

## ДЫХАНИЕ БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Л. А. Сухотин

Изучали скорость дыхания беломорских мидии *Mytilus edulis* L. в условиях культивирования. Найдены зависимости скорости дыхания мидий от массы тела в разные сезоны года при разных акклимационных температурах. Коэффициенты  $Q^{10}$  скорости дыхания мидий находятся в пределах 1,96–2,40 в диапазоне температур 2–15°С. Скорость дыхания культивируемых мидий выше скорости дыхания мидий с литорали.

В настоящее время на Белом море (Кандалакшский залив) осуществляется комплекс работ по культивированию мидии съедобной *Mytilus edulis* L. В 1983 г. заложено первое опытно-промышленное мидиевое хозяйство, основной целью которого была отработка экспериментальной биотехнологии в промышленных условиях.

Для правильной организации мидиевого хозяйства необходимы данные по потреблению кислорода мидиями в конкретном биотопе. В совокупности с материалами по росту и динамике численности они позволяют оценить такие важные характеристики поселения мидий, как энергетические траты на обмен, поток энергии через поселение, рацион и др. Имеется обширная литература, характеризующая потребление мидиями кислорода в разных акваториях и в зависимости от влияния факторов окружающей среды (Солдатова, Эпштейн, 1981; Vahl, 1973; Bayne, Thompson, Widdows, 1976; Famme, 1980; Hamburger et al., 1983), однако сведения о дыхании мидий из Белого моря скудны, а дыхание мидий в условиях подвешного культивирования вообще не освещено.

Цель настоящей работы — изучение особенностей потребления кислорода мидиями, живущими на искусственных субстратах в Белом море (определение сезонных закономерностей дыхания мидий, а также сравнение скорости дыхания культивируемых и литоральных моллюсков).

Исследования были выполнены на Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР (губа Чупа, Кандалакшский залив) в 1983–1987 гг. Для экспериментов по определению скорости потребления кислорода (СПК) брали мидий с искусственных субстратов, размещенных на плотках-носителях в проливе Кривозерской бухты и из естественного поселения с нижнего горизонта литорали (пролив Подпахта). Масса культивируемых мидий (с раковинной и мантийной жидкостью) находилась в пределах 0,013–33,00 г, литоральных мидий — 0,013–5,50 г. Опыты проводили в разные сезоны года при разных температурах (табл. 1). Животных помещали в аквариумы и переносили в изотермические камеры. Часть моллюсков акклимировали к постоянной по все сезоны температуре (+10°С), других содержали при той же температуре, которая наблюдалась в море в данное время. Воду в аквариумах аэрировали и ежедневно меняли. Во время акклимации и экспериментов мидиям не давали специального корма, но пища поступала с регулярно сменяемой водой, о чем свидетельствует постоянное образование фекалий.

Все измерения скорости потребления кислорода проведены по методу замкнутых сосудов (Веселов, 1959), а количественное определение растворенного в воде кислоро-

Таблица 1

Температурные условия опытов по изучению скорости дыхания мидий

Местообитание мидий	Дата проведения опыта	Температура воды в опыте, °С	Температура воды в море, °С	Срок акклимации, сут
Искусственные субстраты	15 февраля	-0,1	-1,0	1
	17 февраля	+ 10	-1,0	22
	15 апреля	+ 10	-0,5	21
	17 апреля	+ 2	-0,5	21
	26 мая	+ 10	+ 0,2	24
	18 июля	+ 10	+ 14,0	14
	21 июля	+ 15	+ 15,0	1
	3 августа	+ 10	+ 15,0	24
	15 октября	+ 5	+ 5,0	1
	17 октября	+ 10	+ 5,0	18
	18 ноября	+ 10	+ 1,5	20
Литораль	24 апреля	+ 2	0,0	18
	24 июля	+ 10	+ 15,0	14
	30 июля	+ 15	+ 15,0	1

да — объемным методом Винклера. В респираторные сосуды объемом 60—500 мл помещали 1—10 мидий. Групповой эффект не влияет на скорость дыхания *M. edulis* (Солдатова, Эпштейн, 1981). К концу опытов содержание  $O_2$  в воде респираторных сосудов уменьшалось не более чем на 20% от исходного. «Эффект сосуда» устраняли путем предварительного выдерживания мидий в респираторных сосудах (не менее одного часа). Перед опытом воду меняли. Зависимость СПК от массы мидий аппроксимировали уравнением вида

$$R = aW^b,$$

где  $R$ —СПК,  $mgO_2/экз \cdot ч$ ;  $W$ —сырая масса (с раковиной и мантийной жидкостью), г;  $a$  и  $b$  — константы. Определение параметров, а также сравнение и объединение уравнений производили методами регрессионного анализа (Урбах, 1964; Умнов, 1976).

