

Е.Ф.Васечкина<sup>1</sup>, И.И.Казанкова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Морской гидрофизический институт РАН, г.Севастополь

<sup>2</sup>Институт природно-технических систем, г.Севастополь

## ИЗМЕНЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У МИДИЙ В ДРУЗАХ

На основе собственных экспериментов и анализа опубликованных данных изучается снижение физиологической активности мидий в друзах. Показано, что наибольшее влияние агрегированное положение оказывает на скорости фильтрации и дыхания. У одного и того же моллюска скорость фильтрации в друзе может быть в 2 – 3 раза меньше, чем в одиночном состоянии. Скорости линейного и весового роста, а также интенсивность экскреции аммония и фосфатов у мидий в друзах и в одиночном состоянии значимо не различаются.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** экологическое моделирование, скорости фильтрации, дыхания, экскреции, роста, *Mytilus galloprovincialis*

doi: 10.22449/2413-5577-2019-1-96-104

В условиях интенсивного выращивания гидробионтов в марикультуре их жизнедеятельность проходит при повышенной плотности расположения в пространстве. Вопрос, как это может отражаться на скорости их физиологических процессов, в настоящее время остается малоизученным. Имитационные математические модели, созданные для планирования и управления системами, включающими различные культивируемые организмы, как правило, не учитывают особенности их функционирования в агрегациях [1 – 5]. Ранее нами была создана модель, численно имитирующая рост черноморской *Mytilus galloprovincialis* Lam. на искусственном субстрате с использованием осредненных скоростей протекания физиологических процессов, полученных в лабораторных экспериментах с отдельными особями [5]. Как было показано в [6], для описания функционирования сообщества, возникающего на носителях морской фермы, эти данные не совсем корректны. Поэтому важно оценить влияние агрегированности, которая является естественным состоянием мидии, и подкорректировать эмпирические зависимости, описывающие функционирование отдельных особей моллюска.

Целью нашего исследования было выявить влияние агрегированности на скорости фильтрации и роста мидии *M. galloprovincialis*.

**Материал и методы.** Лабораторное исследование влияния агрегированности мидий на скорость фильтрации. Из природных популяций были отобраны 6 групп близких по размерам мидий длиной: 9 – 12 мм (16 экз.), 13 – 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.). До начала эксперимента мидии выдерживались сутки в профильтрованной морской воде. Затем с каждой из групп в двух повторностях проводили эксперименты по определению скоростей

© Е.Ф.Васечкина, И.И.Казанкова, 2019

*Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2019. вып.1. С.96-104.*

филтрации мидий в одиночном состоянии (в дальнейшем будем их называть «одиночными» мидиями») и в друзах. Скорость филтрации определяли по скорости осветления мидиями объема воды, содержащей кормовую взвесь, в качестве которой использовали микроводоросль *Tetraselmisviridis*. С помощью фотоэлектроколориметра КФК-3 измеряли оптическую плотность при длине волны 750 нм как косвенный показатель биомассы водорослей. Замеры проводили в кювете длиной 10 см. Оптическая плотность морской воды фиксировалась до и после окончания экспозиции. Переход от единиц оптической плотности ( $D_{750}$ ) к величине сухого веса взвеси  $D$  осуществляли посредством эмпирического коэффициента.

По окончании эксперимента с одиночными особями, длившегося в течение часа, мидий помещали в хлопчатобумажную сетку и подвешивали в емкость с профильтрованной морской водой на сутки. В течение этого времени моллюски сцеплялись между собой, образуя друзу, которую на следующий день помещали в сосуд с кормовой взвесью той же оптической плотности, что и в эксперименте с одиночными мидиями. Объем воды при этом был увеличен пропорционально количеству мидий в друзе. Экспозиция также занимала один час, после чего производились измерения оптической плотности воды и расчет скорости филтрации. Эксперименты проводились при температуре воды 23 – 26 °С.

Для вывода расчетной формулы скорости филтрации  $C$  (л/ч) использовали уравнение, описывающее изменение концентрации сестона в емкости объемом  $V$  (л), содержащем  $n$  мидий [7]:

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

где  $D$  – концентрация сестона в экспериментальном сосуде,  $\alpha$  – скорость осаждения частиц, которая в нашем эксперименте приравнивалась к нулю.

