Statistica и электронных таблиц Excel.

Результаты исследований и их обсуждение

Изучение скорости фильтрации устриц в зависимости от массы тела показало, что, как и у других двусторчатых моллюсков [10, 12, 16, 19, 21], эти показатели тесно связаны между собой и хорошо описываются степенной функцией $F = F_1 \cdot W^k$, где F — скорость фильтрации, л/ч·экз., W — сухая масса тела, г; F_1 и m — коэффициенты (рис. 1).

Параметры уравнения, выражающего зависимость между скоростью фильтрации (F) и сухой массой тела (W) устриц приведены в таблице 1.

Полученные данные по скорости фильтрации устриц достаточно близки к приведенным в литературе для этого вида [11, 18, 22]. Так, показано [20],



1. Зависимость скорости фильтрации (F , л/ч·экз.) от сухой массы тела (W , г) устриц; $T = 16^\circ\text{C}$; $S = 17,6\%$ (штриховые линии — 95%-ный доверительный интервал).

1. Параметры уравнения связи между скоростью фильтрации (F , л/ч·экз.) и сухой массой тела (W , г) устриц*

Периоды исследований, температура	n	W	F_1	S_f	k	s_k	r
Ноябрь, 10°C	19	0,022—1,02	0,88	0,059	0,435	0,044	0,883
Май, 16°C	23	0,033—1,23	1,69	0,203	0,512	0,049	0,918
Июль, 23°C	23	0,024—1,08	2,37	0,268	0,487	0,074	0,891

Примечание. n — количество особей в опыте; W — предельные значения сухой массы моллюсков; s_f — стандартная ошибка F_1 ; s_k — стандартная ошибка k ; r — коэффициент корреляции.

что при 12°C зависимость скорости фильтрации (F) от сухой массы тела описывается уравнением $F = 1,594W^{0,63}$. Скорость фильтрации плоской устрицы при температуре 10—30°C колебалась в пределах 0,422—3,188 л/ч·экз. [14].

Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела в разные сезоны года также хорошо описывается аналогичным степенным уравнением $R = R_1 \cdot W^m$, где R — скорость потребления кислорода, мл O_2 /ч·экз.; W — сухая масса тела, г; R_1 и m — коэффициенты. Согласно литературным данным [18], скорость потребления кислорода в зависимости от сухой массы тела при 20°C описывалась уравнением $R = 0,658 \cdot W^{0,658}$. Параметры уравнения, выражающего зависимость между скоростью потребления кислорода и сухой массой тела, приведены в таблице 2.

Из приведенных данных видно, что наиболее низкая интенсивность дыхания моллюсков (коэффициент R_1) зарегистрирована при 10°C, с повышением температуры воды она возрастала. Согласно литературным данным [14], скорость дыхания у плоской устрицы в интервале 10—25°C варьирует от 0,281 до 1,072 мг O_2 /ч·экз.

Опыты по влиянию температуры на скорость фильтрации и потребления O_2 в лимане Донузлав Черного моря проводились при различной температуре, что и обусловило разные значения коэффициентов пропорциональности и регрессии полученных уравнений. Однако известно, что сравнение интенсивности физиологических функций возможно лишь при равенстве констант регрессии или по величине R/W у животных одинаковой массы. Обычно для этого используется следующее уравнение [9, 12, 18]:

$$R_{st} = \left[\frac{W_{st}}{W_e} \right]^n \cdot R_e,$$

где R_{st} и R_e — соответственно стандартизированное и экспериментальное значение интенсивности дыхания; W_{st} и W_e — стандартизированное и экспериментальное значение массы тела; n — коэффициент регрессии, связывающий скорость биологического процесса (F или R) с массой тела при данной температуре воды.

2. Параметры уравнения связи между скоростью потребления кислорода (R , мл O_2 /ч·экз) и сухой массой тела (W) плоской устрицы

Периоды исследований, температура	n	W	R_1	s_r	m	s_m	r
Ноябрь, 10°C	19	0,018—1,13	0,291	0,031	0,773	0,078	0,927
Май, 16°C	21	0,023—1,39	0,491	0,072	0,688	0,083	0,895
Июль, 23°C	20	0,040—1,28	0,725	0,067	0,737	0,100	0,850

Примечание. n — количество особей в опыте; W — предельные значения сухой массы моллюсков; s_r — стандартная ошибка R_1 ; s_m — стандартная ошибка m ; r — коэффициент корреляции.

