

Е.Ф.Васечкина¹, И.И.Казанкова²¹Морской гидрофизический институт РАН, г.Севастополь²Институт природно-технических систем РАН, г.Севастополь**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТЕЙ ПРОТЕКАНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ**

Изменчивость функциональных характеристик двустворчатых моллюсков изучается на основе собственных и литературных экспериментальных данных. Анализируются результаты измерений скоростей фильтрации, дыхания, экскреции, продукционной энергии, линейного и весового роста моллюсков, функционирующих в разных условиях. Выявлена степенная зависимость коэффициента вариации измерений от среднего значения в выборке. Степенной показатель для всех характеристик варьировал в пределах от $-0,3$ до $-1,0$.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *экологическое моделирование, коэффициент вариации, скорости фильтрации, дыхания, экскреции, роста*

doi:10.22449/2413-5577-2018-1-23-31

Исследования индивидуальной изменчивости гидробионтов представляют исключительную важность для развития экологического моделирования морских экосистем. В последние 30 лет (со времени публикации концептуальной работы [1]) в мире активно развивается новое направление, основанное на компьютерной имитации взаимодействия большого количества модельных объектов, каждый из которых имитирует поведение отдельной особи или группы идентичных особей. Краткий обзор наиболее значимых работ в применении к морским экологическим системам и сообществам опубликован недавно в [2]. В отличие от классического подхода к экологическому моделированию, индивидуум-ориентированный подход дает то преимущество, что позволяет в явном виде учитывать в модели различия между отдельными особями или группами особей в популяции. Но для того, чтобы включить в модель реалистичные математические описания индивидуальной изменчивости, необходимо хорошо изучить данный вопрос. На настоящий момент систематические данные по индивидуальной изменчивости функциональных характеристик *Bivalvia* отсутствуют. В литературе есть лишь разрозненные сведения [3 – 9].

Индивидуальную изменчивость можно рассматривать в нескольких аспектах: как изменчивость, свойственную отдельному индивидууму, проявляющуюся в процессе его онтогенеза и функционирования; как различие между особями, очень близкими в родственном отношении или одинаковыми генотипически; как проявление разнообразных отличий у особей одного и того же вида, сорта, породы в сходных условиях. В последнем случае речь идет о неопределенной изменчивости, в её основе лежит наследственное различие индивидуумов, без которого не возможен эволюционный процесс.

В данной работе мы сосредоточились на исследовании именно неопределенной индивидуальной изменчивости функциональных характеристик

некоторых двустворчатых моллюсков, способных образовывать массовые поселения на естественных и искусственных субстратах, а именно: *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus edulis* и *Dreissena polymorpha*. Анализируются собственные и литературные данные по индивидуальной изменчивости скорости роста и фильтрации *M. galloprovincialis*, а также литературные данные по индивидуальной изменчивости интенсивности дыхания, скорости фильтрации и экскреции растворенных соединений азота, а также продукционных затрат у *M. edulis* и *D. polymorpha*.

Материал и методы. В 2008 и 2015 гг. в прибрежных водах Севастополя были проведены эксперименты по определению индивидуальной скорости линейного и весового роста черноморской мидии *M. galloprovincialis*, что было возможно путем нумерации каждой особи. В конце каждой экспозиции у моллюсков измеряли длину раковины с помощью штангенциркуля и общий сырой вес на лабораторных весах. В качестве показателя изменчивости использовался коэффициент вариации CV , определяемый как отношение среднеквадратичного отклонения к среднему значению, т.е. показатель относительного разброса измеренных значений скорости.

В первом эксперименте, проходившем с июня по декабрь 2008 г., мидии экспонировались в кутовой части Севастопольской бухты (44°36'43" с.ш., 33°34'39" в.д.) на горизонте 2 – 3 м. Использовались сеголетки длиной 15 – 20 мм, снятые с мидийных коллекторов и помещенные в садки. Через каждые 20 – 40 суток проводили измерения линейных размеров моллюсков, после чего их возвращали в садки для дальнейшего роста. Одновременно в другой садок помещались новые сеголетки мидий длиной 15 – 20 мм для накопления статистической информации о росте особей с фиксированным размером раковины. Таким образом были получены данные по скорости роста в различные периоды времени одних и тех же непрерывно растущих мидий и мидий одной и той же размерной группы (15 – 20 мм).

