

УДК 594.124

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА МИДИЕЙ ОБЫКНОВЕННОЙ *Mytilus edulis* БЕЛОГО МОРЯ

© 2004 г. А. А. Зотин, Н. Д. Озернюк

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, 119334 Москва, ул. Вавилова, 26

E-mail: aazotin@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2004 г.

Измерена скорость потребления кислорода у беломорских мидий *Mytilus edulis* разных возрастов. Показано, что интенсивность потребления кислорода мидий уменьшается с возрастом в соответствии с формулой: $\dot{q}_{O_2} = 40.1/(1 - e^{-0.194t})$, где \dot{q}_{O_2} – интенсивность дыхания, t – возраст. Определены также аллометрические коэффициенты зависимости скорости потребления кислорода от массы мягких тканей.

Скорость потребления кислорода, будучи интегральным показателем метаболизма, позволяет определять физиологическое состояние организма в различных экологических условиях. Потребление кислорода мидиями, как и другими моллюсками, зависит от ряда внутренних и внешних факторов. Внутренние факторы (стадия развития и связанная с ней масса тела, стадия полового цикла) и внешние (географическая широта, сезонность, температурные колебания, особенности питания, насыщенность воды кислородом, приливно-отливные условия) влияют на скорость потребления кислорода (Thompson, Bayne, 1972; Bayne *et al.*, 1973; Брайко, Дерешкевич, 1978; Famme, 1980; Hamburger *et al.*, 1983; Сухотин, 1988). Естественно, что интенсивность дыхания связана с особенностями роста моллюсков. Поскольку динамика интенсивности дыхания в зависимости от массы тела описывается аллометрической зависимостью вида $\dot{q}_{O_2} = aM^{-b}$, где \dot{q}_{O_2} – интенсивность дыхания; M – общая масса тела; a и b – константы, характер изменения дыхания на разных этапах онтогенеза и в различных условиях среды можно описать изменением данных констант.

Особого внимания заслуживает анализ онтогенетической динамики потребления кислорода, когда на ранних стадиях развития происходит формирование механизмов потребления кислорода животным, связанное с дифференцировкой аппарата энергообеспечения. Известно, что энергетические процессы в раннем онтогенезе имеют ряд особенностей. В частности, у низших позвоночных (Озернюк, 1985, 1992, 2000; Владимирова и др., 2000), а также у беспозвоночных, в том числе, и пресноводных моллюсков (Радзинская и др., 2003), интенсивность дыхания на ранних стадиях онтогенеза возрастает и снижается на более поздних этапах.

В данной работе было проведено изучение зависимости интенсивности дыхания от возраста мидии обыкновенной *Mytilus edulis* из Кандалакшского залива Белого моря. Этот район – граница ареала данного вида мидий (Кулаковский, Сухотин, 1986; Кулаковский, 2000). Поскольку темпы роста мидий в разных климатических районах отличаются (Зотин, Озернюк, 2004), сравнивался также уровень потребления кислорода этого вида моллюсков из разных районов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мидий *M. edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) собирали на литоральной зоне Белого моря в пределах пос. Умба (Мурманская обл., Терский р-н). Собранных моллюсков акклиматизировали к температуре 20°C в течение 1–3-х сут. Потребление кислорода измеряли при 20°C манометрическим методом по стандартной методике (Умбрейт и др., 1951). Измеряли также общую массу и массу мягких тканей моллюсков. Рассчитывали интенсивность дыхания – скорость потребления кислорода на 1 г массы мягких тканей.

Возраст мидий определяли путем подсчета количества годовых колец на поверхности раковины. Изменение интенсивности дыхания с возрастом аппроксимировали уравнением (Зотин, Владимирова, 2001):

$$\dot{q}_{O_2} = \frac{\dot{q}_{st}}{1 - e^{-ct}}, \quad (1)$$

где \dot{q}_{O_2} – интенсивность дыхания моллюска возраста t , \dot{q}_{st} – предельное значение (асимптота) интенсивности дыхания, c – константа.