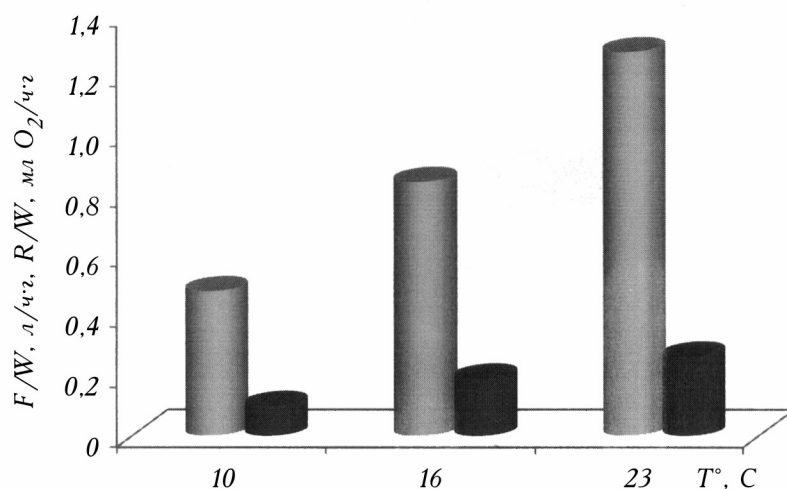
На основании этого уравнения в каждой экспериментальной группе были рассчитаны средние геометрические значения интенсивности фильтрации и дыхания. В разных рядах они варьировали в пределах 0,227—0,292 г, на основании чего было принято среднее значение 0,255 г. После преобразования исходных данных были рассчитаны значения $F_{(0,255 г)}$ и $R_{(0,255 г)}$ для каждой изученной группы животных. Поскольку температура в опытах по фильтрации и дыханию несколько различалась, мы провели нормировку, т. е. привели температуру, при которой изучалась скорость фильтрации к аналогичной температуре по дыханию моллюсков. Связь скорости дыхания с температурой (T , °C) у устриц лимана Донузлав Черного моря можно описать экспоненциальной функцией

$$R = 0,0425 \cdot e^{0,081 \cdot T}, r = 0,992.$$

На основании данных по дыханию был произведен пересчет значений интенсивности фильтрации при температуре 10, 16 и 23°C (см. табл. 1). Было обнаружено, что с возрастанием температуры воды значения F и R устойчиво увеличивались. Так, в интервале 10—16°C значение температурного коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) для интенсивности фильтрации составляло 2,57, тогда как в интервале 16—23°C оно уменьшилось до 1,75.

Сходная картина наблюдалась и в отношении интенсивности дыхания. В интервале 10—16°C значение Q_{10} составляло 2,82, а в интервале 16—23°C оно снизилось до 1,72. Исходя из полученных данных нами рассчитано отношение между средними значениями F/W и R/W . Установлено, что в указанном интервале температур значения F/R были достаточно близкими — 4,41—4,82 л/мл O_2 (рис. 2).

Полученные материалы достаточно хорошо согласуются с результатами других исследователей. В частности, показано, что у молодежи плоской устрицы при температуре, близкой к оптимуму жизнедеятельности, отношение F/R равно 3,85 [18]. У устриц *Pinctada fucata* этот показатель варьирует в пределах 4,0—4,8 [17], а у мидий *Mytilus californianus* и *Perna perna* составляет около четырех [13, 19]. Вместе с тем установлены и более высокие значения коэффициента фильтрации, например, у кардиума *Cardium edule* отношение F/R колеблется между 5 и 10 [21], а у жемчужницы *Pinctada maxima* оно может достигать 10—12 [23].



2. Отношение между стандартизованной интенсивностью фильтрации (F/W , л/ч·г) (1) и дыхания (R/W , мл O₂/ч·г) (2) у плоской устрицы при различной температуре воды.

В связи с полученными данными представляет интерес остановиться на количественной зависимости исследованных физиологических процессов от температуры воды. В настоящее время по этому вопросу существуют две основные точки зрения. Большинство исследователей считает, что водные пойкилотермные животные способны регулировать скорость обмена веществ, повышая ее при адаптации к низкой температуре и снижая при высокой, тем самым компенсируя воздействие неблагоприятных факторов среды [8, 9, 11, 17, 18, 23]. Температурная независимость скорости обмена рассматривается как законченная компенсация или метаболический гомеостаз, развивающийся у животных при постоянном воздействии на них часто меняющихся температур. Такая способность является полезной адаптацией и дает возможность сокращать энергетические расходы в период, когда нормальное потребление пищи становится чрезвычайно сложным.

Другие авторы полагают, что скорость физиологических процессов у гидробионтов устанавливается непосредственно под воздействием температуры воды и ее изменения достаточно строго подчиняются закономерностям Вант-Гоффа и Аррениуса [3, 13, 15, 16]. Отклонения от них обусловлены методологическими и методическими погрешностями при подготовке животных для экспериментов и условиями проведения опытов.

Полученные нами данные больше соответствуют первой точке зрения. Сравнительно устойчивое отношение интенсивности дыхания и фильтрации (4,41—4,82) устриц в пределах биокинетической зоны (10—23°C), зарегистрированное в течение естественного сезонного ритма изменений температуры воды, свидетельствует в пользу концепции метаболического гомеостаза. Вероятно, моллюски могут адаптироваться к температурному режиму таким образом, что физиологические процессы (питание и дыхание), могут поддерживаться сравнительно независимо от температуры, что расши-

ряет возможности для выживания и воспроизводства этого вида при изменении условий среды.

Заклучение

Таким образом, с возрастанием температуры воды интенсивность фильтрации и дыхания у плоской устрицы устойчиво возрастает, достигая максимума при 23°C. Соотношение между средней интенсивностью фильтрации и дыхания моллюсков (индекс фильтрационной активности F/R) при изменении температуры воды от 10 до 23°C меняется в незначительных пределах и составляет 4,41—4,82.