Во время второго эксперимента, длившегося с июня по ноябрь 2015 г., мидии экспонировались в Мартыновой бухте (44°37'00" с.ш., 33°30'30" в.д.), приближенной к устью Севастопольской бухты. В этом эксперименте определяли индивидуальную скорость линейного и весового роста. Для эксперимента были отобраны 120 экз. моллюсков длиной 15 – 20 мм из поселений на коллекторах мидийного хозяйства ООО НИО «Марикультура». Выборка была поделена на 6 групп по 20 особей в каждой. В июле была добавлена еще одна группа одиночных мидий из 20 экземпляров длиной 18 – 21 мм. Измерения линейных размеров и веса мидий проводили в среднем один раз в месяц.

В лабораторных условиях был проведен ряд экспериментов по измерению индивидуальной скорости фильтрации мидий, которую определяли по скорости осветления мидиями объема воды, содержащей кормовую взвесь. Из коллекторных поселений были отобраны 5 групп близких по размерам мидий длиной: 12 – 16 мм (12 экз.), 17 – 18 мм (15 экз.), 18 – 25 мм (24 экз.), 22 – 23 мм (15 экз.) и 35 – 38 мм (10 экз.). Для каждой из групп эксперименты по определению скоростей фильтрации мидий проводились в двух повторностях. Мидии на один час помещались по одной особи в сосуды одинакового объема, содержащие морскую воду с кормовой взвесью. В каче-

стве последней использовалась культура микроводоросли *Tetraselmisviridis*. Для определения биомассы водоросли использовали показатель оптической плотности при длине волны 750 нм. Измерения данного показателя проводили с помощью фотоэлектроколориметра КФК-3 в кювете длиной 10 см. Переход от единиц оптической плотности (D_{750}) к величине сухого веса биомассы D осуществляли посредством применения эмпирического коэффициента, равного $0,75 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{ед. опт. пл}^{-1}$ [10]. Оптическая плотность морской воды фиксировалась до и после окончания экспозиции. По ее изменению рассчитывалась скорость осветления объема воды каждым моллюском. Для вывода расчетной формулы скорости фильтрации C (л ч^{-1}) использовали уравнение, описывающее изменение концентрации сестона в емкости, содержащей n мидий [11]:

$$\frac{dD}{dt} = -D \left(\frac{Cn}{V} + \alpha \right),$$

где D – концентрация сестона в экспериментальном сосуде ($\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$), α – скорость осаждения частиц, V – объем воды в сосуде (л). Эксперименты проводились при температуре воды $23 - 26 \text{ }^\circ\text{C}$.

Выполнялся также анализ соотношений выборочных средних и дисперсий по опубликованным данным о скоростях протекания физиологических процессов у митилид *M. galloprovincialis* и *M. edulis* и дрейссениды *D. polymorpha* [4 – 9].

Результаты и обсуждение. Ранее в [3] нами был представлен анализ индивидуальной изменчивости скорости роста и фильтрации *M. galloprovincialis*, позволивший сделать вывод об обратной нелинейной зависимости коэффициента вариации и средних значений исследованных параметров. Приобщение к анализу новых экспериментальных и литературных данных позволило более детально исследовать эту зависимость.