*Исследование влияния агрегированности поселений мидий на скорость их линейного и весового роста в природных условиях.* Эксперимент выполнялся в Мартыновой бухте г.Севастополя. Из поселений мидий, культивируемых на искусственных субстратах, принадлежащих ООО НИО «Марикультура», отобрали 140 экземпляров размерной группы 15 – 20 мм. Были измерены длина и высота их раковин, а также сырой вес – мидий взвешивали сразу же после извлечения их из воды, при этом створки моллюсков были плотно закрыты. Затем выборка была поделена на 7 групп по 20 особей в каждой. Две группы использовали для оценки средней скорости роста моллюсков, выращиваемых изолированно друг от друга. Остальные группы предназначались для оценки скорости роста мидий в друзе. При экспозиции в море одиночные мидии были расположены в садках по два экземпляра, другие группы моллюсков были помещены в хлопчатобумажные сетчатые мешочки, в которых сразу после вывешивания в море мидии сцепливались между собой биссусными нитями, образуя друзы. Все группы были выставлены в море вблизи берега на экспериментальных коллекторах на срок с июля по ноябрь. Ежемесячно проводили измерения их линейного и весового прироста, по полученным данным рассчитывали средние скорости роста, стандартные отклонения и коэффициенты вариации.

Скорость линейного роста мидии рассчитывали по формуле:

$$dL = \frac{30}{\Delta t} \sqrt{(\Delta L_1)^2 + (\Delta L_2)^2},$$

где  $\Delta L_1$  и  $\Delta L_2$  – прирост длины и высоты раковины моллюска,  $\Delta t$  – время экспозиции коллекторов в море. По данным измерений сырого веса вычисляли удельную весовую скорость роста моллюсков:

$$dW = \frac{30}{\Delta t} \frac{\Delta W}{0,5(W_b + W_e)},$$

где  $\Delta W$  – весовой прирост,  $W_b$  и  $W_e$  – начальное и конечное измерение сырого веса особи.

Для одиночных мидий и друз вычислялся также коэффициент смертности  $m$  (1/мес.), который также может зависеть от степени агрегированности.

**Результаты.** *Лабораторное исследование влияния агрегированности мидий на скорость фильтрации.* Поскольку все выборки были малыми, для снижения относительной погрешности определения среднего проведенные измерения группировали по критерию близости измеренной скорости фильтрации. Следуя методике [8], рассчитывали средние и стандартные ошибки определения среднего по группам.

В табл.1 представлено отношение средней скорости фильтрации одиночных мидий к средней скорости фильтрации в друзах.

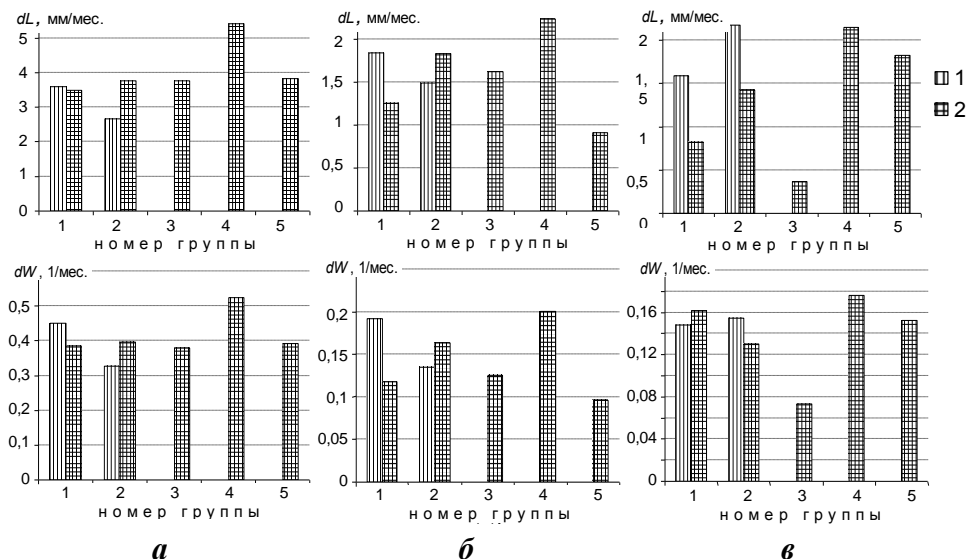
Результаты показывают, что во всех группах это отношение меньше единицы. Для трех групп, т.е. в 75 % случаев, скорость фильтрации в друзах выходит за границы доверительного интервала скорости фильтрации одиночных мидий ( $C_o \pm E_{C_o}$ ). Только во второй группе эта величина попадает в доверительный интервал, т.е. значимо не отличается от средней скорости фильтрации одиночных мидий. Из полученных данных следует, что в скоплениях интенсивность фильтрации мидий может быть на 50 – 60 % ниже, чем у мидий, расположенных изолированно.

