

УДК 594. 124(262.5)

Золотницкий А.П.

ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ БИОПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ У ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ, ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ЧЕРНОЕ МОРЕ

Японская (тихоокеанская, гигантская) устрица – *Crassostrea gigas* (Thunberg) является одним из наиболее перспективных объектов мировой марикультуры. В настоящее время она успешно интродуцирована во многие страны мира [1] и по масштабам выращивания занимает ведущее место не только среди моллюсков, но и других беспозвоночных животных. В частности ежегодные масштабы культивирования этого вида только 4-х стран мира (Китай, Япония, Франция, США) составляют более 1,0 млн. т [2].

В связи с анализом перспектив акклиматизации японской устрицы в Черном море важное значение приобретает изучение закономерностей ее биопродукционных процессов в новом водоеме, соленость которого почти в 2 раза ниже (18‰) таковой естественного местообитания (33-35‰).

В задачу настоящей работы входило изучение энергетического бюджета и характеристика продукционного потенциала японской устрицы после ее трансплантации из Японского в Черное море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили разновозрастные особи японской устрицы, трансплантированные из залива Посьета Японского моря и выращиваемые у побережья Северного Кавказа (м. Большой Утриш).

Энергетический баланс особей определяли на основе балансовых уравнений [3, 4]:

$$C = A \cdot U^{-1} \cdot K, \quad A = P + Q,$$

где C и A – соответственно энергия потребленной и ассимилированной пищи, P – энергия индивидуальной продукции (прироста), Q – траты на энергетический обмен, U – усвояемость пищи, K – поправка на выделение энергии жидких экскретов.

Суточный прирост находили на основе данных по росту когорты особей, выращиваемых на побережье Северного Кавказа у мыса Б. Утриш [5].

Калорийность мягких тканей моллюсков определяли на основе анализа их биохимического состава – содержания липидов, белков, углеводов, минеральной фракции и воды [6], энергетический эквивалент створки был принят равным 20 кал/г [7].

ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ БИОПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ У ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ, ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ЧЕРНОЕ МОРЕ

При расчете затрат на энергетический обмен использовали полученные нами ранее материалы по скорости потребления O_2 [8, 9], пересчитывая их с помощью оксикалорийного коэффициента – $1 \text{ мл } O_2 = 4,86 \text{ калорий}$ [6]. При расчете суточных рационов делали 5% поправку на прижизненное выделение растворенного органического вещества [10, 11]. При анализе материалов температурный коэффициент Q_{10} брали равным 2,25 [6].

Для характеристики генеративной продукции (PG) и величины репродуктивного потенциала (RE) использовали данные по плодовитости разновозрастных особей этого вида [12].

При статистической обработке полученных материалов использовали компьютерные пакеты «Statgraphics», «Microcal Origin-40» и электронные таблицы «Excel».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ имеющихся данных показал, что все балансовые показатели и энергетический бюджет японской устрицы в целом в онтогенезе изменялись в соответствии с общими закономерностями, установленными для водных моллюсков [13, 14, 15].

Индивидуальная суточная продукция в ходе роста сначала возрастала, а после достижения максимума на 2-м году жизни начинала устойчиво снижаться (рис. 1). Как нами было показано ранее [5], количественные показатели роста и продукции тихоокеанской устрицы в новом местообитании были несколько ниже (\approx на 10-15%), но в целом сходны с таковыми естественного местообитания [16, 17].