Коэффициент  $b$  в уравнениях типа (1) получен для *M. edulis* из разных акваторий (табл. 2). Его величина колеблется в широких пределах и не зависит от сезона года. Однако для культивируемых беломорских мидий значение коэффициента  $b$  в зимне-весенний период достоверно выше, чем в летне-осенний (табл. 3, 4). Коэффициент  $a$  в уравнениях зависимости СПК от массы — более лабильная величина, чем  $b$ , и зависит от выбранной единицы массы, условий среды и эксперимента.

Таблица 2

Показатель степени в уравнениях  $R = aW^b$  для *M. edulis* из разных акваторий

Местообитание мидий	$b$	Источник
Атлантическое побережье США (штат Массачусеттс)	0,70—0,93	Krüger, 1961
Датские проливы	0,595	Read, 1962
Пролив Ла Манш	0,75	Vahl, 1973
Датские проливы	0,28—0,84	Bayne et al., 1978
	0,87	Famme, 1980
	0,739	Солдатова, Эпштейн, 1981
Тихоокеанское побережье Канады	0,787	Bernard, 1983
Датские проливы	0,663	Hamburger et al., 1983
Балтийское море	0,59	Зотин и др., 1987
Белое море	0,664—0,998	Наши данные

Для характеристики температурной зависимости скоростей биологических процессов широко используется (Винберг, 1983) коэффициент Вант-Гоффа ( $Q^{10}$ ) который показывает, во сколько раз увеличивается

Т а б л и ц а 3

Параметры уравнений  $(\text{мгO}_2/\text{экз}\cdot\text{ч}) = aW^b$  (г)  
для культивируемых мидий при температуре 4-10° С

Дата проведения опыта	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>m<sup>b</sup></i>	<i>a</i>	<i>a'</i>	<i>m<sup>a</sup></i>	<i>r</i>
17 февраля	51	0,914	0,0225	0,037	0,037	0,0018	0,985
15 апреля	60	0,913	0,0209	0,040	0,040	0,0017	0,985
26 мая	39	0,960	0,0246	0,031	0,032	0,0015	0,988
18 июля	43	0,754	0,0247	0,062	0,064	0,0032	0,979
3 августа	72	0,761	0,0208	0,048	0,050	0,0018	0,975
17 октября	61	0,664	0,0227	0,045	0,042	0,0021	0,967
18 ноября	53	0,734	0,0173	0,037	0,037	0,0013	0,986

*n* — число мидий, использованных в опыте; *m<sup>a</sup>* и *m<sup>b</sup>* — стандартные ошибки *a* и *b* соответственно; *r* — коэффициент корреляции; *a'* — коэффициент *a*, пересчитанный относительно *b* = 0,924 (февраль, апрель, май) и *b* = 0,733 (июль, август, октябрь, ноябрь).

Т а б л и ц а 4

Параметры уравнений  $R (\text{мгO}_2/\text{экз}\cdot\text{ч}) = aW^b$  (г)  
для культивируемых и литоральных мидий при естественной температуре

Местообитание мидий	Дата проведения опыта	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>m<sup>b</sup></i>	<i>a</i>	<i>m<sup>a</sup></i>	<i>r</i>
Искусственные субстраты	15 февраля	54	0,934	0,0198	0,009	0,0004	0,988
	17 апреля	57	0,998	0,0267	0,021	0,0011	0,981
	21 июля	58	0,701	0,0258	0,104	0,0045	0,964
	15 октября	45	0,871	0,0296	0,021	0,0012	0,976
Литораль	24 апреля	36	0,751	0,1087	0,010	0,0013	0,764
	24 июля	41	0,865	0,0595	0,037	0,0024	0,919
	30 июля	24	0,725	0,0224	0,056	0,0019	0,990

Примечание: *n* — число мидий, использованных в опыте; *m<sup>a</sup>* и *m<sup>b</sup>* — стандартные ошибки *a* и *b* соответственно; *r* — коэффициент корреляции.