*Скорость роста мидий в одиночном состоянии и в друзах в природных условиях.* На диаграммах рис.1 показаны средние скорости линейного и весового роста моллюсков в группах одиночных мидий и в друзах за разные отрезки времени. Наибольшие значения скорости роста наблюдались в июле

Т а б л и ц а 1. Статистические характеристики в экспериментах по определению скоростей фильтрации мидий в одиночном состоянии и в друзах.

№ гр.	$L$ , мм	$N_o$	$C_o$	$\sigma$	$CV$	$E_{C_o}$	$C_o - E_{C_o}$	$C_a$	$C_a/C_o$
1	35 – 38	20	0,0355	0,0235	0,66	0,0110	0,0245	0,0138	0,3874
2	13 – 25	72	0,1453	0,0816	0,56	0,0192	0,1261	0,1356	0,9331
3	13 – 25	72	0,2924	0,0987	0,34	0,0233	0,2692	0,1659	0,5673
4	9 – 12	16	0,5296	0,1618	0,31	0,0862	0,4434	0,0867	0,1638

Примечание:  $L$  – диапазон длины мидий в группе,  $N_o$  – число измерений в группе одиночных мидий,  $C_o$  – средняя скорость в группе одиночных мидий,  $\sigma$  – стандартное отклонение,  $CV$  – коэффициент вариации в группе,  $E_{C_o}$  – стандартная ошибка среднего,  $C_a$  – средняя скорость фильтрации в друзах.



Р и с . 1 . Средние скорости линейного (*сверху*) и весового (*снизу*) роста мидий в одиночном состоянии (1) и в друзах (2) в интервалах времени: июль – август (а); август – сентябрь (б); сентябрь – ноябрь (в).

– августе, в последующие периоды рост уменьшился более, чем в два раза.

Диаграммы линейного и весового роста (рис.1) качественно похожи, что говорит о достаточной точности методики измерений сырого веса моллюсков. Обращает на себя внимание большая межгрупповая изменчивость исследуемых параметров, особенно у агрегированных мидий. Наибольшее межгрупповое различие наблюдалось в ноябре, когда средняя скорость роста была минимальной. Для определения достоверности различия средних значений скорости роста применялся критерий Стьюдента (табл.2). Расчеты показали, что рост мидий в друзах был значимо выше (при уровне значимости 0,1 %), чем у одиночных мидий в июле-августе, когда наблюдался наиболее интенсивный рост моллюсков (рис.2).

Во втором и третьем периодах (август – ноябрь), как видно из табл.1 и рис.2, значимого различия между скоростями роста одиночных мидий и мидий в друзах не наблюдалось. Таким образом, можно предположить, что, по крайней мере, в периоды интенсивного роста агрегированное состояние мидий обеспечивает более благоприятные условия и способствует увеличению скорости весового и линейного роста.

Средний коэффициент смертности мидий в агрегациях и у одиночных мидий был практически одинаковым и составлял 0,06 и 0,05 соответственно, что позволяет исключить влияние смертности в условиях проведенного эксперимента на скорость роста мидий вследствие изменения плотности друз.

**Обсуждение.** Полученный нами результат по соотношению скоростей фильтрации мидий в одиночном состоянии и в друзе не противоречит результатам ранее выполненных исследований интенсивности дыхания мидий в агрегациях. В ходе измерений скорости потребления кислорода мидиями, описанных в [9], экспериментальных моллюсков вначале помещали в отдельные склянки объемом 250 мл, а затем пересаживали всех вместе в большой

Таблица 2. Статистические характеристики в экспериментах по определению скоростей роста одиночных мидий и в друзах.

