

ЮЖНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МОРСКОГО
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ЮГНИРО)

На правах рукописи



СЫТНИК

Наталья Александровна

УДК 594.121.591.134 262.(5)

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ (*OSTREA
EDULIS* L., 1758, OSTREIDAE, BIVALVIA) ЧЕРНОГО МОРЯ**

03.02.08. – экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор
А. П. Золотницкий

Керчь – 2014

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1. Краткая характеристика биологии, экологии и физиологии плоской устрицы - <i>Ostrea edulis</i> , Linnaeus (1758)	10
1.2. Современное состояние работ по воспроизводству плоской устрицы в Черном море	25
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	33
2.1. Характеристика материала	33
2.2. Методы исследований	34
2.3. Краткая океанографическая характеристика районов работ	42
3. РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ, ПЛОДОВИТОСТЬ И СКОРОСТЬ ГЕНЕРАТИВНОЙ РОСТА ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ	50
3.1. Репродуктивный цикл	50
3.2. Индивидуальная плодовитость и скорость генеративного роста устриц в онтогенезе	57
4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДЫХАНИЯ И ФИЛЬТРАЦИОННОГО ПИТАНИЯ ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ	67
4.1. Интенсивность дыхания плоской устрицы и влияние на нее различных экологических факторов	67
4.2. Влияние концентрации пищи, массы тела, температуры и солености воды на скорость фильтрации устриц	76
4.3. Количественная характеристика величины суточных рационов устриц в онтогенезе	86
5. РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ УСТРИЦ, ВЫРАЩИВАЕМЫХ В ЛИМАНЕ ДОНУЗЛАВ	95
5.1. Морфометрическая характеристика устриц в онтогенезе	95
5.2. Сравнительная характеристика особенностей линейного и весового	

роста плоской устрицы	103
5.3. Скорость продуцирования и элиминация в популяции плоской устрицы лимана Донузлав	111
6. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ТРАНСФОРМАЦИИ ЭНЕРГИИ У ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ	117
6.1. Энергетический баланс устриц в процессе выращивания устриц	117
6.2. Эффективность трансформации вещества и энергии в процессе культивирования устриц	127
7. АНАЛИЗ И ОБОБЩЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ	134
ВЫВОДЫ	149
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	151

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Вторая половина XX-го столетия ознаменовалась весьма существенными трансформациями экосистемы Черного моря, связанными, в первую очередь, с интенсификацией хозяйственной деятельности в этом регионе [1 - 4]. К числу основных факторов, оказывающих негативное влияние на черноморскую экосистему, биологические ресурсы и видовое разнообразие, традиционно относят чрезмерное промысловое воздействие на популяции ряда ценных видов рыб, зарегулирование стока рек, сброс загрязненных, богатых биогенами, вод и сопутствующее этому эвтрофирование водоема, а также и аутоакклиматизация нежелательных вселенцев [5 - 8].

Одним из видов, резко потерявших свое промысловое значение, являлась плоская устрица - *Ostrea edulis* L., 1758. Этот вид является одним из наиболее древних и в то же время наиболее ценных представителей малакофауны прибрежных вод Мирового океана [9 - 15]. До недавнего времени она была важнейшим объектом марикультуры в Черном море, где еще до середины XX века имелись обширные популяции этого вида [16 - 24].

В конце 60-х – начале 70-х гг. прошлого века АзчерНИРО (ЮгНИРО) была разработана биотехника культивирования плоской устрицы в заливах северо-западной части Черного моря, основанная на сборе спата устриц на искусственные субстраты - коллекторы от производителей естественных популяций [21 - 27]. Однако, в силу различных причин, в том числе, загрязнения прибрежной зоны моря, эвтрофикации и возникшем на этом фоне грибковом заболевании (болезнь раковины) в 70-х гг. произошло резкое сокращение запасов этого вида [28 - 32]. В связи с этим использование биотехнологии выращивания, основанной на получении молоди устриц в естественных условиях, стало

практически невозможным. В свою очередь, сложившееся положение обусловило необходимость разработки методов воспроизводства плоской устрицы в искусственных условиях.

С 80-х гг. и до настоящего времени работы по культивированию плоской устрицы в Черном море, преимущественно, были связаны с ранними стадиями онтогенеза – разработкой методов получения личинок и молоди этого вида в искусственных условиях [33 - 40], что необходимо для устойчивого получения посадочного материала. Вместе с тем, очевидно, что при разработке биотехнологий выращивания нельзя ограничиваться лишь ранними стадиями жизненного цикла, поскольку конечная цель любого марикультурного проекта связана с получением товарной продукции [9; 10; 12 - 14]. Кроме того, получение взрослых половозрелых особей обусловлено необходимостью формирования и содержания маточных стад, от которых и получают молодь моллюсков [41 - 43].

Основными целевыми функциями в конхиокультуре являются получение максимальной биомассы (урожай на корню) или численности тех или иных видов гидробионтов. Вместе с тем общеизвестно, что в любой экосистеме живая масса создается в результате процессов размножения, питания, дыхания, роста и экскреции [44 - 48]. В связи с этим необходимо проведение расширенных эколого-физиологические исследования как ранних, но последующих стадий онтогенеза [49 - 54].

Работ, посвященных количественному изучению наиболее важных функций плоской устрицы Черного моря и влиянию на них различных экологических факторов, немного, причем большая часть этих работ представлена тезисами доклада [55 - 60]. Между тем, такие исследования крайне необходимы для проведения работ по воспроизводству устриц, поскольку выяснение адаптивных свойств исследуемых моллюсков, их толерантности и резистентности к различным био- и абиотическим факторам среды позволяют определить зоны преферендума и критические периоды онтогенеза. Это дает возможность в полной мере реализовать их биологический потенциал, на основе которого строится

стратегия и тактика управления численностью и биопродуктивностью видов, используемых в марикультуре.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Настоящая работа выполнялась в лаборатории культивирования моллюсков ЮгНИРО по программам научно-исследовательских работ Госкомрыбхоза Украины: «Разработать научные основы управления биопродуктивностью и исследовать закономерности формирования урожая моллюсков (устриц) в условиях марикультуры», (№ государственной регистрации 0102И004658, 2003-2007 гг.) - исполнитель темы; «Разработать и уточнить биотехнологии крупномасштабного культивирования моллюсков в наиболее перспективных районах черноморского побережья Украины», (№ государственной регистрации 0102И004658, 2008 г.); «Разработать биотехнологию культивирования моллюсков в поликультуре с рыбами и водорослями в прибрежной морской зоне Украины «(№ государственной регистрации 0102И004676, 2009 г.)»; «Развитие аквакультуры, морского и океанического рыболовства в Украине», (№ государственной регистрации 0107 U 002490, 2010-2012).

Цель и задачи работы. Цель работы - исследование основных функций, характеризующих процессы жизнедеятельности плоской устрицы в онтогенезе и оценка влияния на них различных экологических факторов.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить *следующие задачи*:

- охарактеризовать гаметогенез и половой цикл, определить индивидуальную плодовитость и скорость генеративного роста плоской устрицы;
- установить экологические закономерности дыхания и фильтрационного питания устриц в онтогенезе;
- изучить особенности линейного и весового роста и продукционные показатели плоской устрицы в процессе индивидуального развития;
- определить энергетический бюджет и эффективность трансформации энергии этого вида на разных этапах онтогенеза.

Объект исследования: функциональные показатели плоской (европейской) устрицы, обеспечивающие процессы адаптации к различным экологическим факторам.

Предмет исследования: размножение, дыхание, питание, рост и энергетический баланс плоской устрицы в онтогенезе.

Методы исследования. Методы сбора и анализа гидробиологических проб, гистологические методы исследования процессов размножения, эколого-физиологические методики изучения дыхания, питания, роста и продукции, методы вариационной статистики.

Научная новизна. Получены новые данные по особенностям размножения и скорости генеративного роста плоской устрицы в Черном море. Впервые определены количественные параметры влияния важнейших экологических факторов – температуры и солености воды на интенсивность дыхания и питания устриц, а также на величину рациона моллюсков. Охарактеризованы особенности аллометрического роста устриц, скорости линейного и весового роста в процессе индивидуального развития, определена величина продукции и P/B -коэффициента в процессе 3-летнего выращивания. Получены новые данные по величине энергетического бюджета и эффективности использования пищи на рост (K_2) у плоской устрицы в онтогенезе.

Практическое значение. Результаты, полученные в ходе исследований, вошли составной частью в подготовленную ЮгНИРО «Инструкцию по культивированию черноморской и тихоокеанской устриц в Черном море» (2007 г.). Данные по росту, размножению, питанию и дыханию позволяют рассчитать величины суточных рационов, необходимые для оптимизации выращивания устриц в замкнутых рециркуляционных системах и при формировании маточных стад. Полученные данные позволяют прогнозировать возможный урожай и величину элиминации в популяции моллюсков в процессе выращивания. Результаты работы могут быть также использованы при преподавании учебных дисциплин «Специальная аквакультура», «Экологическая физиология и биохимия гидробионтов».