Полученные нами экспериментальные данные представляют собой малые выборки (число измерений меньше 30), что необходимо учитывать при анализе результатов статистической обработки. Согласно [12], относительная погрешность определения среднего зависит от коэффициента вариации

$$\varepsilon_i = \frac{t_p \sigma_i}{|x|_i \sqrt{n_i}} = \frac{t_p CV_i}{\sqrt{n_i}}, \text{ где } n_i - \text{объем } i\text{-ой выборки, } |x|_i \text{ и } \sigma_i - \text{выборочное}$$

среднее и стандартное отклонение, t_p – квантиль распределения Стьюдента, CV_i – выборочный коэффициент вариации. При его большом значении величина ошибки резко возрастает, что ставит под сомнение результаты анализа. Для преодоления данной ситуации проводилось объединение отдельных выборок с близкой величиной средних скоростей в группы. При этом среднее и дисперсия в группе рассчитывались согласно формулам [12]:

$$|x| = \frac{\sum_i |x|_i n_i}{\sum_i n_i}, \quad \sigma^2 = \frac{1}{n-w} \sum_{i=1}^w (n_i - 1) \sigma_i^2 + \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^w (|x| - |x|_i)^2,$$

где w – число выборок в группе; $|x|$, σ^2 – среднее и дисперсия в группе; n – общее число измерений в группе.

Полученные статистические данные представлены в табл.1, согласно которой коэффициент вариации средней скорости линейного роста у мидий в группах изменялся в пределах 10 – 90 %, весового роста – 18 – 96 %, фильтрации – 30 – 89 %.

Таблица 1. Статистические характеристики, полученные в экспериментах по измерению линейной и весовой скорости роста мидий в Севастопольской бухте и лабораторных исследованиях скорости фильтрации.

№ группы	$ x $	σ	CV	N	$E x $	E_{cv}
линейный рост в Севастопольской бухте 2008 г. (мм·мес. ⁻¹)						
1	10,59	1,10	0,10	18	0,05	0,02
2	5,81	1,41	0,24	77	0,06	0,02
3	3,85	1,31	0,34	37	0,12	0,04
4	1,63	1,33	0,81	67	0,21	0,11
линейный рост в Севастопольской бухте 2015 г. (мм·мес. ⁻¹)						
1	8,83	2,03	0,23	23	0,88	0,04
2	4,70	1,63	0,35	20	0,76	0,06
3	3,64	1,3	0,36	58	0,34	0,04
4	3,31	1,23	0,37	58	0,32	0,04
5	2,88	1,32	0,46	90	0,27	0,04
6	1,86	1,19	0,64	41	0,37	0,1
7	1,56	1,14	0,73	66	0,28	0,09
8	1,31	0,96	0,73	65	0,24	0,09
9	0,66	0,60	0,90	38	0,20	0,17
весовой рост в Севастопольской бухте 2015 г. (мес. ⁻¹)						
1	1,06	0,19	0,18	22	0,08	0,03
2	0,64	0,16	0,24	80	0,05	0,02
3	0,51	0,16	0,31	55	0,08	0,03
4	0,38	0,16	0,43	93	0,09	0,04
5	0,19	0,12	0,65	103	0,13	0,06
6	0,14	0,09	0,68	72	0,16	0,08
7	0,09	0,08	0,96	72	0,22	0,13
скорость фильтрации (л·ч ⁻¹)						
1	0,53	0,16	0,30	16	0,09	0,06
2	0,29	0,11	0,37	42	0,03	0,05
3	0,16	0,09	0,57	42	0,03	0,08
4	0,04	0,03	0,89	50	0,01	

Примечания: $|x|$, σ – среднее и стандартное отклонение в группе; N – общее число измерений в группе; $E|x|$, E_{cv} – стандартные ошибки среднего и коэффициента вариации.