месяц	$N_o$	$dW_o$	$E_{W_o}$	$N_a$	$dW_a$	$E_{W_a}$	$t$	$t_a$
удельная скорость весового роста, 1/мес.								
июль – август	33	0,3907	0,0662	96	0,5262	0,0399	3,4464	2,60
август – сентябрь	33	0,1644	0,0386	85	0,1620	0,0255	0,1013	2,60
сентябрь – ноябрь	30	0,1578	0,0430	60	0,1715	0,0296	0,5303	2,63
линейная скорость роста, мм/мес.								
июль – август	33	3,1478	0,7363	96	5,1563	0,4219	4,7700	2,60
август – сентябрь	33	1,6750	0,4634	85	1,8346	0,2454	0,6527	2,60
сентябрь – ноябрь	30	1,9389	0,0430	60	1,8381	0,0296	0,3596	2,63

Примечание:  $N_o$ ,  $N_a$  – число измерений в группе одиночных мидий и в друзах соответственно;  $E_{W_o}$ ,  $E_{W_a}$  – стандартные ошибки определения средних удельных скоростей весового роста  $dW_o$  и  $dW_a$  одиночных мидий и в друзах соответственно;  $E_{L_o}$ ,  $E_{L_a}$  – стандартные ошибки определения средних удельных скоростей линейного роста  $dL_o$  и  $dL_a$ ,  $t$  – критерий Стьюдента,  $t_a$  – табличное значение критерия при уровне значимости 99 %.

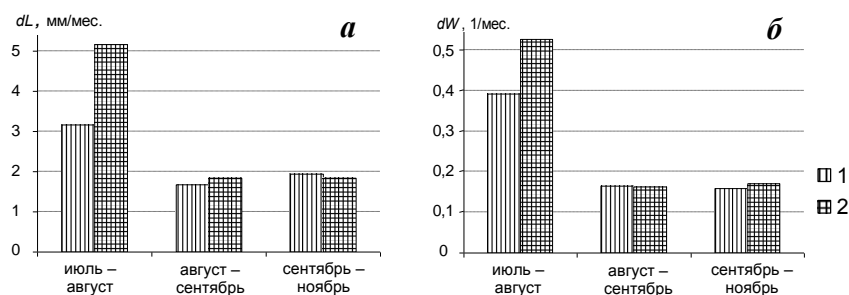


Рис. 2. Средние скорости линейного роста мидий (а) и средние удельные скорости весового роста (б) (скорости роста одиночных мидий (1), осредненные по всем друзам (2)).

сосуд, при этом объем воды, приходящий на одну мидию, увеличивался в 1,25 раза. В 80 % экспериментов отношение скорости потребления кислорода у мидий в агрегациях к таковой у одиночных мидий ( $R_a/R_o$ ) было меньше единицы, средняя величина – 0,92, минимум – 0,45. В экспериментах, где объем воды на одну мидию в агрегации был в два раза меньше, чем объем воды в склянках с одиночными мидиями (125 и 250 мл), скорость дыхания агрегированных мидий была стабильно ниже, чем у одиночных мидий и среднее соотношение  $R_a/R_o$  уменьшалось до 0,77.

Выполненные эксперименты с *M. edulis* по измерению в натуральных условиях интенсивности таких физиологических процессов как фильтрация, дыхание, выделение аммония и фосфатов показали, что наибольшие функциональные различия между особями, находящимися в одиночном состоянии и в друзе, наблюдаются в скоростях дыхания и фильтрации [6]. Скорости фильтрации обособленных моллюсков могут в 2 – 3 раза превышать по-

казатели, фиксируемые в скоплении мидий. Скорость дыхания одиночных моллюсков, измеренная в ходе экспериментов [6], была выше, чем в скоплении или существенно не различалась. В аналогичном исследовании, выполненном с участием пресноводной униониды *Elliptiocomplanata*, авторы приходят к такому же выводу [10].

При исследовании скорости роста мидий разной степени агрегированности естественно предположение о том, что изолированные моллюски растут быстрее, чем в друзах, поскольку не конкурируют с соседями и лучше обеспечены кормом и кислородом. Однако полученные нами результаты свидетельствуют о том, что продукционная энергия мидий в одиночном и агрегированном состоянии либо примерно одинакова, либо мидии в друзах обладают преимуществом по сравнению с одиночными особями при прочих равных условиях. Для объяснения полученного феномена рассмотрим более подробно составляющие энергетического баланса отдельной особи.