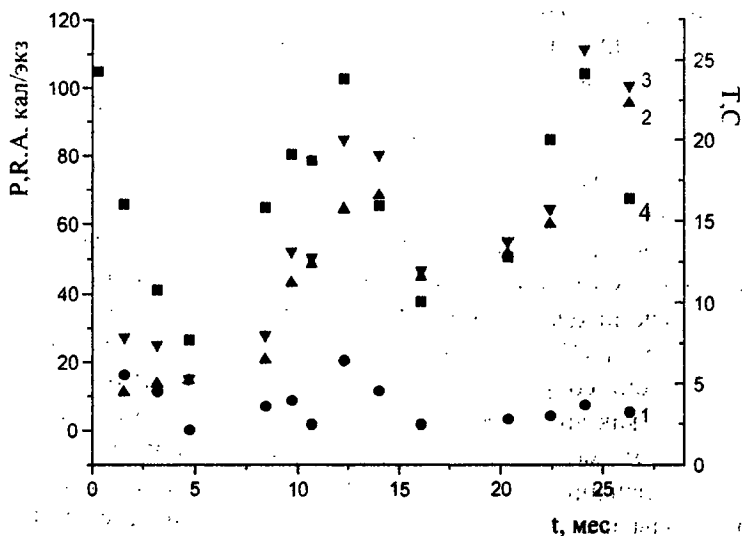


Рис. 1. Изменение энергетических затрат на продукцию (1), метаболизм (2) и ассимиляцию (3) в процессе роста японской устрицы в Черном море. 4 – температура воды

Скорость энергетического обмена по мере роста массы тела увеличивалась, причем этот процесс осуществлялся в колебательном режиме, в значительной степени синхронизированном с динамикой температуры воды (рис. 1). Связь между тратами на обмен и массой тела описывалась уравнением параболы с коэффициентом регрессии, равным 0,71.

Сопоставление полученных нами данных по метаболическим тратам устриц на поддержание жизнедеятельности с таковыми особей из других районов, где этот вид был успешно натурализован, показало достаточно близкое их соответствие [18, 19, 7], хотя в целом по абсолютной величине они были несколько ниже (примерно в 1,3 раза). Так, например, если максимальные значения суточного потребления энергии у моллюсков в возрасте 1 года в заливе Марленн-Олерон (Франция) составляли 148 кал/экз., то в Черном море метаболические траты не превышали 106 кал/экз. Следует, однако, отметить, что многие авторы не указывают условия проведения опытов и массу особей, у которых проведено измерение дыхания, в связи с чем корректное сравнение имеющихся данных не всегда представляется возможным.

Энергия ассимилированной пищи ($A=P+R$) в ходе онтогенеза устрицы также возрастала (рис. 1). Ее зависимость от массы моллюска удовлетворительно аппроксимировалась уравнением параболы, но поскольку A является функцией Q и P , а величина последней на 2-м году жизни снижалась, уравнение имело меньший коэффициент регрессии:

$$A = (10,1 \pm 4,43) \cdot W^{0,55 \pm 0,147} \quad r = 0,84. \quad (1)$$

Приняв усвояемость корма (U) исследуемого вида равной 0,6 [20], а также учитывая поправку на экскрецию POB , нетрудно рассчитать суточный рацион моллюсков при их выращивании в Черном море.

Полученные по биоэнергетике японской устрицы данные свидетельствовали, что в новом местообитании у интродуцированных особей наблюдался более высокий уровень энергетического обмена, достигающий 90% от ассимилированной энергии. В естественном местообитании или в районах, где их акклиматизация была полностью завершена, удельный вес этого показателя не превышал 80% [21, 18, 19].

Соответственно этому доля продукции в величине ассимилированной и потребленной пищи у устриц в Черном море должна быть ниже.

Анализ имеющихся материалов показал, что коэффициент чистой эффективности роста ($K_2=P/A$) устрицы в онтогенезе подвержен изменениям, в значительной степени сопряженным с сезонной динамикой температуры воды (рис. 2). В то же время, как видно из рис. 2, с увеличением размера и массы моллюсков величина K_2 в целом имела устойчивую тенденцию к снижению.

Поскольку значения чистой эффективности роста были прямо связаны температурой воды и обратной зависимостью с массой тела, динамику K_2 можно представить в функции 2-х переменных – массы моллюска (W , г) и температуры воды ($t^\circ C$). Множественный регрессионный анализ показал, что это уравнение в численной форме имело следующий вид:

$$K_2 = 0,169 - 0,005 \cdot W + 0,013 \cdot t^\circ, \quad RQ = 0,57, \quad (2)$$

**ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ БИОПРОДУКЦИОННЫХ
ПРОЦЕССОВ У ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ,
ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ЧЕРНОЕ МОРЕ**

где RQ – объединенный коэффициент корреляции.