В экспериментах по росту мидий начальные выборки по линейным и весовым характеристикам моллюсков были однородными. Так, в 2015 г. в начале эксперимента коэффициенты вариации для длины, высоты раковины и сырого веса мидий не превышали 5; 8 и 17 % соответственно. При средней скорости линейного роста более $4,7 \text{ мм}\cdot\text{мес.}^{-1}$ коэффициент вариации параметра уменьшался в группах до 30 – 10 %, т.е. выборки были однородными по данной функциональной характеристике. Следует отметить, что приведенное значение скорости линейного роста соответствует средней многолетней скорости роста сеголетков мидий в Севастопольской бухте в теплый период года (май – октябрь), определенной за 2008 – 2012 гг. [13]. В периоды 2008 г. и 2015 г., когда средняя скорость роста мидий снижалась до $2 - 1 \text{ мм}\cdot\text{мес.}^{-1}$, коэффициент вариации увеличивался до 60 – 90 %. Таким образом, выборки в неблагоприятных условиях становились неоднородными.

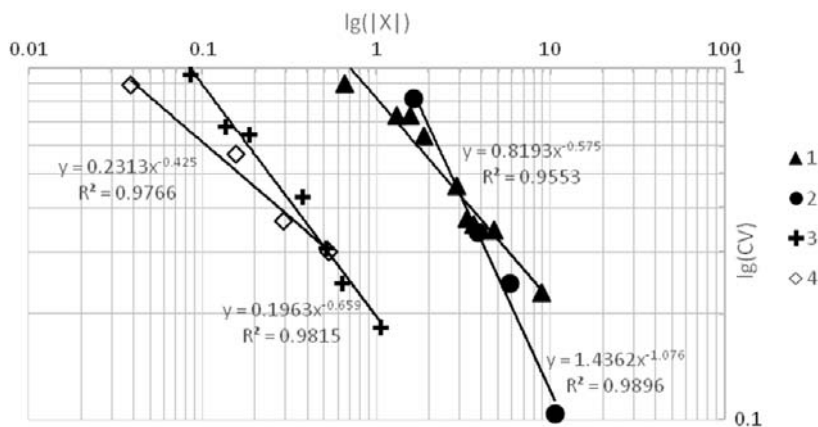
Высокая изменчивость скорости фильтрации мидий, по всей видимости, была связана с условиями эксперимента – повышенной температурой воды и относительно высокой концентрацией водорослей в воде, достигавшей $0,3 - 0,5 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$.

На рис.1 в двойном логарифмическом масштабе показаны зависимости коэффициента вариации от среднего значения скоростей роста и фильтрации, построенные по данным табл.1.

Отображенные на диаграмме точки хорошо аппроксимируются степенной зависимостью $CV = a \cdot |x|^b$, где $|x|$ – средняя скорость линейного роста ($\text{мм}\cdot\text{мес.}^{-1}$), средняя скорость удельного весового роста (мес.^{-1}) либо средняя скорость фильтрации ($\text{л}\cdot\text{ч}^{-1}$), рассчитанные по группе.

Степенная зависимость коэффициента вариации от средней скорости линейного роста мидий *M. galloprovincialis* размерных групп 30 и 50 мм с показателем функции – 0,47 получена нами также по данным [4] (рис.2, а).

При анализе опубликованных данных по удельной скорости фильтрации *D. polymorpha*[5], удельной скорости фильтрации и дыхания *M. edulis*



Р и с . 1. Зависимость коэффициентов вариации у *M. galloprovincialis* от средних значений функциональных характеристик: скорости линейного роста ($\text{мм}\cdot\text{мес.}^{-1}$) в 2015 г. (1) и 2008 г. (2); скорости удельного весового роста (мес.^{-1}) в 2015 г. (3); скорости фильтрации ($\text{л}\cdot\text{ч}^{-1}$) (4).