Т а б л и ц а 5

Коэффициенты  $Q^{10}$  скорости потребления кислорода беломорскими мидиями в условиях культивирования

Месяц	Диапазон температур, °С	$Q^{10}$
Февраль	-0,1 — +10	3,87
Апрель	+2 — +10	2,02
Июль	+10 — +15	2,40
Октябрь	+5 — +10	1,96

скорость реакции при возрастании температуры на 10°. Для большинства гидробионтов, не находящихся в состоянии активного движения, в толерантном диапазоне температур он составляет 2,0—2,5 (Ивлева, 1981). Полученные нами значения коэффициента  $Q^{10}$  СПК беломорских мидий с искусственных субстратов представлены в табл. 5, откуда видно, что зимой (февраль) при температурах -0,1—10°С  $Q^{10}$  имеет высокое значение — 3,87. Очевидно, что отрицательные температуры выходят за пределы толерантного диапазона для беломорских мидий. Можно предположить, что при отрицательных и близких к нулю температурах существуют иные закономерности изменения СПК мидий. Величины  $Q^{10}$ , полученные при более высоких температурах (табл. 5) сходны с известными из литературы, например — 2,36 (3—20°С) для мидий из Северного моря (Vooys, 1976).

Литературные данные свидетельствуют о том, что сезонные изменения СПК мидий (и других моллюсков) определяются не только температурой среды, но и, в значительной степени, ходом полового цикла. Максимальная СПК наблюдается весной или летом, минимальная — либо летом после размножения (Bruce, 1926; Krüger, 1961), либо осенью и зимой (Vooy, 1976; Widdows, 1978; Bayne, Widdows, Newell, 1978). В Северном море СПК *M. edulis* весной выше, чем осенью при тех же температурах (Vooy, 1976). По данным Б. Л. Бэйна и соавторов (Bayne et al., 1978), при одной и той же температуре среды (+12°) СПК мидий в октябре в два раза ниже, чем в мае. У *M. galloprovincialis* в Черном море наблюдается сходная зависимость СПК от состояния зрелости гонад. Так, в Карадагской бухте отмечено три максимума СПК мидий в течение года — весенний (март) и осенний (сентябрь), соответствующие двум пикам размножения, а также летний (июнь), обусловленный прогревом воды (Слатина, 1986). В Керченском проливе и Севастопольской бухте максимальная СПК мидий наблюдается весной при 14–15°C. В дальнейшем, по мере прогревания воды, СПК снижается (Брайко, Дерешкевич, 1978; Тимофеев, 1986). Аналогичные данные известны относительно *Chlamys islandica* (Vahl, 1978), *Littorina littorea* (Newell, Roy, 1973) и других гидробионтов. Однако существуют и противоположные мнения. Например, Р. Дж. Томпсон (Thompson, 1984) нашел, что СПК мидий из района Ньюфаундленда не коррелирует с ходом полового цикла, а зависит от температуры и количества сестона в воде.

В наших экспериментах для нивелировки температурного фактора мидии с искусственных субстратов, взятые в разные сезоны, акклиматизировались к +10°. Линии регрессий, описывающих зависимость СПК от массы мидий в феврале, апреле и мае, достоверно не различаются между собой ( $p > 0,95$ ) (см. табл. 3). Усредненное уравнение имеет вид  $R = 0,036W^{0,924}$ . В уравнениях, соответствующих июлю, августу, октябрю и ноябрю, показатели степени имели также недостоверные различия, поэтому уравнения были приведены к усредненному  $b = 0,733$ . В октябре и ноябре не различаются и коэффициенты  $a$  соответствующих уравнений (см. табл. 3, рис. 1). Из табл. 3 и 4 и рис. 1 можно видеть, что коэффициент  $b$  регрессионных уравнений для зимних и весенних месяцев выше, чем летом и осенью, что, возможно, связано с ранними этапами подготовки к нересту. Однако в работах других авторов (Krüger, 1961; Bayne et al., 1978) не отмечено закономерного увеличения коэффициента  $b$  в период повышенной репродуктивной активности.