Из приведенного уравнения видно, что свободный член уравнения, указывающий на среднее значение функции (K_2), равен 0,169 (16,9%), что находится в хорошем соответствии с полученными ранее материалами на японской устрице в естественном местообитании [17], а также в Британской Колумбии (Канада) и заливе Маренн-Олерон (Франция) [19]. В то же время следует отметить, что в условиях Черного моря значения K_2 были несколько ниже (в среднем на 4-5%), чем в указанных выше акваториях, что, по-видимому, обусловлено относительно более высоким метаболизмом особей на поддержание процессов жизнедеятельности.

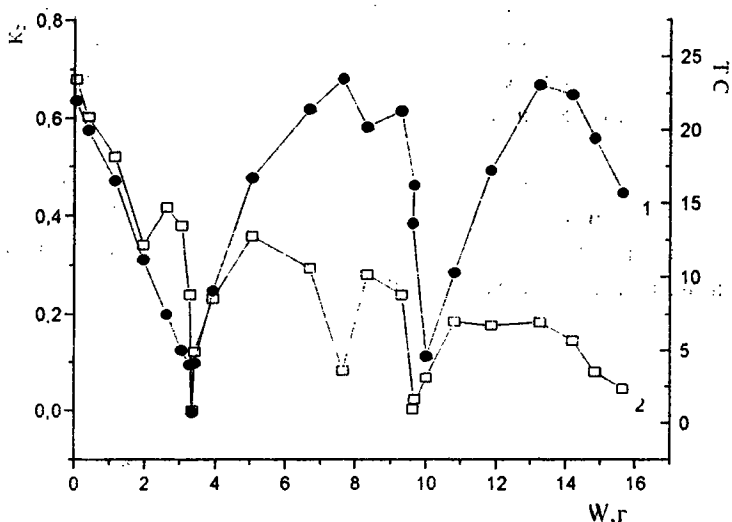


Рис. 2. Изменение чистой эффективности роста (1) в процессе выращивания японской устрицы в Черном море, динамика температура воды (2)

О больших затратах энергии на синтез единицы биомассы, в частности, свидетельствуют данные по соотношению кумулятивных затрат энергии на продукцию и метаболизм устриц в Черном море.

Как показано в ряде публикаций, уровень кумулятивных энергетических трат, связанных с функционированием организма находится практически в линейной зависимости от величины суммарной продукции [13, 22, 17].

Анализ наших материалов показал, что у японской устрицы связь между указанными показателями в Черном море заметно отличается от прямой пропорциональности и описывается аллометрическим уравнением, имеющим вид:

$$R = (0,36 \pm 0,12) \cdot P^{1,27 \pm 0,073} \quad r = 0,96. \quad (3)$$

Следовательно, на образование единицы массы японской устрицы в Черном море энергетические траты возрастают не в линейной, а параболической

зависимости, что подтверждает предположение о больших затратах энергии на синтез единицы живой массы устрицы в новом биотопе.

В связи с полученными данными представляло интерес выяснить эффективность синтетических процессов на образование соматической и генеративной продукции у исследуемого вида в онтогенезе. Используя полученные ранее данные по росту и продукции устрицы [5], а также материалы по плодовитости особей этого вида в Черном море [12], нами были рассчитаны кумулятивные величины отдельно генеративной и соматической продукции (включая органическое вещество раковины) и репродуктивного усилия.

Как видно из рис. 3, в онтогенезе устриц наблюдалось сначала возрастание, а затем сравнительно небольшое снижение прироста мягких тканей, при одновременном увеличении продукции органического вещества раковины. В то же время у трансплантированных в Черном море особей не происходило существенного возрастания генеративного биосинтеза – относительные затраты энергии на репродукцию хотя и возрастали, но составляли не более 12% от общей величины продукции.

Приведенное соотношение кумулятивных величин соматической и генеративной продукции у трансплантированных в Черном море заметно отличаются от таковых естественного местообитания, а также географических зон, где произошла полная натурализация данного вида.