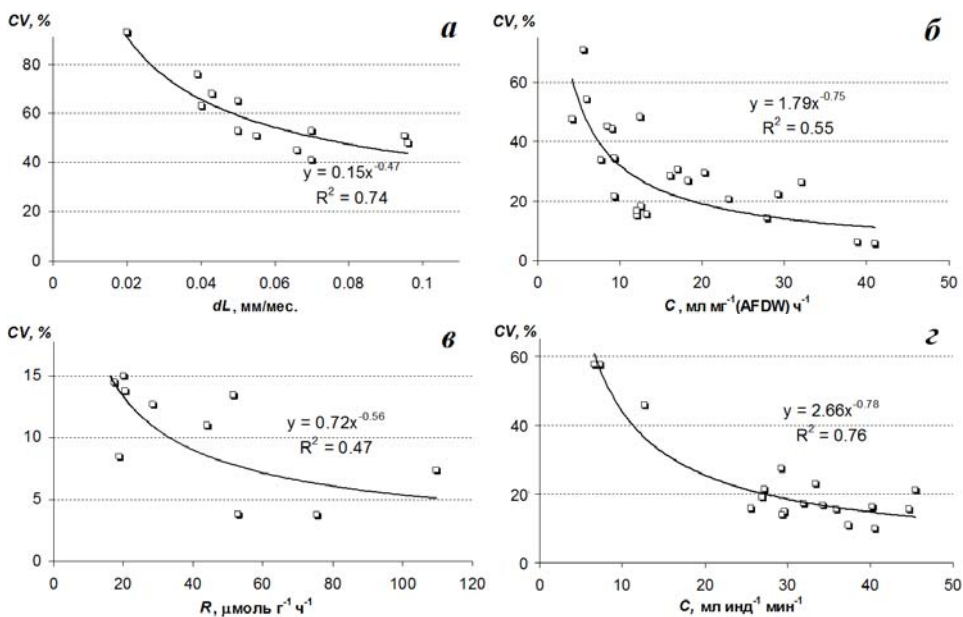
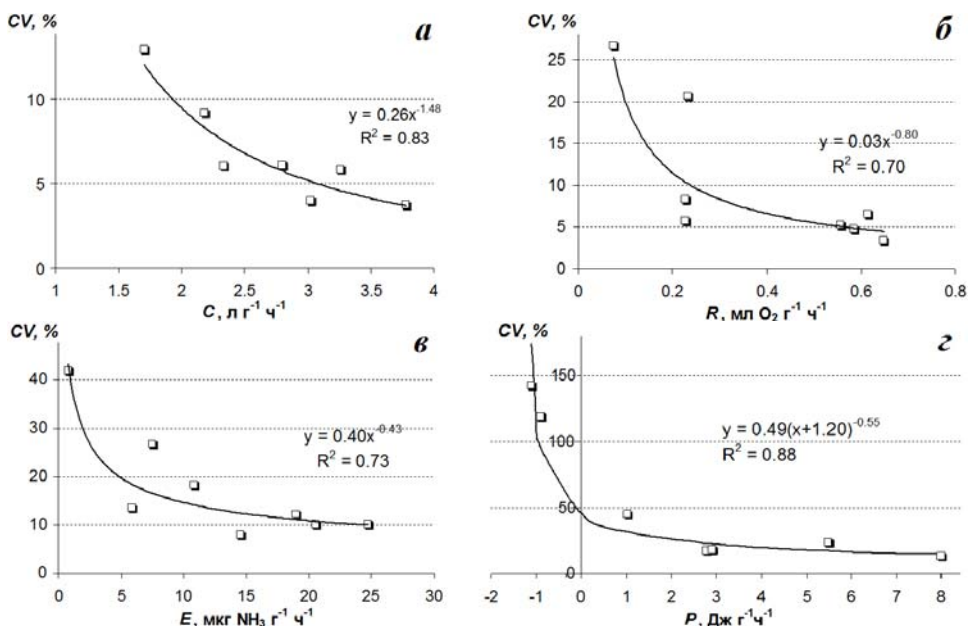


Рис. 2. Зависимость коэффициента вариации от средней скорости линейного роста 30 и 50 мм *M. galloprovincialis* [4] (а); от удельной (относительно сухой беззольной массы мягких тканей тела) скорости фильтрации *D. polymorpha* [5] (б); от удельной скорости дыхания *M. edulis* [7] (в); от удельной скорости фильтрации *M. edulis* [6] (з).