Основные положения, выносимые на защиту:

- динамика репродуктивного цикла, индивидуальная плодовитость и скорость генеративного роста плоской устрицы в процессе индивидуального развития;
- влияние температуры, солености воды и концентрации пищи на интенсивность дыхания, фильтрационную активность и скорость потребления пищи моллюсками на разных стадиях онтогенеза;
- количественные закономерности линейного и весового роста, оценка продукции и элиминации в процессе трёхлетнего выращивания устрицы;
- сезонные изменения энергетического бюджета и эффективность использования пищи на рост (K_2) плоской устрицы в онтогенезе.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием и представляет собой часть плановых исследований, проводимых коллективом сотрудников ЮгНИРО по разработке и совершенствованию биотехники культивирования различных видов моллюсков Черного моря. Разработка задач и выбор методов исследований, основной комплекс экспериментальных работ (постановка экспериментов, сбор полевых данных, их математическая обработка), обобщение, анализ и интерпретация полученных результатов выполнена автором самостоятельно. В работах, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоит в постановке экспериментов, получении экспериментальных данных (вместе с соавторами) и их математической обработке, написании текста статей. Права соавторов публикаций не нарушены.

Апробация. Основные результаты исследований диссертации доложены на: семинарах лаборатории культивирования моллюсков (2006-2012 гг.) ЮгНИРО; Международной научно-педагогической конференции «Современное состояние рыбного хозяйства: проблемы и пути решения» (г. Херсон, 2008 г.); Всеукраинской научно-практической конференции «Биоразнообразие водных экосистем: проблемы и пути решения» (м. Днепропетровск, 2008 г.); Международной конференции «Современные проблемы экологии Азово-

Черноморского региона (Керчь, 2009 г.); VI Международной научно-практической конференции молодых ученых по экологическим проблемам водных экосистем» (г. Севастополь, 2009 г.); V Международной научной конференции «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах» (Днепропетровск, 2009 г.), V съезде Гидроэкологического общества Украины (Житомир, 2010); Международной научной конференции «Водные биоресурсы и аквакультура: современное состояние и перспективы научного обеспечения» (Киев, 2010), Международной научно-практич. дистан. конференции «Проблемы функционирования и повышения биопродуктивности водных экосистем», (г. Днепропетровск, 2014).

Публикации. По теме исследования опубликовано 19 работ (11 без соавторов). Основные результаты изложены в 12 статьях и сборниках научных трудов, 7 – в тезисах докладов, из которых 10 публикаций входит в перечень изданий, утвержденных ВАК Украины.

Благодарности. Соискатель выражает глубокую признательность научному руководителю д.б.н., профессору А.П. Золотницкому за всестороннюю помощь, консультации и ценные советы при выполнении диссертационной работы. Автор благодарит заведующего лабораторией культивирования моллюсков Крючкова В. Г., а также Матвеева В. Н., Токарева Н. А. за помощь в проведение исследований, а также всех коллег, которые способствовали её выполнению.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Краткая характеристика биологии, экология и физиологии плоской устрицы - *Ostrea edulis*, Linnaeus (1758)

Плоская (европейская или грядовая) устрица – *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) относится к семейству Ostreidae, отряда Cyrtodontida, надотряда Autobranchia, класса Bivalvia (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Плоская (европейская, грядовая) черноморская устрица.

Этот вид является древнейшим представителем малакофауны Мирового океана и широко распространен вдоль европейской части Атлантического океана от вод Норвегии и Великобритании до побережья северной Африки (Марокко), а также в Средиземном, Эгейском, Мраморном и Чёрном морях [61-64]. Представители плоской устрицы - типичные обитатели морских и солоноватых вод, которые встречаются на плотных песчано-ракушечных, илисто-песчаных грунтах или чисто ракушечных грунтах на глубинах 2-10 м, но в отдельных случаях до 100 м. На мягких илистых грунтах и в местах, заросших подводной растительностью, устрицы, как правило, не встречаются [62-65]

Устричные банки обычно располагаются в защищенных от штормов мелководных бухтах, заливах, лагунах, а также встречаются и у открытых берегов. Плотность моллюсков на устричных банках варьирует от единичных особей до нескольких десятков и даже сотен моллюсков на 1 м² субстрата. Оседая друг на друга, устрицы образуют друзы самой различной формы, которые чрезвычайно сложно отделить, не повредив раковин [22; 25; 27].

Как и у всех двустворчатых моллюсков, тело (мягкая ткань) заключено между двумя створками, где нижняя (левая) створка крупная, выпуклая, тогда как верхняя (правая) имеет заметно меньшие размеры и уплощенную форму (рис. 1), в связи, с чем этот вид получил название плоской устрицы [16, 17; 24; 61; 65]. Поскольку форма раковин этого вида крайне изменчива некоторые авторы выделяют еще два вида – *O. taurica* (Krin.), *O. sublamellosa* (Mil.) [16-18]. Однако другие авторы на основании проведенных морфометрических исследований пришли к выводу, что выделяемые разными исследователями виды тождественны единому виду *Ostrea edulis* L. И не могут рассматриваться даже как самостоятельные подвиды и являются лишь экологическими морфами [19; 22; 24; 27; 37; 65]. Поэтому ниже мы будем говорить об одном виде устриц - *Ostrea edulis* L.

Плоская устрица является протоандрическими гермафродитом, т.е. анатомическая и цитологическая дифференцировка пола на ранних стадиях

онтогенеза вначале протекает по мужскому типу [34; 58; 62; 66-68; 74]. С возрастом, вследствие инверсии пола в половых железах часто одновременно находятся ацинусы с женскими и мужскими половыми клетками или полноценные самки с женскими половыми клетками (ооцитами). Соответственно численность самцов уменьшается, при этом параллельно увеличивается доля гермафродитов и самок [62; 65-69; 71].

Гаметогенез устриц, т.е. цикл развития половых клеток от недифференцированных гоний до зрелых половых клеток (яиц и сперматозоидов), протекает сходным образом, но характер репродуктивного цикла из разных биотопов существенно различается. В результате гистологического анализа половых желез в репродуктивном цикле устриц разные авторы выделяют 5 или 6 стадий гонад: индифферентного состояния, роста, созревания, преднерестовую, нерест, посленерестовую стадию [70; 76-78].

Нерест устрицы обычно происходит в течение весенне-летнего периода, иногда вплоть до осени [73; 74; 79]. Весь ход гаметогенеза, вплоть до вымета зрелых половых клеток, находится под контролем нейроэндокринной системы [75; 76]. В свою очередь, ее активность определяется факторами внешней среды (температурой, соленостью, концентрацией кислорода, фотопериодом), а также физиологическим состоянием моллюсков (уровнем накопления и качественным составом трофических веществ в теле, наличием врагов и паразитов и др.) [71-73; 79].

Самооплодотворение у устриц не происходит, поскольку созревание осуществляется в значительной степени асинхронно. Первыми начинают нереститься самцы, которые на большое расстояние (до 1,0-1,5 м) выпускают сперму через анальный сифон. Сперматозоиды быстро активизируются, сохраняя свою жизнеспособность более суток. Самки устриц, прокачивая (фильтруя) воду, засасывают находящиеся в ней сперматозоиды, которые с током воды поступают в мантийную (супрабронхиальную) полость.

Поступление сперматозоидов в супрабронхиальную полость, в свою очередь, стимулирует овуляцию самок. Зрелые яйца, проходя по половым

протокам, выводятся в мантийную полость, где и происходит оплодотворение [74; 79; 80].

Индивидуальная плодовитость плоской устрицы по сравнению с другими видами устриц довольно высока и составляет около 2 млн. лич.·особь⁻¹, хотя имеются данные, что она достигает почти 3,0 млн. лич.·особь⁻¹ [33; 34; 74; 81].

Развитие устриц не прямое, с метаморфозом. Ранний онтогенез характеризуется прохождением несколько личиночных стадий: трохофора, велигер, великонх и осевший на субстрат спат [81 - 88]. Кроме того, для более детальной характеристики стадий личиночного развития, многие авторы после трохофоры выделяют продиссоконх I (с первичной раковиной полукруглой формы) и продиссоконх II (личинка с вторичной раковиной, или ранний великонх), поздний великонх (великонх, с пигментным пятном - глазком) и педивелигер [34; 84; 90; 94; 95].

Эмбриональное развитие до стадии велигера происходит в мантийной полости. Оплодотворенные яйца делятся неравномерно и характеризуются спиральным типом дробления [88 - 92]. Образование гастрюлы (двухслойного зародышевого мешка) осуществляется путем эпиболии, т. е. обрастания крупных клеток (макромеров) более мелкими (микромерами). Вместе с тем, в это время происходит и инвагинация - впячивание стенки со стороны макромеров с образованием первичного рта (бластопора) [93 - 96].

Первая личиночная стадия - трохофора обычно появляется через 1-2 суток после начала дробления яйца и, как правило, покрыта короткими ресничками. Характерным признаком ее является образование на спинной стороне удлиненных ресничек - султанчика. Двигается трохофора с помощью биения ресничек, вращаясь вдоль продольной оси. Размеры трохофоры достигают 124 мкм [90].