Сравнительно устойчивое значение индекса фильтрационной активности у плоской устрицы при разной температуре воды свидетельствует о компенсаторном изменении питания и дыхания в ходе естественного сезонного изменения температуры воды.

**

Досліджено взаємозв'язок інтенсивності фільтрації і дихання у плоскої устриці при зміні температури води в межах 10—23°C. Показано, що у зазначеному інтервалі співвідношення F/R (індекс фільтраційної активності) змінюється в незначних межах — від 4,41 до 4,82. Порівняно стійке значення цього індекса у ході природного сезонного ритму свідчить про компенсаторну зміну метаболізму (метаболічного гомеостазу) в умовах мінливої температури води.

**

The interrelation of the filtering and breathing intensity in the flat oyster over the water temperature interval 10—23°C was studied. It was shown that ratio F/R (filter activity index) varied insignificantly — 4,41 to 4,82. Relatively constant proportion of filtering and breathing intensity over natural seasonal rhythm indicated compensatory changes in metabolism (metabolic homeostasis) under unstable water temperatures.

**

1. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1981. — 248 с.
2. Золотницкий А.П., Сытник Н.А. Интенсивность дыхания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) // Рыб. хоз-во Украины. — 2007. — № 5. — С. 20—24.
3. Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев: Наук. думка, 1981. — 232 с.
4. Кракатица Т.Ф. Биология черноморской устрицы *Ostrea edulis* в связи с вопросами ее воспроизводства // Биол. основы мор. аквакультуры. — 1976. — Вып. 2. — 79 с.
5. Перелагов М.В. Современное состояние популяции черноморской устрицы // Тр. ВНИРО. — 2005. — Т. 144. — С. 253—274.
6. Сытник Н.А. О некоторых экологических закономерностях фильтрационного питания устрицы (*Ostrea edulis* L.) // Учен. зап. ТНУ. Сер. Биология, Химия. — 2010. — Т. 19. — С. 143—153.
7. Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Выращивание мидий и устриц в Черном море. — Севастополь, 2010. — 424 с.

8. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. — М.: Мир, 1988. — 568 с.
9. Bayne B.L., Newell R.C. Physiological energetics of marine mollusks // The Mollusca / Ed. by K.M.Wilburg, A.S.M. Saleuddin. — London: Acad. press, 1983. — Vol. 4. — P. 407—515.
10. Bayne B.L. Comparisons of measurements of clearance rates in bivalve mollusks // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2004. — Vol. 276. — P. 305—326
11. Buxton, C.D., Newell R.C., Field J.G. 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* // Ibid. — 1981. — Vol. 6. — P. 73—82.
12. Enríquez-Ocaña L. F., Nieves-Soto M., Piña-Valdez P. et al. Evaluation of the combined effect of temperature and salinity on the filtration, clearance rate and assimilation efficiency of the mangrove oyster *Crassostrea corteziensis* (Hertlein, 1951) // Arch. Biol. Sci. (Belgrade). — 2012. — Vol. 64, N 2. — P. 479—488.
13. Gosling E. Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture. — Oxford: Fish. News Books, 2003. — 443 p.
14. Haure J., Penisson C., Bougrier J.P. Influence of temperature on clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis*: determination of allometric coefficients // Aquaculture. — 1998. — Vol. 169. — P. 211—224.
15. Jorgensen C.B. Biology of suspension feeding. — Oxford: Pergamon press, 1966. — 357 p.
16. Jorgensen C.B. Bivalve filter feeding revisited // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1996. — Vol. 142. — P. 287—302.
17. Mondal S.K. Effect temperature and body size of food utilization in the marine pearl oyster *Pinctada fucata* (Bivalve: Pteridae) // Ind. J. Mar. Sci. — 2006. — Vol. 35, N 1. — P. 43—49.
18. Newell R.C., Johoson L.G., Kofoed L.H. Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in *Ostrea edulis* // Oecologia. — 1977. — Vol. 30. — P. 97—110.
19. Resgalla J.R., Brasil C.L., Salomão E.S. Physiological rates in different classes of sizes of *Perna perna* (Linnaeus, 1758) submitted to experimental laboratory conditions // Braz. J. Biol. — 2006. — Vol. 66, N 1B. — P. 325—336.
20. Shumway S.E., Cucci T.L. Newell K.C., Yentsch C.M. Particle selection, in-ception and absorption filter-feeding bivalves // J. Exp. Mar. Biol. — 1985. — Vol. 91, N 5. — P. 77—92.
21. Vahl O. Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L.) (Bivalvia) // Ophelia. — 1973. — Vol. 10. — P. 109—118.
22. Wilson J.H. Retention efficiency and pumping rate of *Ostrea edulis* in suspensions of *Isochrysis galbana* // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1983. — Vol. 12. — P. 51—58.
23. Yukihiro H., Lucas S., Klumpp D.V. Comparative effects of temperature on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima* // Ibid. — 2000. — Vol. 195. — P. 179—188.

¹ Южный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии, Керчь

² Керченский государственный морской
технологический университет