[6, 7] были получены похожие степенные зависимости коэффициентов вариации от среднего значения функциональной характеристики (рис.2). В то же время данные по скорости фильтрации, приведенные в [8], не указывают на наличие степенной зависимости коэффициента вариации от средней скорости в выборке. Здесь необходимо обратить внимание на то, что средние скорости в экспериментах, обсуждаемых в [8], были относительно близки друг другу, т.е. эксперименты проводились при схожих внешних условиях, тогда как наблюдения, приведенные в [6], выполнялись в существенно различающихся условиях по солености воды. Соответственно, диапазон средних скоростей фильтрации в данных [8] составлял 7 (мл·мин⁻¹·инд⁻¹), а в [6] – 39 (мл·мин⁻¹·инд⁻¹). По нашему мнению, этим и объясняется кажущееся противоречие.

В [9] приведены статистические характеристики составляющих энергетического баланса мидий *M. edulis* из природной популяции фьорда Lange-sund, Норвегия. В эксперименте участвовали четыре выборки, каждая по 16 примерно одинаковых моллюсков, перенесенных в лабораторию из четырех биотопов, отличающихся степенью загрязненности, а также четыре выборки мидий, взятых из экспериментальных бассейнов с различным содержанием в воде меди и ароматических углеводородов. Далее в лабораторных условиях измерялись скорости фильтрации, дыхания, выделения аммония и вычислялись составляющие энергетического баланса мидий во всех 8 выборках. На рис.3 представлены зависимости коэффициента вариации, рассчитанные по приведенным в [9] данным, для измеренных скоростей фильтрации (С),



Р и с. 3. Зависимость коэффициента вариации у *M. edulis* от средней величины: скорости фильтрации (а), скорости потребления кислорода (б), скорости экскреции аммония (в) и продукционной составляющей энергетического баланса (з), рассчитанные по данным [9].

потребления кислорода (R) и выделения аммония (E). Коэффициент вариации в данном эксперименте был минимален для скорости фильтрации, т.е. по данному признаку мидии в выборках различались меньше, чем по скорости дыхания и выделения аммония.

Особенно наглядно индивидуальная изменчивость проявилась в продукционной составляющей энергетического баланса – той части усвоенной энергии, которая используется моллюском на рост (рис.3, з). В группах с отрицательным средним значением этой величины коэффициент вариации достигал 140 %, что говорит о том, что даже в таких неблагоприятных условиях в небольшой выборке (16 экз.) обнаруживались особи с положительными показателями продукции.

Выводы. В экспериментах с двусторчатыми моллюсками *M. galloprovincialis*, *M. edulis* и *D. polymorpha* наблюдалась степенная зависимость коэффициента вариации от средних значений функциональных характеристик моллюсков – скорости роста, фильтрации, дыхания, экскреции и затрат энергии на продукцию. Показатель степенной функции для всех рассмотренных функциональных характеристик колебался в пределах от $-0,3$ до $-1,0$.

При значительном уменьшении средних значений скорости роста и фильтрации, что свидетельствует о неблагоприятных условиях функционирования моллюсков, коэффициент вариации в выборке мог достигать 90 %, т.е. выборка становилась неоднородной по данным параметрам, а индивидуальная изменчивость у моллюсков – более выраженной. При возобновлении благоприятных условий выборка вновь становилась однородной. Таким образом, уровень индивидуальной изменчивости скорости роста и фильтра-

ции моллюсков, находящихся примерно на одной стадии развития, может являться показателем благоприятности условий внешней среды.

Полученные данные следует учитывать при планировании натуральных наблюдений и экспериментов, в селекционных исследованиях и при математическом моделировании функционирования поселений *Bivalvia*.