Дальнейшее развитие трохофоры приводит к образованию раннего велигера, с полукруглой первичной раковиной - продиссоконх I (D-личинка). Обычно это происходит через 3-4 суток после стадии трохофоры - задняя часть тела личинки уплощается, а на передней образуется велюм (парус), с помощью

которого личинки активно двигаются в толще воды [95, 96]. В это время у велигера этой стадии хорошо видна дифференцировка пищеварительной системы на ротовое отверстие, пищевод, желудок и кишку, появляются две пары мускулов - ретракторов и одного аддуктора. Размеры велигеров по данным разных авторов колеблются в значительных пределах, достигая длины 160-190 мкм [89; 90].

Выход личинок из мантийной полости в окружающую среду («роение») происходит, как правило, на стадии велигера при температуре воды 15 °С и выше [91-93]. Нерест начинается во второй половине мая, интенсифицируется в июне-июле и затухает в августе. Обычно наблюдается два или три пика вымета личинок продолжительностью 5-8, иногда 10-12 дней каждый, но максимальное количество их обычно наблюдается в июле, при температуре 21,6-25 °С [91; 92; 95; 96].

В процессе дальнейшего развития происходит дифференцировка мягких тканей. Раковина приобретает вид конуса окрашенного в желтые тона (личинка с макушкой - *umbo*), на которой появляется дополнительный участок с концентрическими слоями роста (продиссоконх II) [95, 96].

В зависимости от температуры воды и других экологических факторов, скорость роста личинок может существенно изменяться. При достижении размера 240-280 мкм у личинки образуется пигментное пятно, формируется нога, и она становится ползающе-плавающей формой. При возрастании размеров личинки до 300 мкм и более длина ноги резко увеличивается, появляются длинные биссусные нити, способствующие парению ее в воде [94; 96].

Оседание педивелигера на субстрат обусловлено рядом экологических факторов - численностью личинок в планктоне (в свою очередь, зависящую от трофических условий), наличием подходящего субстрата, наличием врагов и конкурентов, температурными и соленостными условиями развития, режимом течений и преобладающих ветров, структурой водных масс [95-99]. В общем, личинки могут оседать на любые объекты, но, в первую очередь, предпочитают нитчатые и шероховатые предметы. Отмечено стимулирующее влияние на

оседание и метаморфоз личинок устриц наличия на субстрате бактериально-водорослевой пленки и уже осевшей молоди моллюсков [98-100].

При поиске подходящего субстрата педивелигеры несколько раз могут прикрепляться и открепляться от него, пока не найдут подходящий. Через непродолжительное время личинки теряют свой парус, опускаются на дно и прирастают левой створкой к различным подводным предметам [21; 22; 40; 97; 99; 101]. Прикрепление к субстрату происходит с помощью цементирующего вещества, выделяемого pedalной железой, расположенной во временно функционирующей ноге [60; 61; 96; 97], и через сутки осевший спат уже способен выдержать сильное течение. После закрепления на субстрате происходят завершающие стадии метаморфоза, провизорные органы редуцируются, другие видоизменяются и через 3-5 суток после оседания устрица заканчивает формирование внутренних органов и превращается в полноценную особь [98; 99].

Устрицы, однажды закрепившись на субстрате с помощью цементирующего вещества, весь жизненный цикл, ведут в неподвижном состоянии, достигая размеров 10-12 см и массы 100-120 г. [99-102].

Рост плоской устрицы зависит от комплекса абиотических (температура, соленость, содержание кислорода и др.) и биотических факторов (обеспечение пищей, плотность поселения, наличие врагов и конкурентов) среды [103-110]. Важнейшим экологическим фактором, определяющим темп роста моллюсков, является температура воды [100; 105].

С возрастанием температуры скорость роста моллюсков значительно увеличивается, при ее снижении темп роста падает, вплоть до полной остановки роста. Например, европейская плоская устрица на Атлантическом побережье Франции вырастает до 6 см за 3 года, а на естественных устричных банках Испании - за 1 год [109-111]. Наиболее интенсивно рост протекает поздней весной, летом и в начале осени при температуре 17–25 °С. По данным разных авторов, в зависимости от условий биотопа верхняя температура, благоприятная для роста плоской устрицы, составляет 25 °С, нижняя – около 10 °С [110-113].

Как и у других видов моллюсков, рост плоских устриц существенно зависит

от размера (и массы) тела - с его увеличением скорость роста постепенно уменьшается [103-110]. Максимальная скорость роста моллюсков наблюдается у молодежи размером 11 - 20 мм (147,1%), а минимальная - среди крупных особей высотой более 80 мм (4,5%) [24; 106-110]. Другим важнейшим фактором, влияющим на рост плоской устрицы, может быть соленость воды [96-99].

Этот вид, как отмечалось выше, обитает в различных биотопах при солености 32-35 ‰ (Атлантический океан, Средиземное море), в отдельных эстуариях до 45 ‰. В Черном море и прибрежных распресненных районах соленость может варьировать от 11 до 18-19 ‰. [16; 17; 22]. Для устриц, обитающих в воде разной солености, оптимальный диапазон для жизнедеятельности весьма значителен. Заметные изменения в скорости обменных процессов возникают при солености 21-35 ‰, особенно при 19-20 ‰ [96, 98-100]. При высокой солености воды (более 28 ‰) мясо устриц становится твердым и менее вкусным, что резко снижает его товарное качество.

Личинки и взрослые особи плоской устрицы Черного моря выносят колебания солености в широких пределах - от 10 к 28 ‰ [96-100]. При повышении ее до 28-34 ‰ рост устриц полностью прекращается. Снижение солености воды также негативно отражается на жизнедеятельности моллюсков. Соленость воды ниже этих значений приводит к замедлению роста, изменению пропорций роста раковины и образованию карликовых форм, а также к нарушению протекания репродуктивного цикла, прекращению размножения и даже к гибели моллюсков [21; 22]. Молодь черноморских устриц погибает при солености 5 ‰ через 5 - 10 суток.

Важнейшим экологическим фактором, влияющим на рост моллюсков, является также мутность воды. При концентрации взвешенных в воде частиц до 30-38 г на 1 л рост устриц останавливается, при этом значительно возрастает смертность [21; 22]. Большое значение для роста имеет физиологическое состояние моллюсков. Показано, что даже при благоприятных условиях весной рост устриц приостанавливается в связи с созреванием половых желез [108-111].

На жизнедеятельность устриц большое влияние оказывают трофические условия водоема и плотность моллюсков в популяции [110-112].

По типу питания плоская устрица относится к сестонофагам-фильтраторам и как и у многих других двустворчатых моллюсков поступление воды происходит за счет разницы гидростатического давления, возникающего между мантийной полостью моллюска и окружающей водной средой, в результате сокращения мускулатуры жабр и мышц-аддукторов. Вода поступает в мантийную полость через дыхательный сифон и, проходя через систему отверстий жаберных полостей, оставляет на жабрах находящиеся в воде живые организмы или взвешенные в ней частицы органического вещества [115; 119]. Очищенная от взвешенных частиц вода через наджаберный (кеберов) орган выходит в анальный сифон и оттуда в окружающую среду [115; 121].

С помощью реснитчатого эпителия жабр осевшие частицы передвигаются к пищевым бороздкам, где обволакиваются слизью и поступают к ротовому отверстию. Лопасты, расположенные у рта, производят своеобразную сортировку съедобных частиц от несъедобных и удаляются из мантийной полости, двигаясь с помощью ресничек по внутренней стенке входного сифона. По мере прохождения они склеиваются, уплотняются, образуя так называемые псевдофекалии, которые выводятся наружу с помощью движения ресничек эпителия [61; 115; 119-120].

Съедобные частицы попадают в пищеварительную систему, где с помощью энзимов происходит переваривание пищи. Не переваренные остатки пищи выходят в виде фекалий через выводной отдел мантийной полости [120; 121]. Фекалии имеют вид широких плоских лент, слегка утолщенных по центру, и отличающиеся от псевдофекалий более плотной консистенцией, большей полнотой переваривания и выбросом на большее расстояние. В своем рационе устрицы используют преимущественно детрит и фитопланктон, т.е. менее калорийную, чем плотоядные животные пищу, усвояемость которой ниже и не превышает 60-70 % [124].

Основными компонентами пищи являются детрит и фитопланктон, процентное соотношение которых может варьировать в зависимости от сезона

года. Из планктонных водорослей в наибольшем количестве в желудке встречаются диатомовые – *Coscinodiscus*, *Melosira*, *Navicula* и др., из динофлагеллят - *Exuviella* и *Prorocentrum* [22; 118; 120]

Несмотря на важность в питании плоской устрицы альгофлоры, она часто занимает сравнительно небольшой удельный вес (не более 30%), тогда как от 70 до 97% приходится на долю детрита [22]. Кроме того, в пищеварительном тракте устриц встречаются личинки брюхоногих и двустворчатых моллюсков, копеподитные и науплиальные стадии некоторых ракообразных, а также инфузории, фрагменты крупных макрофитов. Значительная роль в питании личинок устриц принадлежит бактериям и растворенному органическому веществу - РОВ [122].