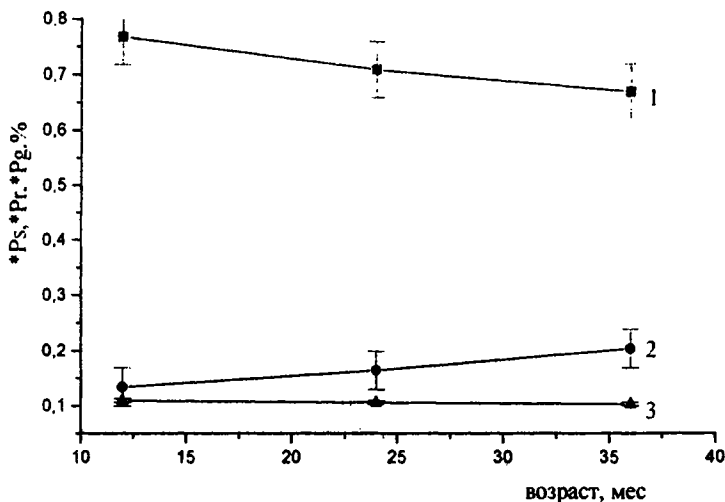


Рис. 3. Удельные годовые траты энергии на прирост мягких тканей (1), раковины (2) и гонад (3) у японской устрицы, трансплантированной в Черное море (вертикальные линии – ошибки средних)

В этих биотопах у моллюсков, как правило, на 2-м году жизни происходит значительное снижение соматической и параллельно резкое возрастание доли генеративной продукции, достигающей у двухгодовиков 78% от общей величины

**ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ БИОПРОДУКЦИОННЫХ
ПРОЦЕССОВ У ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ,
ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ЧЕРНОЕ МОРЕ**

индивидуальной продукции, тогда как на прирост мягких тканей тела идет лишь несколько процентов от нее [18, 7, 23].

В связи с полученными данными представляется целесообразным отдельно остановиться на характере изменений удельной генеративной продукции ($PG=Pg/W$) и величины репродуктивного усилия ($RE=Pg/A$).

Как видно из рис. 4, удельная генеративная продукция в процессе роста в Черном море была близка к постоянной величине, тогда как репродуктивное усилие имело устойчивую тенденцию к снижению. Приведенные выше траектории можно считать своеобразной отличительной особенностью жизнедеятельности интродуцированного вида, поскольку в первые годы жизни у морских моллюсков, в том числе и представителей сем. Crassostreidae, величина репродуктивного усилия обычно возрастает и лишь затем стабилизируется или даже снижается [24, 25, 26, 23].

Приведенные данные свидетельствуют, что у трансплантированных в Черном море особей тихоокеанских устриц наблюдаются несколько более высокие относительные метаболические затраты энергии на биосинтез единицы массы тела, чем в естественном биотопе. По-видимому, изменение структуры обменных процессов у интродуцента обусловлено необходимостью дополнительного расхода энергии на ионную и осмотическую регуляцию внутренней среды организма и окружающей его воды в новом для этого вида биотопе.

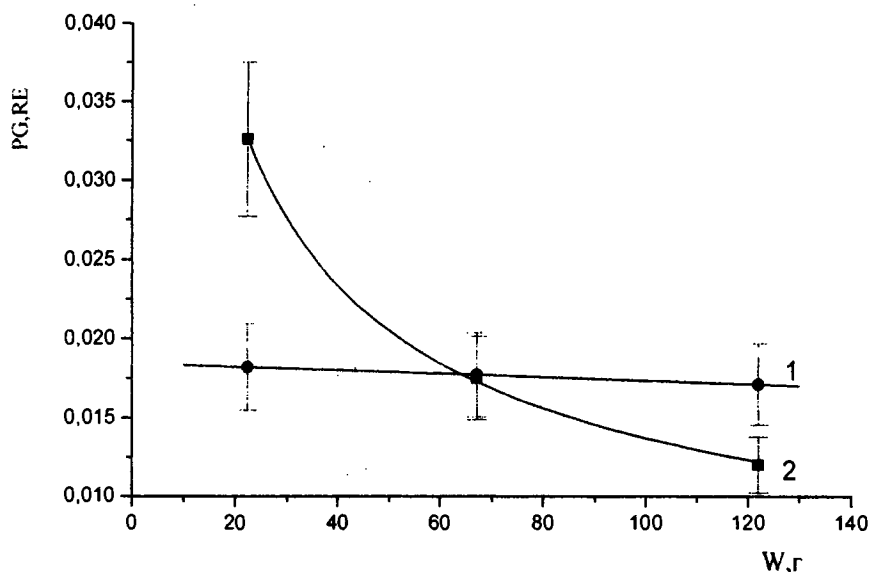


Рис. 4. Изменение величины удельной генеративной продукции (1) и репродуктивного усилия (2) у японской устрицы в Черном море (вертикальные линии – ошибки средних)

Хорошо известно, что даже у животных-осмоконформеров, каковыми являются морские двустворчатые моллюски, всегда существуют большие или меньшие градиенты концентрации отдельных веществ, находящихся в жидкостях тела и растворенных в морской воде (даже если животное изоосмотично с последней), в

результате чего в организме, как правило, происходит большая или меньшая их диффузионная утечка [27, 28, 29].