В соответствии с уравнением энергетического баланса живых организмов продукционная энергия (кал/сут):

$$P = A - R - E,$$

где  $A$  – ассимилированная энергия,  $R$  – затраты на основной обмен,  $E$  – экскретируемая энергия, теряемая моллюском вместе с жидкими выделениями. Ассимилированная энергия пропорциональна потреблению

$$I = C K_d D,$$

где  $C$  – скорость фильтрации,  $D$  – концентрация и  $K_d$  – калорийность пищевой взвеси. Таким образом, можно записать

$$P = A_e C K_d D - R - E,$$

где  $A_e$  – коэффициент ассимиляции.

Примем, что коэффициенты ассимиляции отдельных организмов, находящихся в одних и тех же условиях, достаточно близки. Поскольку в условиях эксперимента по сравнению со скоростями роста концентрация взвеси в окружающей среде для одиночных и агрегированных мидий была одинакова, а скорость фильтрации агрегированных мидий ниже, чем одиночных, при равенстве продукционной энергии одиночных и агрегированных мидий должно выполняться соотношение  $(R + E)_a < (R + E)_o$ .

Согласно [11], экскреция зависит от веса моллюска и концентрации кормовой взвеси, и уровень экскретируемой энергии на порядок ниже затрат на основной обмен. Анализ результатов натуральных экспериментов в [6] показывает, что экскреция аммония и фосфатов практически не зависит от того, находятся мидии в скоплении или изолированы. Опираясь на эти данные, с достаточной точностью можно записать, что  $R_a < R_o$ . Этот результат не противоречит выводу работ [12, 13], согласно которому зависимость удельных затрат особей на основной обмен от плотности их скоплений характерна для живых организмов, в том числе и для гидробионтов.

Снижение физиологических функций организмов в агрегации можно объяснить тем, что в агрегации, по сравнению с изолированными особями, уменьшается отношение площади поверхности соприкосновения организмов с окружающей средой к их объему. Уменьшение доступного объема

жизненного пространства в скоплении ограничивает возможности организма по изъятию из окружающей среды необходимых веществ и энергии. Логично предположить, что данный эффект более ярко проявляется у моллюсков из ценоза обрастания, где они образуют очень густые скопления. Отсюда может следовать, что изменение физиологических процессов у организмов при формировании их скоплений является адаптивным процессом.

С другой стороны, друза моллюсков может иметь преимущество перед одиночными особями в процессе взаимодействия с окружающей средой. В условиях слабого течения, сопровождающихся накоплением продуктов обмена и уменьшением парциального давления кислорода, мидии могут создавать поток воды нужной скорости за счет согласованных движений створок. (Элементы этой согласованности описаны в [14]). При этом энергетические затраты мидий за счет этих согласованных действий будут ниже, чем у одиночных мидий. Этим можно объяснить полученные нами результаты, свидетельствующие об отсутствии эффекта увеличения скорости роста обособленных моллюсков, по сравнению с ростом в скоплениях.

Значительные межгрупповые различия по исследуемым параметрам, по нашему мнению, могут быть связаны не только с индивидуальной изменчивостью особей, которая сильнее проявляется в неблагоприятных условиях [15], но и с «индивидуальными» особенностями каждой из друз. Процесс их формирования еще недостаточно изучен, и ряд исследователей считает, что он является следствием активных поведенческих реакций моллюсков [16].

**Заключение.** Описанный выше феномен влияния агрегированности на интенсивность физиологических процессов и роста моллюсков необходимо учитывать при моделировании функционирования множества моллюсков на коллекторах мидийной фермы для более адекватного количественного описания потоков вещества и энергии между марихозяйством и природной экосистемой и расчета экологической емкости района его размещения. Для построения надежных эмпирических зависимостей, описывающих процесс функционирования мидий в агрегациях, требуется проведение дополнительных лабораторных экспериментов по измерению скоростей фильтрации и дыхания и скорости роста моллюсков при варьировании внешних условий – температуры, концентрации взвеси, скорости течения, плотности друз.

Полученные данные об уменьшении скорости фильтрации мидий в друзах по сравнению с изолированными моллюсками не противоречат результатам, описанным в других исследованиях.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 0827-2018-0004 «Комплексные междисциплинарные исследования океанологических процессов» и при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ (18-05-80028).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Chopin T., Robinson S.M.C., Troell M., Neori A., Buschmann A.H., Fang J.* Multitrophic integration for sustainable marine aquaculture / *The Encyclopedia of Ecology*. v.3. Ecological engineering / Eds S.E.Jorgensen, B.D.Fath.– v.5.– Oxford: Elsevier, 2008.– P.2463-2475.