Скорость фильтрации воды устриц зависит от многих факторов, из которых наиболее важными являются температура, масса тела, концентрация пищи, соленость, скорость тока воды и др. [114-119].

Из абиотических факторов среды наибольшее влияние на нее оказывает температура воды [125-132]. По разным данным скорость фильтрации плоской устрицы колеблется от нескольких миллилитров (у спата) до 4-5 литров в час (у наиболее крупных особей, размером 80-90 мм). Соответственно, интенсивность фильтрации может составлять до $1 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ [131 - 134]. При понижении температуры фильтрация у устриц замедляется, и при 0 °С, по некоторым данным, она даже полностью прекращается [22; 123-126]. При повышении температуры фильтрационная активность возрастает, но данные по оптимальным температурам в разных биотопах существенно разнятся.

Одни авторы отмечают, что выше 25-28 °С скорость фильтрации устриц снижается [22; 114; 128], тогда как другие отмечают максимумы фильтрации при более высоких значениях температуры воды [123; 129; 133]. Причиной этого могут быть сложившиеся условия акклимации (адаптации к одному фактору) устриц к разным температурным условиям биотопа (например, Средиземное море и побережье Норвегии или Великобритании), в котором обитают моллюски. В тоже время температурный оптимум работы мускула-аддуктора может не

совпадать со скоростью биения латеральных ресничек жаберного эпителия, вследствие чего скорость открытия створок может не совпадать с интенсивностью потребления кислорода. Для некоторых видов моллюсков было показано, что наиболее благоприятная температура для раскрытия створок мускулом-аддуктором не превышает 20 °С, тогда как жаберные реснички наиболее интенсивно функционируют в зоне 23-25 °С [128-132].

Связь между скоростью фильтрации и массой тела обычно описывается степенной функцией вида: $V = a \cdot X^b$, где V – скорость фильтрации (мл или л·час⁻¹·экз.⁻¹), X – масса тела, выраженная в живой, сырой, сухой массе или в энергетическом эквиваленте. Фильтрационная активность устриц в значительной степени определяется трофическими условиями биотопа [122; 125; 129]. При невысоких концентрациях пищи скорость фильтрации устриц наиболее высока, тогда как с возрастанием ее плотности фильтрационная активность снижается и после критической концентрации резко падает.

Большое значение имеет энергоемкость пищи - при большей калорийности сухого вещества отмечена наибольшая усвояемость, при меньших значениях калорийности усвояемость заметно снижалась [121, 137]

Кроме температуры и концентрации пищи определенное влияние на скорость фильтрации оказывает соленость воды. Ранее нами было отмечено, что соленость снижает скорость роста устриц, что косвенно свидетельствует о ее негативном воздействии на интенсивность потребления пищи, несмотря на обилие последней. Прямые данные о влиянии солености на скорость фильтрации устриц были получены Хатчинсоном и Хопкинсом [134]. Ими было обнаружено, что снижение солености с 36 ‰ до 20 ‰ не оказывало существенного влияния на жизнедеятельность, однако в воде ниже 20 ‰ резко замедлялась фильтрация, а при солености воды 13,5 ‰ она полностью прекращалась. Было также показано, что в интервале 20-35 ‰ соленость не оказывала существенного влияния на скорость фильтрации, а лишь усиливала действие основных факторов – концентрации пищи и температуры воды [134; 135]. У черноморских устриц,

живущих в условиях пониженной солености – до 18 ‰, особи могут выносить еще более низкие значения солености – до 9 ‰ [136].

В целом, в зависимости от массы тела и температуры воды скорость фильтрации плоской устрицы, по имеющимся данным разных авторов, скорость может колебаться от нескольких мл (спат) до 5 л час⁻¹ у наиболее крупных особей [137-140].

Важнейшим показателем физиологического состояния устриц является величина энергетического обмена, измеряемая по скорости потребления растворенного в воде кислорода. Она является интегральной характеристикой метаболизма и отражает пищевые потребности моллюсков [139-141]. Наиболее важными факторами, влияющими на интенсивность дыхания моллюсков, является масса тела и температура воды [139-140]. Связь между скоростью потребления кислорода и массой тела обычно описывается степенной функцией вида: $Y = a \cdot X^b$, где Y – скорость потребления кислорода (мл или мг O₂ час⁻¹ экз.⁻¹), X – масса тела, выраженная в живой, сырой, сухой массе или энергетическом эквиваленте. Значение скоростей потребления кислорода у устриц варьирует от сотых долей до 0,7-0,8 мл O₂ час⁻¹ экз.⁻¹ [139; 142; 143]. На обменные процессы большое влияние оказывает физиологическое состояние животного. В период созревания половых желез скорость потребления кислорода резко возрастает, что, по-видимому, связано с необходимостью обеспечения дополнительной энергией созревающих половых клеток [139; 140].

Устрицы, как и многие другие двустворчатые моллюски, подвержены различным заболеваниям, среди которых наиболее распространенными являются инфекционные и инвазионные болезни, а также заболевания, неизвестной этиологии. Они достаточно подробно освещены в различных обзорах и публикациях разных авторов [143, 144], поэтому здесь мы остановимся лишь на основных заболеваниях, характерных для плоской устрицы.

Заболевания устриц могут происходить на разных этапах жизненного цикла. Возбудителями заболеваний устриц могут быть вирусы, бактерии, грибы и простейшие, а также различные виды червей и ракообразных. Степень

изученности болезней разных видов устриц существенно отличается [144]. Обычно заболевания устриц наиболее часто встречаются в местах их массового скопления (устричные банки) и районах культивирования моллюсков. Интенсивность заболевания возрастает при повышении температуры воды, преимущественно, летом [145].

Возбудителями инвазионных заболеваний устриц являются, преимущественно, множество различных представителей простейших, принадлежащих к типу споровиков. Большие проблемы для европейского устрицеводства были связаны с гаплоспоридиозом, вызываемым простейшим организмом *Marteilia refringens*.

Впервые это заболевание было обнаружено в 1968 г. на атлантическом побережье Франции, где наблюдали гибель плоской устрицы. Молодые стадии мартейлии встречаются в эпителии протоков пищеварительной железы, желудка и кишечника поэтому она и была названа болезнью пищеварительной железы. Она весьма часто встречается у устрицы *O. edulis* на Атлантическом побережье Франции (Аркашон, Марен-Олерон, Бретань), у побережья Нидерландов и Атлантического побережья Испании [145].

Помимо устриц (основной хозяин), наличие *M. refringens* зарегистрировано у мидий, сердцевидок и гребешков. Столь широкий круг хозяев обуславливает и широкое географическое распространение паразита – Адриатическое, Средиземное и Северное моря, Атлантическое побережье Европы и США. В Чёрном море этот вид пока не известен.

Учитывая массовую гибель *O. edulis* (до 90 %), вызванную *M. refringens*, её относят к летальным паразитам устриц. В связи с этим во Франции была разработана большая программа борьбы с гаплоспоридиозом, вызываемым *M. refringens*, что позволило несколько снизить заболеваемость моллюсков [145; 146].

Другое, весьма опасное заболевание плоской устрицы, вызывается гаплоспоридией *Bonamia ostrea* (болезнь соединительной ткани или (гемоцитарная болезнь). Эта болезнь, впервые зарегистрированная в 1979 году,

широко распространилась среди плоских устриц вдоль всего европейского побережья, а также у берегов Америки и Австралии. *B. ostrea* поражает жабры и мантию моллюсков. Массовая гибель плоских устриц наблюдается среди 3-4-летних моллюсков (80%) и молоди (4%) [147, 148].

Инфицирование *B. ostreae* может произойти во время непосредственного контакта между устрицами, как это было ранее показано в лабораторных условиях [146; 147], что объясняет быстрое распространение инфекции на устричных банках. Инфекция развивается после определенного латентного периода, который изменяется от четырех недель до нескольких месяцев, прежде чем паразит может быть обнаружен в тканях [148]. Морфофизиологические процессы, происходящие во время латентного периода бонамиоза, мало изучены.

Распространенность инфекции в устрицах имеет тенденцию увеличиваться от лета к осени [149]. По-видимому, паразит первоначально входит в устрицу во время фильтрации морской воды или дыхания. После попадания в эпителий жабр паразиты размножаются простым делением, после чего следует разрушение гематоцита, а новые паразиты вновь внедряются в другие клетки крови [150].

Указанные выше две болезни - *Marteilia refringens* и *Bonamia ostreae*, распространившиеся 70-х прошлого века резко уменьшили французское производство плоской устрицы почти с ежегодных 20 000 тонн в 1970 г. к меньше чем 2000 тонн в настоящее время [151; 152].