Таблица 1. Среднее значение массы мягких тканей ($M_{\text{мт}}$), скорости потребления кислорода (\dot{Q}_{O_2}) и интенсивности дыхания (\dot{q}_{O_2}) для мидий разных возрастов (T), n – число измерений

T , год	$M_{\text{мт}}$, г	\dot{Q}_{O_2} , мкл $\text{O}_2/\text{ч}$	\dot{q}_{O_2} , мкл $\text{O}_2/\text{ч} \cdot \text{г}$	n
0+	$0.007 \pm 0.002^*$	2.42 ± 0.67	392.3 ± 59.6	6
1+	$0.033 \pm 0.005^*$	6.79 ± 0.87	231.8 ± 27.0	24
2+	0.19 ± 0.02	28.29 ± 1.99	156.9 ± 13.4	14
3+	0.44 ± 0.05	38.97 ± 2.79	92.1 ± 10.4	5
4+	0.96 ± 0.10	57.16 ± 7.15	62.1 ± 8.0	7
5+	1.57 ± 0.13	106.64 ± 9.59	71.5 ± 8.4	8
6+	2.14 ± 0.24	99.80 ± 11.55	49.0 ± 7.7	5
7+	2.25 ± 0.19	127.34 ± 6.49	57.8 ± 3.1	7
8+	2.91 ± 0.20	132.15 ± 9.07	46.1 ± 3.1	9
9+	3.53	166.75	47.2	1
11+	2.90	108.10	37.3	1

* Рассчитано по формуле: $M_{\text{мт}} = 0.22 M_{\text{общ}}$, где $M_{\text{мт}}$ – масса мягких тканей; $M_{\text{общ}}$ – общая масса моллюсков.

Статистическую обработку полученных данных проводили по методике, описанной ранее (Зотин, 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одной из проблем сопоставления скорости дыхания и массы двустворчатых моллюсков является проблема учета массы раковины. С одной стороны, раковина непосредственно не принимает участия в потреблении кислорода, с другой стороны, часть потребляемого кислорода используется для ее построения.

В дальнейшем мы будем приводить расчеты, используя массу мягких тканей моллюсков. Следует отметить, что отношение массы раковины (M_p) и массы мягких тканей ($M_{\text{мт}}$) к общей массе моллюсков ($M_{\text{общ}}$) не зависит от возраста животных и составляет приблизительно: $M_p/M_{\text{общ}} \approx 22\%$; $M_p/M_{\text{общ}} \approx 30\%$ (Кулаковский, Сухотин, 1986; Зотин, Озернюк, 2004). Эти соотношения можно использовать для пересчета значений интенсивности дыхания при необходимости учета массы раковины.

Средние значения массы мягких тканей, скорости и интенсивности дыхания для мидий разных возрастов приведены в табл. 1. Как видно из таблицы скорость потребления кислорода в процессе роста мидий возрастает, а интенсивность дыхания – уменьшается, что является обычным для подавляющего большинства видов животных (см. Зотин, Зотина, 1993). Ранее (Зотин, Владимирова, 2001) было показано, что зависимость интенсивности дыхания от возраста ряда пресноводных двустворчатых моллюсков может быть аппроксимировано уравнением (1). Это уравнение, выве-

денное на основании формул термодинамики живых систем, может быть также использовано для аппроксимации полученных нами данных (рис. 1) со следующими значениями коэффициентов:

$$\dot{q}_{\text{O}_2} = \frac{40.1}{1 - e^{-0.194t}}. \quad (2)$$

Несколько заниженные значения интенсивности дыхания для возраста 0+ по сравнению с ожидаемыми по уравнению (3), по-видимому, связаны с трудностью обнаружения наиболее мелких моллюсков этого возраста.

Как уже отмечалось, на самых ранних этапах онтогенеза у рыб и амфибий (Озернюк, 1985, 1992, 2000; Владимирова и др., 2000) интенсивность дыхания возрастает, а на более поздних – снижается. Для пресноводных моллюсков была

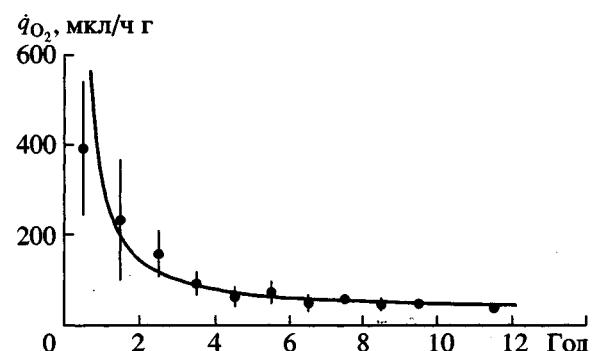


Рис. 1. Зависимость интенсивности дыхания (\dot{q}_{O_2}) баломорской мидии *M. edulis* от возраста (t). Линия – аппроксимация уравнением (2).