Это обуславливает наличие в организации метаболизма у морских двустворчатых и брюхоногих моллюсков специфических физиологических механизмов, поддерживающих определенные градиенты этих веществ или избирательно изменяющих проницаемость клеточных мембран для тех или иных веществ, т.е. механизмов ионной и осмотической регуляции, которые в свою очередь требуют для осуществления своей работы больших или меньших энергетических затрат [27, 16, 28].

Вероятно, после перехода в черноморскую воду, имеющую резко пониженную (17-18‰) по сравнению с естественным биотопом соленость (34-35‰), затраты энергии для поддержания постоянства внутренней среды организма (сохранение гомеостаза) у японской устрицы должны возрасти. Это в свою очередь требует перераспределения метаболических затрат, идущих на различные процессы жизнедеятельности [22, 30, 16, 26] – энергетический обмен, пластические процессы, связанные с синтезом генеративной и соматической ткани, жидкой экскрецией и т.д.

Таким образом, приведенные выше данные свидетельствуют, что в целом скорость продуцирования массы тихоокеанской устрицы, трансплантированной в Черном море, весьма близка к таковой естественного биотопа и географических районов, где произошла ее полная акклиматизация. В то же время, новое для этого моллюска местообитание, со значительно более низкой соленостью воды, по крайней мере на начальных этапах обуславливает изменение направленности и интенсивности энергетических и пластических процессов. После интродукции у моллюсков происходит увеличение энергетических трат на поддержание ионного и осмотического гомеостаза в новом для него местообитании за счет снижения метаболизма на репродукцию и соматический рост.

ВЫВОДЫ

1. Величина энергетического бюджета и значения его балансовых составляющих у трансплантированной в Черное море японской устрицы сопоставимы с таковыми естественного местообитания.

2. Траты энергии на синтез единицы массы у трансплантированной в Черном море японской устрицы заметно выше, чем в естественном биотопе и в районах, где произошла полная натурализация этого вида.

3. После перевода японской устрицы в воду пониженной солености у моллюсков наблюдаются существенные изменения в распределении метаболических трат на образование соматической и генеративной тканей.

4. В отличие от особей естественных популяций, после трансплантации в Черное море у устриц в онтогенезе имеет место устойчивая тенденция снижения уровня репродуктивного усилия, тогда как величина удельной генеративной продукции близка к постоянной величине.

5. Изменение обмена веществ у трансплантированных в Черном море особей японской устрицы обусловлено компенсаторными энергетическими тратами на

**ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ БИОПРОДУКЦИОННЫХ
ПРОЦЕССОВ У ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ,
ИНТРОДУЦИРОВАННОЙ В ЧЕРНОЕ МОРЕ**

поддержание ионного и осмотического градиентов между внутренней средой моллюска и пониженной соленостью нового биотопа.