В последние три десятилетия ведутся интенсивные поиски путей нейтрализации этих заболеваний и настоящее время получены обнадеживающие результаты [153]. Наиболее перспективным путем борьбы с гаплоспориозом в настоящее время считается метод генной инженерии. Он позволяет выделение необходимых участков ДНК из клеток исходного организма с последующим секвенированием, т. е. определением в них нуклеотидных последовательностей для последующей иммунной защиты от чужеродной ДНК [152].

Серьезную опасность для устриц представляют микозы, вызываемые паразитическими грибами. Последние, поселяясь на створках раковин устриц,

вызывают не только их деформацию, но и патологические изменения тканей. Наиболее опасное и распространенное заболевание устриц грибной этиологии - раковинная болезнь, вызываемая грибом (*Ostracoblaba implexa*) [29, 30]. Спороношение этого вида наблюдается при температуре воды выше 20 °С. Первыми симптомами раковинной болезни - являются мелкие белые пятнышки диаметром 0,5 - 3,0 мм с темной точкой в центре, которые возникают на внутренней поверхности створок в месте проникновения мицелия гриба-возбудителя. Разрастаясь, они сливаются, образуя характерное пятно - "облако".

Дальнейшее развитие заболевания вызывает у устриц нарушения процессов кальцификации раковины, которые проявляются в секреции мантийными клетками аномально большого количества конхиолина, откладывающегося на пораженных участках створок в виде наростов. Обширные зоны наростов створок способствуют истощению тела устриц, ослаблению мускула-замыкателя, вследствие чего происходит атрофия органов устрицы и ее гибель [30].

Молодые наросты имеют ярко-зеленую окраску, а старые, достигающие толщину нескольких миллиметров - темно-зеленую, коричневую или почти черную. Микробиологические и паразитологические исследования тканей устриц не выявили в них каких-либо патогенов. Лишь при микроскопии срезов и сколов с наростов со створок больных устриц в их толще была обнаружена густая сеть мицелия неизвестного гриба.

Установлено, что локализация наростов в тех или иных участках створок в некоторой степени может характеризовать возраст моллюска к моменту его заражения. У молодежи, выращиваемой на коллекторах, наросты образуются в районе замка или у отпечатка аддуктора. Расположение наростов у заднего края раковины крупных моллюсков свидетельствует о недавнем заражении. Регистрация частоты встречаемости поражений в различных секторах створок позволила выявить различия в локализации роста у культивируемых устриц и моллюсков естественных банок [29. 30].

Раковинная болезнь, впервые зарегистрированная в 1975 г., была обнаружена на всех крупнейших устричниках северо-западной части Черного

моря. Учитывая высокую степень пораженности ею устриц (до 99%) она, по-видимому, и явилась одной из причин массовой деградации естественных популяций этого вида в северо-западной части Черного моря [30]. В качестве эффективных профилактических мер борьбы с раковинной болезнью является сбор на дне пораженных створок, в которых длительное время может находиться мицелий *O. implexa*, а также обработка молоди устриц раствором различных солей [31].

Значительный вред устрицам наносят различные организмы-перфораторы раковин устриц (водоросли, губки, полихеты, брюхоногие моллюски), которые способны вызвать различные патологические изменения не только в раковинах, но и в мягких тканях моллюсков. В Черном море основными перфораторами являются сверлящая губка *Cliona vastifica*, сверлящая полихета *Polydora ciliata*

Наиболее массовыми перфораторами раковин устриц являются сверлящие губки [35]. Поселяясь в больших количествах на устричных банках, губки могут вызвать массовую гибель моллюсков. В Егорлыцком заливе около 35% плоских устриц естественных поселений были заражены сверлящей губкой. [36]. Кроме того, они ухудшают товарный вид моллюсков, качество мяса, но и приводят к образованию нежелательных галлов (вздутий), блистеров, борозд [30].

Просверливая многочисленные отверстия в раковинах устриц, они делают створки хрупкими, легко ломающимися. Сквозные отверстия в створках раковин способствуют проникновению ила в мантийную полость устриц, что отрицательно сказывается на жизнеспособности моллюсков и может привести к их смерти. У плоских устриц Егорлыцкого залива вследствие деятельности сверлящих губок наблюдались повреждения лигамента, сквозные отверстия раковин, снижение массы мягких тканей. В качестве профилактических мер борьбы с губками-перфораторами раковин плоских устриц необходимо их на 3-4 часа изъять из воды или поместить на 10-12 мин. в насыщенный раствор поваренной соли. Для предотвращения расселения губок на устричных банках нужно постоянно проводить отбор пораженных створок моллюсков.

Можно также отметить большой вред, который нанесла устрице Черного

моря стихийный дальневосточный аутоакклиматизант - брюхоногий моллюск рапана (*Rapana thomasi*) (синоним - *R. bezoar*), которые радулой проделывают отверстия у краев раковин устриц и вводят внутрь моллюсков секрет слюнных желез, приводящих к разрушению живой ткани, после чего высасывает разложившееся тело устриц. Предполагают, что именно рапана уничтожила некогда богатейшую Гудаутскую устричную банку Кавказского побережья Черного моря [37].

Учитывая сложившееся положение с культивированием различных видов устриц, вода для выращивания моллюсков должна быть максимально чистой, без значительных концентраций солей тяжелых металлов, хлорорганических соединений, детергентов. К сожалению, выращивание устриц в морской воде, где распространенность ряда поллютантов достаточно высока, может привести к существенным нарушениям физиологического состояния и генетическим изменениям моллюсков [136; 137].

1.2. Современное состояние работ по воспроизводству плоской устрицы в Черном море

Устрицеводство явилось одним из первых направлений марикультуры моллюсков на Черном море, имеющим более чем 200-летнюю историю. Большие запасы плоской устрицы существовали в Черноморском бассейне ещё в начале 20-го столетия [16-19, 21, 27]. Устричники (устричные банки) располагались вдоль берегов Кавказа, Крыма, в Керченском проливе и заливах северо-западной части Черного моря, что давало возможность проведения весьма интенсивного их промысла. В большом количестве устриц добывали на отмелях Тендровской косы, у входа в Егорлыцкий залив, в Каркинитском и Джарылгачском заливах, вдоль всего побережья Крыма и на побережье Северного Кавказа - в районах городов Гудауты, Туапсе, Адлера [24; 26].

Культивирование устриц впервые было начато на базе садкового хозяйства, организованного В.А. Штолем в 1881 г. в Южной бухте близ Севастополя (цит. по

[22]). В 1894 г. первое русское товарищество устрицеводов организовало еще одно устричное хозяйство в Севастопольской бухте. Следует также упомянуть хозяйство Фальцфейна, созданное в конце 90-х годов прошлого века в Хорлах (Каркинитский залив). В конце прошлого и начале нынешнего столетия в районах Севастополя и Хорлов существовало 5 небольших устричных заводов. Сбор устричной молодежи на этих заводах не производился, а в садках и бассейнах этих хозяйств выращивались моллюски, собранные с естественных банок, где только определенное время выдерживались для очистки. Одновременно продолжался их промысел на устричных банках [21; 22; 25-27].

Устрицы реализовались не только в причерноморских городах, но и отправлялись в Варшаву, Ригу, Москву, Санкт-Петербург, Харьков, где пользовались большим спросом. И хотя объемы выращивания на черноморских заводах были невелики, российские устрицы, благодаря их высокому качеству, вытеснили на рынках этих городов моллюсков, привозимых из других стран. Устричные хозяйства перестали функционировать во время первой мировой войны. Попытки восстановления устричных заводов 1929 и 1957 гг. не были доведены до конца, и до 60-х годов нашего столетия работы по разведению и выращиванию устриц на Черном море не проводились [21; 22; 25-27].

С 1964 г. в АзЧерНИРО (впоследствии ЮгНИРО) начались планомерные исследования, направленные на разработку биологических основ и технических средств культивирования плоской устрицы [22; 27].

На основе изучения отдельных сторон биологии естественных популяций устриц (динамики численности, биомассы, размерно-возрастной структуры, особенностей размножения, динамики численности личинок в планктоне, интенсивности оседания на различные субстраты, особенностей линейного и весового роста в процессе выращивания на коллекторах) были разработаны биологические основы и подготовлена «Временная инструкция по биотехнике культивирования устриц в полуциклических хозяйствах северо-западной части Черного моря» [23; 26].

Выращивание устриц рекомендовалось осуществлять в хозяйствах 2-х

типов: бассейно-садковых и морских подводных фермах. Основой обоих методов выращивания являлся сбор спата устриц на коллекторы в природных условиях, во время нереста естественных популяций, с последующим доращиванием устриц до товарного размера (60 мм и более). В первом случае начальные этапы выращивания осуществляется в бассейнах, с последующим переносом и выращиванием в садках в естественной среде обитания, во втором - в садках на естественной кормовой базе [25; 26].

В связи с разработкой биотехники культивирования этого вида на Черном море были созданы два хозяйства: Егорлыцкое опытно-промышленное устричное хозяйство (ЕОПУХ) и Черноморское экспериментальное устричное хозяйство (ЧЭУХ). В первом планировалось получение молоди и выращивание моллюсков до товарного размера в бассейнах, во втором - подращивание полученной на ЕОПУХ молоди до промысловой величины в садках.