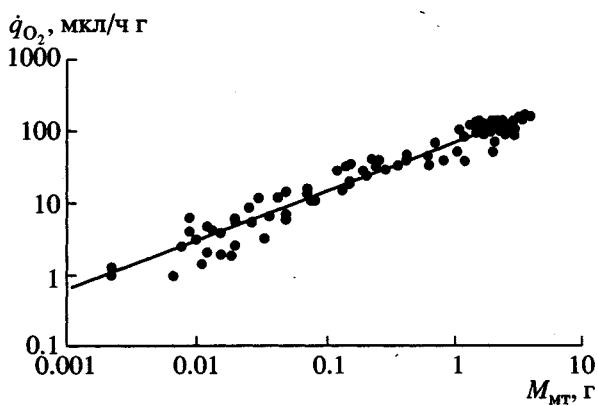


Рис. 2. Зависимость скорости потребления кислорода (\dot{Q}_{O_2}) беломорской мидии *M. edulis* от массы мягких тканей (M_{MT}). Линия – аппроксимация аллометрическим уравнением (3).

показана сходная зависимость: интенсивность дыхания беззубки *Anodonta piscinalis* (Bivalvia) возрасла от начала дробления до стадии гаструллы, а на более поздних этапах развития снижалась (Радзинская и др. 2003). В ходе развития речной живородки *Viviparus viviparus* (Gastropoda) интен-

сивность дыхания особей, развивающихся в половых путях самки, и на начальных этапах роста практически не менялась, а снижение этого показателя началось на наиболее поздних стадиях (Радзинская и др., 2003). В нашей работе самые ранние этапы развития мидий изучить не удалось.

Следует отметить, что сходное уравнение зависимости скорости потребления кислорода от возраста моллюсков (2) было получено для другого вида мидий *Crenomytilus grayanus* (Золотарев, Рябушко, 1977).

Зависимость скорости дыхания моллюсков (\dot{Q}_{O_2}) от массы мягких тканей (M_{MT}), представленная на рис. 2, может быть аппроксимирована аллометрическим уравнением (1) со следующими коэффициентами:

$$\dot{Q}_{O_2} = (68.6 \pm 2.7) M_{MT}^{0.68 \pm 0.02}. \quad (3)$$

Литературные данные показывают, что для мидий наблюдается сильная вариабельность значений аллометрических коэффициентов (табл. 2). Связать эту вариабельность с влиянием того или иного фактора в настоящее время не удается. По мнению ряда авторов (Read, 1962; Брайко, Дерешкевич, 1978; Солдатова, Эпштейн, 1981; Сухотин, 1988; Гудимов, 1989) значения коэффициен-

Таблица 2. Значения коэффициентов зависимости скорости дыхания от массы мягких тканей *M. edulis* (1) по данным разных авторов

Место обитания	a (мкл/ч)	k	Ссылка
Баренцево море, губа Ярнышная	48	0.72	Гудимов, 1989
	182	0.81	Гудимов, 1989
Белое море, губа Чупа; район пос. Умба	227**	0.73	Сухотин, 1988
	227**	0.924	Сухотин, 1988
	69	0.68	Авторы
Балтийское море, район г. Светогорска	42	0.53	Зотин и др., 1987
Балтийское море, Датские проливы	246*	0.75	Vahl, 1973
	104*	0.87	Famme, 1980
	134*	0.75	Riisgard, Randlov, 1981
	264*	0.66	Hamburger et al., 1983
	113*	0.89	Hamburger et al., 1983
Северное море, пролив Ла Манш	112*	0.70	Kruger, 1961
	127*	0.93	Kruger, 1961
	95*	0.62	Thompson, Bayne, 1972
	65*	0.67	Bayne et al., 1973
	83*	0.67	Bayne et al., 1976
	122*	0.72	Bayne et al., 1976
Атлантический океан (залив Мэн)	265*	0.64	Read, 1962
Японское море, залив Петра Великого	301	0.74	Солдатова, Эпштейн, 1981

Примечание. Данные по коэффициенту a приведены к температуре 20°C по стандартной кривой Крода: $a = a_t e^{-0.08(20-t)}$, где a_t – коэффициент a , приводимый авторами, t – температура.

* Сделан перерасчет, принимая, что сухая масса составляет 20% от массы мягких тканей (Зотин и др., 1987).