Список литературы

1. Орленко А.Н. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Crassostreidae) как объект акклиматизации и основные этапы ее трансплантации в Черное море // Зоол. ж.-л, 1994. – Т. 73. – В. 1. – С. 51-54.
2. Моисеев П.А. Объемы и продукция морской аквакультуры // Обзорная информация. – Рыбное хозяйство. Сер.: Актуальные науч.-технич. проблемы отрасли. – В. 2. – М.: ВНИЭРХ. 1997. – 58 с.
3. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Наука, 1989. – 178 с.
4. Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у живогных // Усп. совр. биол., 1966. – Т. 61. – В. 2. – С. 274-293.
5. Золотницкий А.П., Монаина О.Б. Рост и продукция японской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg), акклиматизированной в Черном море // Экология моря. – Киев: Наукова думка, 1992. – С. 77-80.
6. Методы определения продукции водных животных / Ред. Г.Г. Винберг. – Минск, 1968. – 245 с.
7. Brown R.A., Russel-Hanter W.D. Reproductive effort in molluscs // Oecologia, 1978. – V. 37. – P. 23-27.
8. Золотницкий А.П., Тимофеев В.В. О влиянии солености на интенсивность дыхания гигантской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg), интродуцированной в Черное море // Тез. докл. III съезда совет. океанол. – Л.: Наука. 1987. – Ч. II. – С. 23-30.
9. Золотницкий А.П. Интенсивность дыхания и фильтрации японской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg), акклиматизируемой в Черном море // Тр. ЮгНИРО. – Керчь: ЮгНИРО. 1998. – Т. 44. – С. 55-59.
10. Брайко В.Д. Обрастание в Черном море. – Киев: Наукова думка, 1985. – 123 с.
11. Шмидт-Пиельсен К. Физиология животных: приспособление и среда. – Т. 1. 2. – М.: Мир. 1982. – 800 с.
12. Золотницкий А.П., Орленко А.Н. Индивидуальная плодовитость и величина репродуктивного усилия у японской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg), интродуцированной в Черное море // Таврийський науковий висник. – В. 7. – Херсон, 1998. – С. 178-181.
13. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. – М.: Наука. 1981. – 248 с.
14. Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. – Л.: Наука, 1981. – 135 с.
15. Bayne B.L., Newell R.C. Physiology energetics of marine molluscs. In: A.S/M/ Soleudin and K.M. Wilbur (Editor), The Mollusca. Physiology, Part 1 // Academic Press. – New York, 1976. – P. 407-514.
16. Раков В.А. Биологические основы культивирования тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* в заливе Петра Великого Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Владивосток, 1984. – 24 с.
17. Quayle D.B. Pacific oyster culture in British Columbia // Bull. Fish. Res. Board. of Canada. 1969. – P. 169 - 193.
18. Bayne B.L., Hedgcock D., McGoldrick D., Rees R. Feeding behaviour and metabolic efficiency contribute to growth heterosis in Pacific oysters (*Crassostrea gigas* (Thunberg)) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1999. – Vol. 233. – No 1. – P. 115-130.
19. Bernard F.R. Annual biodeposition and gross energy budget of mature pacific oysters *Crassostrea gigas* // J. Fish. Res. Board. Can. – 1974. – 31(2). – P. 185-190.
20. Gabott P.A. Energy metabolism. // Marine Massels. – Their ecology and physiology. B.L. Bayne Ed. – Cambridge Univ. Press., 1976. – P. 293-355.
21. Кучерявенко А.В. Расчет потенциальных возможностей устричного хозяйства в бухте Новгородской Японского моря // Биология моря, 1985. – 1. – С. 52-62.
22. Заика В.Е. Балансовая теория роста организмов. – Киев: Наукова думка, 1985. – 192 с.
23. McNeile S., Lowton J.H. Annual production and respiration in animal population // Nature, 1970. – 225. – 5231. – P. 472-474.
24. Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. – Л.: Наука. 1989. – 182 с.

25. Bougrier.S., Collet B., Geairon P., Geffard O., Heral M., Deslous-Paoli J.M. Respiratory time activity of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) // J. EXP. MAR. BIOL. ECOL., 1998. – V. 219. – No. 1-2. – P. 205-216.
26. Deslous-Paoli G.M., Heral M. Transfert energetiques entre l'huitre *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle dans l'eau d'un bassin ostricole // Haliotis, 1984. – 14. – P. 79-90.
27. Бергер В.Я. Адаптации морских моллюсков к изменениям солености воды. – Л.: Наука, 1986. – 216 с.
28. Хочачка П., Самеро Дж. Биохимическая адаптация. – М.: Мир, 1988. – 567 с.
29. Цихон-Лукапина Е.А. Трофология водных моллюсков. – М.: Наука, 1987. – 176 с.
30. Орленко А.Н., Золотницкий А.П. Опыт получения спата японской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg), акклиматизируемой в Черном море // Сб. докл. Междунар. симп. по совр. пробл. марикультуры в соц. странах, 25 сентября-1 октября 1989. – М.: ВНИРО, 1989. – С. 68-69.

Поступило в редакцию 15 октября 2001 г.