Однако резкое изменение экологической ситуации в северо-западной части Черного моря [29; 30; 31], обусловленной зарегулированием стока рек, загрязнением прибрежных вод солями тяжелых металлов, хлорорганическими пестицидами детергентами, нефтепродуктами, заморными явлениями и эвтрофикации, а также прогрессирующим на этом фоне грибковым заболеванием черноморской устрицы (болезнь раковины) резко подорвали естественные запасы устриц. В результате этого разработанные биотехнологии товарного выращивания, основанные, на сборе спата на коллекторы в естественных условиях оказалась, непригодной для промышленного выращивания.

Таким образом, восстановление устрицеводства на черноморском бассейне в 70-х годах завершились неудачей, а созданные устричные хозяйства (ЕОПУХ и ЧЭУХ) в 80-х годах были перепрофилированы.

Анализ всего комплекса проблем, ограничивающих развитие марикультуры устриц, показал два реальных пути для их решения [36]. Первый путь направлен на сохранение запасов аборигенного вида путем разведения и выращивания аборигенного вида устриц в искусственных условиях. Это направление в значительной степени было связано с массовым получением личинок и спата

плоской устрицы в искусственных условиях, т.е. с заводским методов воспроизводства этого вида.

Вторым направлением работ было связано с введением в Черное море экологического эквивалента плоской устрицы, которая могла бы занять освободившуюся экологическую нишу, но в то же время не подавлял бы существование черноморской устрицы или других моллюсков, обитающих в Черном море. Таким потенциальным объектом для вселения в Черное море могла быть тихоокеанская (гигантская или японская) устрица – *Crassostrea gigas* (Thunberg), акклиматизация которой успешно прошла практически на всех континентах [37 - 41].

Первые экспериментальные работы по индуцированию нереста и получению личинок и спата черноморских устриц в искусственных условиях были проведены в восточной части Черного моря (мыс Большой Утриш) в конце 70-х годов [33-40]. Было показано, что плавное повышение температуры воды в термостатирующих установках, где содержались устрицы, с интервалом примерно 1 °С в сутки вызывало созревание и нерест устриц. Последующие исследования позволили уточнить отдельные звенья технологии получения личинок черноморской устрицы [34; 40].

В настоящее время личинок устриц получают в основном двумя методами - путем температурной индукции нереста, и с помощью выдерживания (кондиционирования) производителей до периода естественного нереста, когда температура воды повышается до нерестовой в соответствии с природным ходом гидрометеорологических условий. Перед стимуляцией нереста устриц выдерживают при температуре 12-14 °С (ниже нерестовой) и интенсивном кормлении смесью водорослей- (*Isochrysis galbana*, *Nitzschia closterium*, *Phaeodactum tricornutum*, *Nephrochloris salina*, *Monochrysis lutheri*, и др. Сроки кондиционирования зависят от исходного состояния особей, температур воды, при которой они находились до выдерживания, и других факторов [36, 38, 39].

Индуцирование созревания и нереста моллюсков и получение велигеров является хотя и важным, но не основным и определяющим звеном биотехнологии

разведения устриц. В процессе развития до метаморфоза личинки проходят ряд, так называемых критических стадий, на которых наблюдается их весьма значительная смертность. В связи с этим, при выращивании велигеров до жизнестойких стадий чрезвычайно важно соблюдать комплекс условий, необходимых, для нормальной жизнедеятельности (температурный, солевой, кислородный режимы рН, уровень аммонийных соединений, периодичность кормления, сбалансированность рациона и др.).

Для личинок устриц оптимальная температура воды составляет 20-25°C, соленость 18-19‰, рН 8,1-8,4, насыщение кислородом не менее 80 % содержание аммиака, нитратов и нитритов не более 1 мг·л⁻¹ для каждого соединения [34, 36, 40]. Культивирование личинок проводят в бассейнах объемом 4-10 м³ и глубиной 1,4-2,0 м, расположенных в аквариальной, поскольку в этих условиях осуществляется лучший контроль и управляемость абиотическими параметрами среды. Поскольку велигеры имеют, определенный запас энергетических соединений (главным образом, гликогена), они ограниченное время могут существовать без подкормки. Однако, учитывая их малые размеры после выхода из мантийной полости (155-180 мкм) и, соответственно, высокий уровень метаболита кормление необходимо начинать сразу же после переноса велигеров в аквариумы.

Успех культивирования личинок в значительной степени определяется правильным режимом их кормления [38]. В качестве корма личинок используют морские одноклеточные водоросли. Предварительными экспериментами установлено, что наиболее высокая эффективность усвоения имела место при питании личинок хризомонадами *M. lathery*. Максимальное значение удельной скорости роста - 0,0121 наблюдалось при средней плотности 4-5*10⁴ кл·мл⁻¹.

Развитие личинок при концентрации ниже и выше указанной было замедленным и несинхронным, [39]. Последующие исследования показали, что лучшие результаты выращивания получаются при кормлении не монокультурой, а смесью нескольких видов водорослей в соотношении 1:1 [39]. Хорошие результаты были получены при двукратном кормлении личинок на стадии

великонх, поддерживая в течение суток концентрацию, равную 5×10^5 кл. мл⁻¹ [39, 40].

При выращивании личинок устриц до метаморфоза большое значение имеет высота водного столба. В ходе экспериментов было показано, что в емкостях с соотношением высоты (H) к ширине (D) равное 6:1 у личинок наблюдалась значительно лучшая выживаемость, по сравнению с емкостью, где отношение H/D было 0,8:1. До стадии оседания в первом случае достигало 80-85% посаженных личинок, тогда как во втором варианте их количество не превышало 20%.

Кроме того, в аквариумах с большим отношением *L/H* личинок одного помета достигают стадии оседания на искусственный субстрат на 14-15 день, тогда как в низких - на 18-й день [38]. В целом, проблему получения посадочного материала от производителей плоской устрицы Черного моря в принципе можно считать решенной [40].

В то же время, при проведении исследований на плоской устрице мало внимания уделялось эколого-физиологическим исследованиям более поздних стадий онтогенеза: от периода оседания спата на субстрат до выращивания половозрелых особей. Было опубликовано лишь небольшое число работ, преимущественно, тезисного характера по отдельным аспектам функциональной экологии этого вида [23, 55-58].

В большинстве своем они были связаны с изучением роста устриц, которые были проведены в заливах северо-западной части Черного моря – Егорлыцком, Джарылгачском и Каркинитском и у побережья Северного Кавказа (мыс Большой Утриш) [21-27]. Отдельные сведения по размножению, питанию и дыханию черноморской устрицы были приведены для кавказского побережья Черного моря и Керченского пролива [23; 31]. Однако эти публикации в основном носят тезисный характер и базировались, преимущественно, на единичных опытах.

Между тем, эти исследования представляют практический интерес, поскольку только устойчивое получение половозрелых особей может обеспечить воспроизводство вида. В свою очередь для этого необходимо создание

оптимальных условий при выращивании полученного в искусственных условиях спата до промысловых размеров и формирования маточных стад. Эти работы представляют также определенный интерес для сравнительной и эволюционной физиологии [47; 48; 52; 53].

Необходимо отметить, что развитие марикультуры моллюсков, в том числе и устриц, в лимане Донузлав, предусмотрено Общегосударственной Программой развития рыбного хозяйства Украины на период до 2010 г и Государственной программой зарыбления рыбохозяйственных водных объектов Украины ценными видами рыб на период 2002-2010 гг. (Программа «Аквакультура») [62].

Для развития марикультуры гидробионтов ЮгНИРО и Академией Наук АР Крым разработан инвестиционный проект «Донузлав-марикультура» [154, 155], в котором была предусмотрена организация мидийно-устричных ферм производительностью 2500-3000 тонн мидий и 3 млн. экз. устриц в год товарных особей, а также организация устричного питомника производительностью 10 млн. шт. спата. Планировалось также создание в лимане Донузлав «Научно-методического инновационного центра марикультуры», в котором будут обучаться специалисты по выращиванию и переработке этих гидробионтов, а также проходить стажировку студенты и предприниматели [156].

Таким образом, для создания эффективных биотехнологий, интенсификации и оптимизации отдельных звеньев и всего цикла культивирования устриц, необходимо проведение широкого комплекса эколого-физиологических исследований, направленных на изучение адаптаций у этого вида к динамичным факторам окружающей среды на разных стадиях онтогенеза.

Материалы данного раздела опубликованы в следующих работах:

Золотницкий А.П. К вопросу организации крупномасштабного культивирования устриц в озере Донузлав / Н.А. Сытник, А.П. Золотницкий, А.Н. Орленко, В. Г. Крючков // Труды южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. -2008. – Т 46. С. 48 – 54. (Личный вклад: сбор и обработка материала, участие в написании статьи).

Губанов Е. П. Современное состояние, проблемы и перспективы развития марикультуры моллюсков в Черном море / Е. П. Губанов, А. П. Золотницкий,

Н. А. Сытник, В. А. Гетманенко // материалы Междунар. научно-педагог. конф., 1 - 3 апреля 2008 г., Современное состояние рыбного хозяйства : проблемы и пути решения : тезисы докл. - Херсон, 2008 г.: - С. 25-27. (Личный вклад: сбор и обработка материала, участие в написании тезисов доклада).