СПК у мидий с искусственных субстратов достоверно выше, чем у литоральных моллюсков, независимо от сезона и температуры (табл. 4, рис. 2). По данным И. Н. Солдатовой и Т. А. Лукашевой (1982), ряд моллюсков-обрастателей из Японского моря (в том числе *Mytilus edulis*), живущих в толще воды, имеют более высокие СПК, чем эти же виды, живущие на дне. Показано, что мидии в пелагиали имеют большие темпы роста, рацион, более раннее созревание, чем в бентали (Солдатова, Лукашева, 1982; Солдатова и др., 1985; Кулаковский, Сухотин, 1986). Авторы предполагают, что вследствие лучшей обеспеченности пищей (обтекание большим количеством воды) все процессы жизнедеятельности, а следовательно, и расход энергии на метаболизм у моллюсков в толще воды имеют более высокий уровень.

Существуют и противоположные наблюдения. Так, найдены различия в СПК черноморскими *M. galloprovincialis* двух фенотипических групп (Сагайдачный, Лучина, 1986). Мидии с раковиной светлого-коричневого цвета (обитатели мягких грунтов) имели более высокую СПК, чем мидии с черной раковиной (живущие на твердых субстратах). Черные мидии чаще оказываются в толще воды (скалы, сваи и т. п.), луч-

ше обеспечены кислородом и вследствие этого имеют более низкий уровень СПК. В Кандалакшском заливе Белого моря обеспеченность кислородом не может служить фактором, ограничивающим СПК мидий, так как в течение всего года его содержание составляет около 100% нормального насыщения (Кузнецов, 1960). Увеличение СПК, скорости питания и других процессов, которые наблюдаются у моллюсков в толще воды по сравнению с обитающими на грунте, возможно, связано с меньшим относительным содержанием мягких тканей и утяжелением раковины у бентосных форм.

Таким образом, определены коэффициенты  $Q^{10}$  СПК беломорских мидий с искусственных субстратов в разные сезоны при температурах  $-0,1-+15^{\circ}\text{C}$ . При отсутствии температурного фактора СПК культиви-

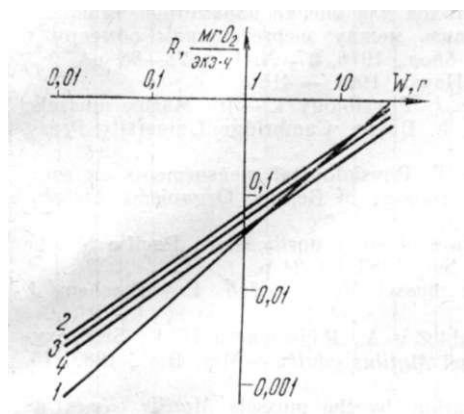


Рис. 1. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у мидий с искусственных субстратов в разные сезоны года при  $10^{\circ}\text{C}$ :

1 — февраль, апрель и май; 2 — июль; 3 — август; 4 — октябрь и ноябрь.

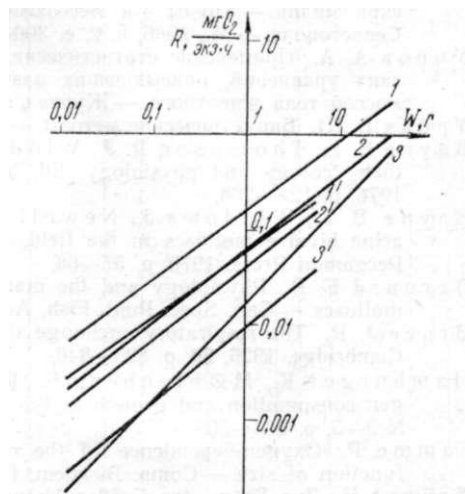


Рис. 2. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у мидий с искусственных субстратов (1, 2, 3) и литорали (1', 2', 3') при разных акклимационных температурах: 1, 1' —  $15^{\circ}$ ; 2, 2' —  $10^{\circ}$ ; 3, 3' —  $2^{\circ}$ .

вируемых мидий в Белом море снижается от весны к осени, что, вероятно, является результатом изменения физиологического состояния организма. СПК у мидий в подвесной культуре выше, чем у литоральных мидий.