2. *Buck B.H., Nevejan N., Wille M., Chambers M., Chopin T.* Offshore and multi-use aquaculture with extractive species: seaweeds and bivalves / Aquaculture perspective of multi-use sites in the open ocean: the untapped potential for marine resources in the anthropocene, aquaculture perspective of multi-use sites in the open ocean: the untapped potential for marine resources in the anthropocene / Eds B.Buck, R.Langan.– Springer International Publishing, 2017.– 47 p.
3. *Васечкина Е.Ф.* Концепция информационной технологии поддержки устойчивого развития марикультуры в прибрежной зоне Крыма // Системы контроля окружающей среды.– Севастополь: Изд-во МГИ НАНУ, 2011.– вып.15.– С.139-142.
4. *Васечкина Е.Ф.* Объектно-ориентированная модель поликультуры «мидии – макрофиты» в прибрежной зоне Крыма // Системы контроля окружающей среды.– Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014.– вып.20.– С.220-225.
5. *Васечкина Е.Ф., Казанкова И.И.* Математическое моделирование роста и развития мидии *Mytilis galloprovincialis* на искусственном субстрате // Океанология.– 2014.– т.54, № 6.– С.1-9.
6. *Jansen H.M.* Bivalve nutrient cycling – Nutrient turnover by suspended mussel communities in oligotrophic fjords / Thesis.– Wageningen University, Wageningen, The Netherlands, 2012.– 152 p.
7. *Coughlan J.* The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions // Mar. Bio.– 1969.– № 2.– P.356-358.
8. *Урбах В.Ю.* Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях.– М.: Изд-во «Медицина», 1975.– 294 с.
9. *Брайко В.Д.* Дыхание мидий в зависимости от размеров респирометров // Биология моря.– 1979.– вып.48.– С.15-21.
10. *Paterson C.G.* Effect of aggregation on the respiration rate of the freshwater unionid bivalve *Elliptio complanata* (Solander) // Freshwat. Inv. Biol.– 1983.– 2.– P.139-146.
11. *Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В.* Функциональные характеристики типовой мидийной фермы // Рыбное хозяйство Украины.– 2011.– № 5.– С.48-55.
12. *Хайлов К.М., Попов А.Е.* Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря.– 1983.– № 15.– С.3-15.
13. *Хайлов К.М., Празукин А.В., Минкина Н.И., Павлова Е.В.* Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи современной биологии.– 1999.– т.119, № 1.– С.3-14.
14. *Фролова Н.С., Степанюк И.А., Муравейко В.М., Емелина А.В., Левачева Н.А., Строганова О.А.* Особенности поведения баренцевоморских мидий в условиях лабораторного эксперимента // SCI-ARTICLE.RU.– 2016.– № 37. <http://sci-article.ru/stat.php?i=1468619708>
15. *Васечкина Е.Ф., Казанкова И.И.* Индивидуальная изменчивость скоростей протекания физиологических процессов у двустворчатых моллюсков // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых вод моря.– 2018.– вып.1.– С.23-31.
16. *Лезин П.А.* Особенности агрегативного поведения и пространственная организация друз беломорской мидии *Mytilisedulis* / Автореф. дисс. ... уч. ст. к. б. н.– С.-Пб.: Зоологический ин-т РАН, 2009.– 25 с.

Материал поступил в редакцию 02.07.2018 г.  
После доработки 07.09.2018 г.



E.F.Vasechkina, I.I.Kazankova

**CHANGE OF INTENSITY OF PHYSIOLOGICAL PROCESSES  
FOR MUSSELS IN DRUSES**

Based on own experiments and analysis of published data, a decrease in the physiological activity of mussels in druses is studied. It is shown that the aggregate position has the greatest effect on filtration and respiration rates. In the same mollusk, the filtration rate in the druses can be 2 to 3 times less than in the solitary state. The rates of linear and weight growth, as well as the intensity of ammonium and phosphate excretion for mussels in druses and in a single state are not significantly different.

**KEYWORDS:** environmental modeling, filtration rates, respiration, excretion, growth, *Mytilus galloprovincialis*