Золотницкий А.П. Современное состояние марикультуры устриц в Черном море : тезисы докладов: материалы Всеукр. научно-практ. конф., 2 - 3 октября 2008 г., Биоразнообразие водных экосистем : проблемы и пути решения /А. П. Золотницкий, А. Н. Орленко, Н. А. Сытник // Днепропетровск, 2008 р. - С. 10-12. (Личный вклад: сбор и обработка материала, участие в написании тезисов доклада).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Характеристика материала

Объектом исследования являлась плоская (европейская, грядовая, или съедобная) устрица - *Ostrea edulis* L. Черного моря. Работы проводили в лимане Донузлав и Керченском проливе в 2001-2009 гг.

Общая характеристика собранного и обработанного материала по разделам исследования приведена в таблице 2.1.

Таблица 2.1. Объем собранного и обработанного материала по различным разделам исследований

Разделы исследований	Устрица черноморская
Гистологический анализ гонад, экз.	112
Определение плодовитости, экз.	38
Определение органического вещества яиц и личинок (проб)	36
Определение скорости потребления кислорода (опытов)	184
Определение скорости фильтрации, опытов	212
Количество проб при изучении роста моллюсков	76

Для проведения исследований использовали моллюсков высотой 7-82 мм, общей массой (со створкой) 0,12-72,7 г, собранных с искусственных субстратов –

коллекторов, гидробиотехнических сооружений (ГБТС) и обрастаний камней. Моллюсков разделяли на отдельные группы животных, с интервалом 5 мм, и в пределах каждой группы проводили опытные работы.

2.2. Методы исследований

Гистологические методы. Для проведения гистологических работ моллюсков собирали с коллекторов и обрастаний. При индивидуальном анализе измеряли длину раковины, определяли общую массу моллюска с раковиной, находили массу мягких тканей, раковины мантийной жидкости.

Отдельные участки половых желез фиксировали в жидкости Буэна и после 3-4-недельного выдерживания обрабатывали по общепринятым методикам - проводили через спирты возрастающей концентрации и ксилол, после чего заливали в парафин [159]. Серийные сагиттальные и фронтальные срезы, толщиной 5-7 мкм окрашивали железным гематоксилином и азаном по Гейденгайну [160; 161]. Для характеристики функционального состояния гонад использовали следующие показатели: размеры ацинусов, число и размеры половых клеток и их ядер, степень заполнения цитоплазмы желтком.

Гистологические препараты изучали при помощи световых микроскопов «МБИ-3» или «Биолам Р-16». Фотографирование препаратов осуществляли с помощью микрофотонасадки МФН-3 микроскопа фирмы Rathenow, а также с помощью микроскопа XSP-146TR, с цифровой видеокамерой DCM 130 (1.30 pix., USB-2.0). Всего обработано 112 проб половых желез устриц.

Плодовитость устрицы изучали в опытах по созреванию гонад в процессе температурной индукции нереста [33; 34; 71]. Моллюсков, высотой 35-77 мм, собранных с естественных банок и коллекторов выдерживали (кондиционировали) в воде близкой к температуре среды обитания. Затем ее плавно повышали на 1-2 °С в день вплоть до нерестовой температуры 20-21 °С, после чего она возрастала в соответствии естественным ходом температуры в акватории. Наиболее подготовленные, половозрелые особи, начинали нереститься

при температуре 19-20 °С (до 60 % особей). При температурной стимуляции плавно повышали на 1 °С в день до 20 °С, а затем резкое, в течение 2-3 часов увеличение ее до 26-28 °С. Первыми нерестились самцы, когда створки приоткрыты сперма выделяется в воду в виде струек, а когда моллюск прихлопывал створки – эякулят выделялся в виде облачков. Самцы выбрасывают половые продукты с небольшими промежутками времени, в течение нескольких часов. Вслед за самцами через 1-3 суток начинался нерест самок. Хотя развитие личинки от яйца до велигера проходит в мантийной полости самки, небольшая часть яиц все же теряется моллюском, когда створки приоткрываются для дыхания. Поэтому иногда нерестящуюся самку можно найти по присутствию небольшого количества яиц у выводящего сифона моллюска.

Однако для точного времени появления личинок дважды в день проводился отбор проб на предмет наличия велигеров в воде. Нерест самки (выход личинок) в воду продолжался до 10-12 суток.

Всю пробу личинок переносили в мерный цилиндр объемом 0,5 л. При помощи перфорированной пластины, свободно перемещаемой вверх и вниз, с диаметром, близким к диаметру цилиндра, добивались равномерного распределения яйцеклеток по всему объему. После тщательного перемешивания воды из цилиндра проводили своеобразное титрование пробы – уменьшая каждую пробу в 10 раз, т.е. штемпель-пипеткой отбирали пробу суспензии яиц, объемом 1 мл, и переносили ее в такой же цилиндр с чистой профильтрованной водой.

Число личинок определяли путем отбора трех проб, с последующим подсчетом их в камере Богорова под биноклем МБС-9.

Определение органического вещества яиц и личинок проводили методом мокрого сжигания [162, 163]. Для этого исследуемую пробу (1,7 – 3,6 мг) обрабатывали 10 мл 0,2 н. раствором $K_2Cr_2O_7$ в концентрированной серной кислоте в присутствии катализатора (100 мг Ag_2SO_4). Смесь нагревали в течение 15 минут при температуре 120 °С в сушильном шкафу. После нагревания колбам давали остыть и к их содержимому медленно, обмывая стенки горлышка колбы, добавляется 15 мл дистиллированной воды. После остывания избыток бихромата

оттитровывали 0,02 н. раствором соли Мора в присутствии фенилантраниловой кислоты.

По разности между исходным количеством окислителя и оставшимся после окисления пробы рассчитывали количество кислорода, затраченное на окисление органического вещества. По этим данным с помощью оксикалорийного коэффициента ($20,33 \text{ дж} \cdot \text{мг}^{-1}$) [164] определяется калорийность исследуемого вещества [165].

Определение скорости потребления кислорода. Материалом для исследования служили разноразмерные особи, высотой 10 - 82 мм и живой массой (со створкой) 0,35 до 72,7 г [165; 166] . Моллюсков, взятых из естественных популяций, очищали от обрастателей и содержали в аквариумах, температура воды которых соответствовала природной среде обитания. Опыты проводили при температуре и солености, соответствующие естественной среде обитания. В Керченском проливе перевезенных моллюсков акклимировали в течение 10-12 дней. Температура воды в опытах, проводившихся в Керченском проливе колебалась в пределах 6–19°C, соленость – от 13,9-15,1 ‰. В лимане Донузлав, температура и соленость составляли, соответственно, 11–27 °C и 17,3–17,9 ‰.

Изучение скорости потребления кислорода (СПК) устрицами проводили методом замкнутых сосудов [165; 166]. Перед опытом животных в течение 1-2 суток выдерживали в лотке с проточной водой, затем переносили в респирометры, объемом 1-3 дм³ (в отдельных случаях до 5 дм³) с профильтрованной морской водой. Параллельно с этим устанавливали контрольные респирометры, в которых также проводили замер кислорода в начале и в конце опыта.

После того, как моллюски открывали створки и начинали фильтровать воду, зондом брали пробу для определения начального содержания кислорода в воде. Исходная концентрация кислорода варьировала в пределах 5,4 -8,7 мл·л⁻¹. Затем респирометры закрывали и экспонировали в течение 3 - 4 часов. Количество потребленного кислорода моллюсками определяли йодометрическим методом Винклера [165]. Количество потребленного кислорода (R , мл O₂ час⁻¹ экз.⁻¹) определяли по формуле:

$$R = \frac{(R_1 - R_2) - (R_3 - R_4)}{n \cdot t}$$

где R_1 и R_2 – соответственно, исходное и конечное содержание кислорода в опытном респирометре с моллюсками, R_3 и R_4 - исходное и конечное содержание кислорода контрольном сосуде, n - число животных в опыте, t – продолжительность опыта (час). При анализе материалов учитывали результаты тех экспериментов, в которых содержание кислорода в респирометрах за время опыта снижалось не более чем на 25% от исходной величины.

После завершения опыта моллюсков подвергали биологическому анализу (определяли длину животного, общую массу, массу мягких тканей, пол, стадию зрелости). Для определения сухой массы мягкой ткани ее отделяли от створок и высушивали до постоянной массы при температуре 70 °С в течение 3 суток.

Определение скорости фильтрации моллюсков. Моллюсков для опытов собирали в лимане Донузлав с обрастаний твердых субстратов и устричных и мидиевых коллекторов. Работа в Керченском проливе осуществлялась на партиях моллюсков, которые были собраны в лимане Донузлав и перевезены в пролив, где до опытов их акклимировали в течение 3-4 недель к существующей солености этой акватории.