Зоологический институт  
АН СССР

Поступила в редакцию  
17 февраля 1987 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Брайко В. Д., Дерешкевич С. С. Сезонные изменения в дыхании мидий. — Биология моря, Киев, 1978, вып. 44, с. 31–36.
- Веселов Е. А. Методы изучения газообмена рыб и водных беспозвоночных. — В кн.: Жизнь пресных вод СССР. М.; Л., 1959, т. 4, ч. 2, с. 79–124.
- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии. — Журнал общ. биол., 1983, 44, № 1, с. 31–42.
- Зотин А. И., Коноплев В. А., Радзинская Л. И., Никольская И. С. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела мидий. — Гидробиол. журнал, 1987, 23, № 2, с. 64–67.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев: Наукова думка, 1981. — 232 с.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. — М.: Л., Изд. АН СССР, 1960. — 322 с.
- Кулаковский Э. Е., Сухотин А. А. Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях мариккультуры. — Экология, 1986, № 2, с. 35–43.

- Сагайдачный А. Ю., Лучина Н. П. Дыхание мидий северо-восточной части Черного моря. — М.: Институт океанологии АН СССР, 1986. — 14 с.
- Слатина Л. Н. Суточные ритмы метаболизма черноморской мидии на протяжении полного годового цикла. — В кн.: Проблемы современной биологии, ч. 3. М.: Изд-во МГУ, 1986, с. 187—191.
- Солдатова И. Н., Лукашева Т. А. Энергетический обмен массовых моллюсков-обрастателей и их бентических викариатов. — В кн.: Биология шельфовых зон Мирового океана, ч. 1. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 168—169.
- Солдатова И. Н., Резниченко О. Г., Цихон-Луканина Е. А. Особенности обрастания установки мариккультуры приморского гребешка. — Океанология, 1985, 25, № 3, с. 513—518.
- Солдатова И. Н., Эпштейн И. М. Дыхание *Mytilus edulis* из ценоза обрастания. — 3 кн.: Обрастание и биокоррозия в водной среде. — М.: Наука, 1981, с. 85—89.
- Тимофеев В. В. Сезонные изменения скорости энергетического обмена черноморской мидии. — Труды 4-й Всесоюзной конф. по промысловым беспозвоночным. Севастополь. — М., 1986, ч. 2, с. 300—301.
- Умнов А. А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного. — Журнал общ. биол., 1976, 37, № 1, с. 71—86.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. — М.: Наука, 1964. — 416 с.
- Ваупе В. L., Thompson R. J., Widdows J. Physiology 1. — In: Marine mussels: their ecology and physiology. Ed. by B. L. Bayne. Cambridge University Press, 1976, p. 121—206.
- Bayne B. L., Widdows J., Newell R. I; E. Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field. — In: Biology of Benthic Organisms. Oxford: Pergamon Press, 1978, p. 57—68.
- Bernard F. R. Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific bivalve molluscs. — Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 1983, 63, 24 p.
- Bruce J. R. The respiratory exchange of the mussel *Mytilus edulis* L. — Biochem. J. Cambridge, 1926, 20, p. 829—846.
- Hamburger K., Møhlcnberg F., Randløv A., Riisgard H. U. Size, oxygen consumption and growth in the mussel *Mytilus edulis*. — Mar. Biol., 1983, 75, N 2—3, p. 303—306.
- Famme P. Oxygen-dependence of the respiration by the mussels *Mytilus edulis* as function of size. — Comp. Biochem. Physiol., 1980, 67A, N 1, p. 171—174.
- Krüger F. Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis*. — Zool. Anz., 1961, Suppl., 24, S. 89—92.
- Newell R. C., Roy A. A. A statistical model relating the oxygen consumption of a mollusc (*Littorina littorea*) to activity, body size and environmental conditions. — Physiol Zool., 1973, 46, N 4, p. 253—275.
- Read K. R. IT. Respiration of the bivalve molluscs *Mytilus edulis* L. and *Brachidontes demissus* plicatus as a function of size and temperature. — Comp. Biochem. Physiol., 1962, 7A, p. 89—101.
- Thompson R. J. The reproductive cycle and physiological ecology of the mussel *Mytilus edulis* in the subarctic non-estuarine environment. — Mar. Biol., 1984, 79, N 3, p. 277—288.
- Vahl O. Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* of different sizes. — Ophelia, 1973, 12, N 1—2, p. 45—52.
- Vahl O. Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland scallop (*Chlamys landica* O. F. Muller) from 70° N. — Ophelia, 1978, 17, N 1, p. 143—154.
- Vooy C. G. N., de. The influence of temperature and time of year on the oxygen uptake of the sea mussel (*Mytilus edulis*). — Mar. Biol., 1976, 36, N 1, p. 25—30.
- Widdows J. Combine effect of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1978, 58, N 1, p. 109—124.