** Сделан перерасчет, принимая, что масса мягких тканей составляет 22% от общей массы (Зотин, Озернюк, 2004).

тов зависят от условий среды и эксперимента (прежде всего, температуры), сезона, хода полового цикла и целого ряда других факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайко В.Д., Дерешкевич С.С.** Сезонные изменения в дыхании мидий // Биология моря. 1978. Т. 44. С. 31–36.
- Владимирова И.Г., Злочевская М.Б., Озернюк Н.Д.** Динамика интенсивности дыхания в раннем онтогенезе амфибий // Онтогенез. 2000. Т. 31. № 5. С. 350–354.
- Гудимов А.В.** Измерение скорости потребления кислорода мидиями (*Mytilus edulis* L.) в аквариальных условиях // Трофические взаимоотношения организмов бентоса и донных рыб Баренцева моря. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра АН СССР, 1989. С. 96–102.
- Золотарев В.Н., Рябушко В.И.** Возрастные изменения энергетического обмена у мидий *Crenomytilus grayanus* // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38. № 6. С. 923–928.
- Зотин А.А.** Статистическая оценка параметров аллометрических уравнений // Изв. АН. Сер. биол. 2000. № 5. С. 517–524.
- Зотин А.А., Владимирова И.Г.** Интенсивность дыхания и видовая продолжительность жизни пресноводных двустворчатых моллюсков семейств Margaritiferidae и Unionidae // Изв. АН. Сер. биол. 2001. № 3. С. 331–338.
- Зотин А.А., Озернюк Н.Д.** Особенности роста мидии обыкновенной *Mytilus edulis* Белого моря // Изв. АН. Сер. биол. 2004. № 4. С...
- Зотин А.И., Зотина Р.С.** Феноменологическая теория развития, роста и старения организма. М.: Наука, 364 с.
- Зотин А.И., Коноплев В.А., Радзинская Л.И., Никольская И.С.** Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела мидий // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23. № 2. С. 64–67.
- Кулаковский Э.Е.** Биологические основы марикультуры мидий в Белом море // Сер. Исследования фауны морей. 2000. Вып. 50(58). СПб.: Наука, 168 с.
- Кулаковский Э.Е., Сухотин А.А.** Рост мидии обыкновенной в Белом море в естественных условиях и в условиях марикультуры // Экология. 1986. № 2. С. 35–43.
- Озернюк Н.Д.** Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. 1985. М.: Наука, 175 с.
- Озернюк Н.Д.** Механизмы адаптаций. 1992. М.: Наука, 272 с.
- Озернюк Н.Д.** Температурные адаптации. 2000. М.: Изд-во МГУ, 205 с.
- Радзинская Л.И., Никольская И.С., Алексеева Т.А., Владимирова И.Г., Коваленко П.И., Озернюк Н.Д.** Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе некоторых беспозвоночных // Онтогенез. 2003. Т. 34. № 5. С. 377–381.
- Солдатова И.Н., Эпштейн И.М.** Дыхание *Mytilus edulis* из ценоза обрастання // Обрастаніе и биокоррозія в водной среде. М.: Наука, 1981. С. 85–89.
- Сухотин А.А.** Дыхание беломорских мидий в условиях культивирования // Экология. 1988. № 2. С. 55–60.
- Умбрейт В.В., Буррис Р.Х., Штауффер Дж. Ф.** Манометрические методы изучения тканевого обмена. М.: Изд-во Иностр. лит-ры, 1951. 359 с.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J.** Some effect of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. // The effect of temperature on ectothermic organisms. Berlin: Springer, 1973. P. 186–193.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J.** Physiology 1 // Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. P. 121–206.
- Famme P.** Oxygen-dependence of the respiration by the mussel *Mytilus edulis* L. as a function of size // Comp. Biochem. Physiol. 1980. V. 67. № 1A. P. 171–174.
- Hamburger K., Mohlenberg F., Randlov A., Riisgard H.U.** Size oxygen consumption and growth in the mussel *Mytilus edulis* // Mar. Biol. 1983. V. 75. № 2–3. P. 303–306.
- Kruger F.** Zur Frage der Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* // Zool. Anz. 1961. Suppl. 24. S. 89–92.
- Read K.R.H.** Respiration of the bivalved molluscs *Mytilus edulis* L. and *Brachidontes demissus plicatulus* Lamarck as a function of size and temperature // Comp. Biochem. Physiol. 1962. V. 7. № 1/2. P. 89–101.
- Riisgard H.U., Randlov A.** Energy budgets, growth and filtration rates in *Mytilus edulis* at different algal concentrations // Mar. Biol. 1981. V. 61. № 2–3. P. 227–234.
- Thompson R.J., Bayne B.L.** Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. // J. Exp. Mar. Biol. 1972. V. 9. № 1. P. 111–124.
- Vahl O.** Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* of different sizes // Ophelia. 1973. V. 12. № 1–2. P. 45–52.

Age-Related Changes in Oxygen Consumption in the Common Mussel *Mytilus edulis* from the White Sea

A. A. Zotin and N. D. Ozernyuk

Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia
E-mail: aazotin@mail.ru

Abstract—We determined the rate of oxygen consumption in the White Sea mussel *Mytilus edulis* of different ages. The rate of oxygen consumption proved to decrease with mussel age according to the equation: $\dot{q}_{O_2} = 40.1/(1 - e^{-0.194t})$, where \dot{q}_{O_2} is respiration rate and t is age. Allometric coefficients of the oxygen consumption rate–soft tissue weight relationship were also determined.