Авторы благодарны С.В.Щурову за поставку моллюсков для экспериментов, а также сотрудникам отдела биотехнологий и фиторесурсов ФГБУН ИМБИ и отдела биогеохимии моря ФГБУН МГИ за предоставление возможности проведения лабораторных исследований.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 0827-2018-0004 «Комплексные междисциплинарные исследования океанологических процессов, определяющих функционирование и эволюцию экосистем прибрежных зон Черного и Азовского морей».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Huston M., DeAngelis D., Post W.* New computer models unify ecological theory // *BioScience*.–1988.– № 38.– P.682-691.
2. *Васечкина Е.Ф., Филиппова Т.А.* Индивидуум-ориентированное моделирование морских экосистем // *Экология. Экономика. Информатика. Сборник статей: в 2-х т. Т.1. Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем. Вып.2.*– Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2017.– С.165-177.
3. *Казанкова И.И., Васечкина Е.Ф.* Индивидуальная изменчивость функциональных характеристик мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в экспериментах // VIII Всеросс. научн. конф. по промысловым беспозвоночным. Калининград, 2 – 5.09 2015 г.– Калининград, 2015.– С.264-266.
4. *Челядина Н.С.* Индивидуальная изменчивость роста и морфометрических параметров *Mytilus galloprovincialis* Lam. с различной окраской раковины // VII междунар. научн. конф. «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона». Керчь, 20-23.06 2012 г.– Керчь, 2012.– т.2.– С.110-113.
5. *Fanslow D.L., Nalepa T.F., Lang G.A.* Filtration rates of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on natural seston from Saginaw Bay // *Lake Huron Journal of Great Lakes Research*.– 1995.– 21.– P.489-500.
6. *Riisgard H.U., Lüskow F., Pleissner D., Lundgreen K., López M.Á.P.* Effect of salinity on filtration rates of mussels *Mytilusedulis* with special emphasis on dwarfed mussels from the low-saline Central Baltic Sea // *Helgoland Marine Research*.– 2013. – v.67.– P.347. <https://doi.org/10.1007/s10152-013-0347-2>
7. *Jansen H.M.* Bivalve nutrient cycling – Nutrient turnover by suspended mussel communities in oligotrophic fjords / Thesis, 2012.– Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.– 152 p.
8. *Riisgard H.U., Egede P.P., Saavedra I.B.* Feeding behaviour of the mussel, *Mytilusedulis*: new observations, with a minireview of current knowledge // *J. Mar. Biol.*– 2011. – v.2011. – Article ID 312459, 13 pages. [doi:10.1155/2011/312459](https://doi.org/10.1155/2011/312459).
9. *Widdows J., Johnson D.* Physiological energetics of *Mytilusedulis*: Scope for Growth // *Mar. Ecol. Prog. Ser.*– 1988.– v.46.– P.113-121.
10. *Боровков А.Б., Геворгуз П.Г.* Продуктивность *Spirulinaplatensis* и *Tetraselmisviridis* при использовании различных методов культивирования // *Экология моря*.– 2005.– вып.70.– С.9-13.

11. *Coughlan J.* The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions // *Marine Biol.*– 1969.– № 2.– P.356-358.
12. *Урбах В.Ю.* Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях.– М.: Изд-во «Медицина», 1975.– 294 с.
13. *Казанкова И.И.* Рост мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. у Южного берега Крыма и в Севастопольской бухте в 2008 – 2012 гг. // Системы контроля окружающей среды.– Севастополь, 2012.– вып.18.– С.172-176.

Материал поступил в редакцию 16.01.2018 г.
После доработки 26.02.2018 г.

Е.Ф.Васечкина, И.И.Казанкова

INDIVIDUAL VARIABILITY OF RATE OF PHYSIOLOGICAL PROCESSES IN BIVALVE MUSSELS

The variability of the functional parameters of bivalve mussels is studied on the basis of own and literary experimental data. The measurements of filtration rates, respiration, excretion, production energy, linear and weight growth of mussels functioning under different conditions are analyzed. A power-law dependence of the coefficient of variation of measurements on the average value in the sample was revealed. The power factor for all parameters varied from – 0.3 to – 1.0.

KEYWORDS: ecological modeling, coefficient of variation, filtration rate, respiration, excretion, growth