Перед опытом устриц содержали обычно в течение суток в аквариумах с профильтрованной морской водой с целью освобождения их желудочно-кишечного тракта от содержимого. В качестве корма использовали диатомовую микроводоросль *Skeletonema sp.*, средний объем клетки составлял 1200 мкм³. Опыты проводили в сосудах, объемом 1-12 дм³ (в отдельных случаях до 15 дм³), в зависимости от размера и числа особей в опыте [129]. Изучение фильтрационной активности моллюсков проводили непрямым методом по разнице концентрации корма в начале и конце опыта. Начальную и конечную плотность микроводорослей определяли прямым счетом в камере Фукса-Розенталя [123; 168]. По завершении опыта, во избежание погрешностей при подсчете,

оставшиеся водоросли концентрировали, после чего определяли их плотность [168, 169].

Для расчета скоростей фильтрации устрицы были предварительно проведены 3 - 4-часовые опыты по интенсивности потребления водорослей моллюсками. Было установлено, что уменьшение концентрации корма в опытных сосудах удовлетворительно аппроксимируется экспоненциальным уравнением:

$$K_t = K_0 \cdot e^{-p \cdot t}$$

где K_0 и K_t - соответственно начальная и конечная концентрация ($\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$) взвеси за время (час), p - удельная скорость снижения концентрации (час^{-1}), которая в опытах была равна 0,204-0,366. В связи с этим скорость фильтрации устриц определяли по формуле Голда [48]:

$$F = \frac{\ln K_0 - \ln K_t}{n \cdot t} \cdot V$$

При статистическом анализе полученных данных использовали результаты опытов, где концентрация водорослей уменьшилась не более чем на 25 % от исходной плотности взвеси, поскольку до этой величины снижение концентрации во времени соответствовало приведенному выше экспоненциальному уравнению. Продолжительность опытов варьировала в пределах 3-4 часов, в зависимости от объема сосудов и размера моллюсков.

Изучение влияния различных концентраций альгофлоры на скорость фильтрации и величину рациона моллюсков проводили на двух размерных группах: 20-30 и 50-60 мм. Для каждой концентрации их значение определялось по среднему из 3-4 опытов.

При изучении влияния массы тела на фильтрационную активность использовали моллюсков общей живой массой 0,18-62,9 г (со створкой). У крупных животных длиной свыше 30 мм скорость фильтрации измеряли на

отдельных особях. В экспериментах с более мелкими устрицами использовали одноразмерную группу из 3-10 особей. После окончания опыта скорость фильтрации рассчитывали на одного моллюска. Связь фильтрационной активности с массой тела аппроксимировали уравнением степенной функции [125, 129]:

$$F = F_1 \cdot W^n$$

где W - масса тела (г), F_1 и n - коэффициенты. При изучении влияния температуры на скорость фильтрации опыты проводили таким образом, чтобы в экспериментах она соответствовала температуре естественного обитания животных.

Скорость потребления пищи (рацион, C , мг экз.⁻¹) определяли на основе уравнения:

$$C = F \cdot K \cdot t,$$

где F – скорость фильтрации (л·час·экз.⁻¹) K - средняя концентрация пищи (водорослей) во время опыта (мг·л⁻¹), t – продолжительность фильтрационной активности моллюсков (час).

При определении величины суточного рациона, в приведенной выше формуле вводили дополнительную переменную (G), характеризующую калорийность водорослей. Энергетический эквивалент диатомовых микроводорослей, используемых в опытах определяли расчетным способом, по объему их тела (V , мкм³), используя для этого уравнения Р. Стратмана [167]:

$$\lg G = 0,758 \lg V - 0,422$$

где G - масса клетки микроводоросли, выраженная в единицах органического углерода, пг (10^{-12} г С·кл $^{-1}$). Для перевода значений массы в единицы энергии допускалось, что 1 мг С = 44,9 дж [164].

Изучение роста и определение продукции устриц проводили в оз. Донузлав. Устриц, которых получали в искусственных условиях, обычно выращивали в сетных садках, размером 0,7×0,7 м и 1×1 м, устанавливаемых в прибрежной зоне. Для изучения роста устриц измеряли длину, высоту, сырую массу целого моллюска, у 5 особей проводили полный биологический анализ – определяли массу раковины, мягких тканей, мантийной жидкости, определяли индекс кондиции – отношение объема тканей к объему полости раковины [169]. Как отмечал В. Е. Заика [172], при изучении роста и анализе индивидуальной продукции за небольшие (по сравнению с максимальным значением продолжительности жизни животного) промежутки времени, допустимо принять величину прироста (индивидуальную продукцию), равной - $P = dw/dt$. Поскольку при сборе проб интервалы времени между ними составляли 0,8-1,4 мес. (за исключением зимнего периода, когда рост полностью останавливался), мы сочли возможным принять указанное выше соотношение.

Расчет теоретических кривых роста проводили с помощью уравнений Берталанфи и Гомперца [170; 172]. Кроме того, для характеристики ростовых процессов определяли удельные скорости линейного (q_L) и весового (q_W) роста, среднесуточные приросты длины ($P_L = dL/dt$) и массы ($P_W = dW/dt$), которые находили по формулам:

$$P_{L(W)} = q_{L(W)} \cdot L(W)$$

$$q_{L(W)} = \frac{\ln L(W)_{\lambda_2} - \ln L(W)_{\lambda_1}}{t_2 - t_1},$$

где $L (W)$ - средняя длина (масса) за анализируемый интервал времени от t_1 до t_2 (сут). Продукцию устриц и устриц в садках (P_t) за данный период времени определяли методом Бойсен-Иенсена [46, 49] по уравнению:

$$P_t = B_t - B_{t-1} + B_e$$

где B_{t+1} и B_t соответственно биомасса моллюсков во время от t до $t+1$, B_e - биомасса элиминированных особей за данный промежуток времени. Общую продукцию за цикл выращивания (2-3 года) находили путем суммирования продукции за весь период исследования: $P_{\Sigma} = \sum P_i$

При выращивании устриц в садках для определения продукции и элиминации использовали формулы:

$$B_t = (W_2 - W_1) \cdot (N_1 + N_2) / 2$$

$$B_e = (N_2 - N_1) \cdot (W_1 + W_2) / 2$$

где N_1 и N_2 и W_1 и W_2 – соответственно, средняя численность (экз.) и масса 1 экз. за исследуемый период времени.

Для сравнительной оценки эффективности продукционных процессов определяли удельную (суточную) продукцию (P , сут.⁻¹) и P/B -коэффициент за тот или иной период времени и весь цикл культивирования.

Статистическую обработку экспериментальных и полевых данных осуществляли по общепринятым методам, изложенным в руководствах Н.А. Плохинского [173] и Г. Ф. Лакина [174]. Для сравнения каких-либо групп экспериментальных материалов (размер, массу), как правило, для них определяли среднюю арифметическую (\bar{X}), дисперсию (σ^2), среднее квадратичное (стандартное) отклонение (σ) и ошибку средней величины (m).

Достоверность различий между средними определяли с помощью критериев Стьюдента (t) или Фишера (F) при 5 % или 1 % уровнях значимости ($P < 0,05$ или $P < 0,01$). Для аппроксимации связи между различными переменными использовали следующие функции: линейной регрессии ($y = a + b \cdot x$), степенной ($y = a \cdot x^b$), экспоненциальной ($y = a \cdot e^{b \cdot x}$) и гиперболической ($y = a \cdot x^b + x$) функций, а также полиномы 2-й или 3-й степени. Математическая обработка полученных данных осуществлялась с помощью компьютерных статистических программ «Statistica», «Microcal Origin-6.1» и электронных таблиц «Excel».

2.3. Краткая океанографическая характеристика районов работ

Лиман Донузлав представляет собой полузакрытый залив (лиман) Черного моря, расположенный на юго-западном побережье Крымского полуострова (рис. 2. 1) [175, 176]. Протяженность лимана в северо-восточном направлении достигает 27 км, ширина в нижней части - 9 км, в верхней части несколько сотен метров с преобладающими глубинами 2-8 м. [177].

Географически он ориентирован с юго-запада на северо-восток побережья Крыма. Его площадь составляет около 48 км², ширина от 0,5-1 км в верхней и средней части до 5 – 10 км - в нижней. Береговая линия сильно изрезана, образует многочисленные заливы [176, 178] (рис. 2.1).

В нижней части преобладают глубины менее 4 м и резко увеличиваются на фарватере до 12-20 м, на большей части остальной акватории преобладают глубины более 5 м, максимальная величина - 28 м. [175].

Этот лиман образовался в 1961г., через косу был прорыт судоходный канал, соединивший его с морем, вследствие чего соленость озера стала снижаться и в 1971 г. стабилизировалась на уровне 17,5-19 ‰, как в близлежащем Черном море. Грунты озера преимущественно илистые, у берегов часто наблюдаются выходы известняковых пород [174, 176].

Климат лимана Донузлав засушливый, с сильными ветрами. По данным гидрометеослужбы Черноморского флота в сентябре-апреле чаще всего дуют северо-восточные ветры.

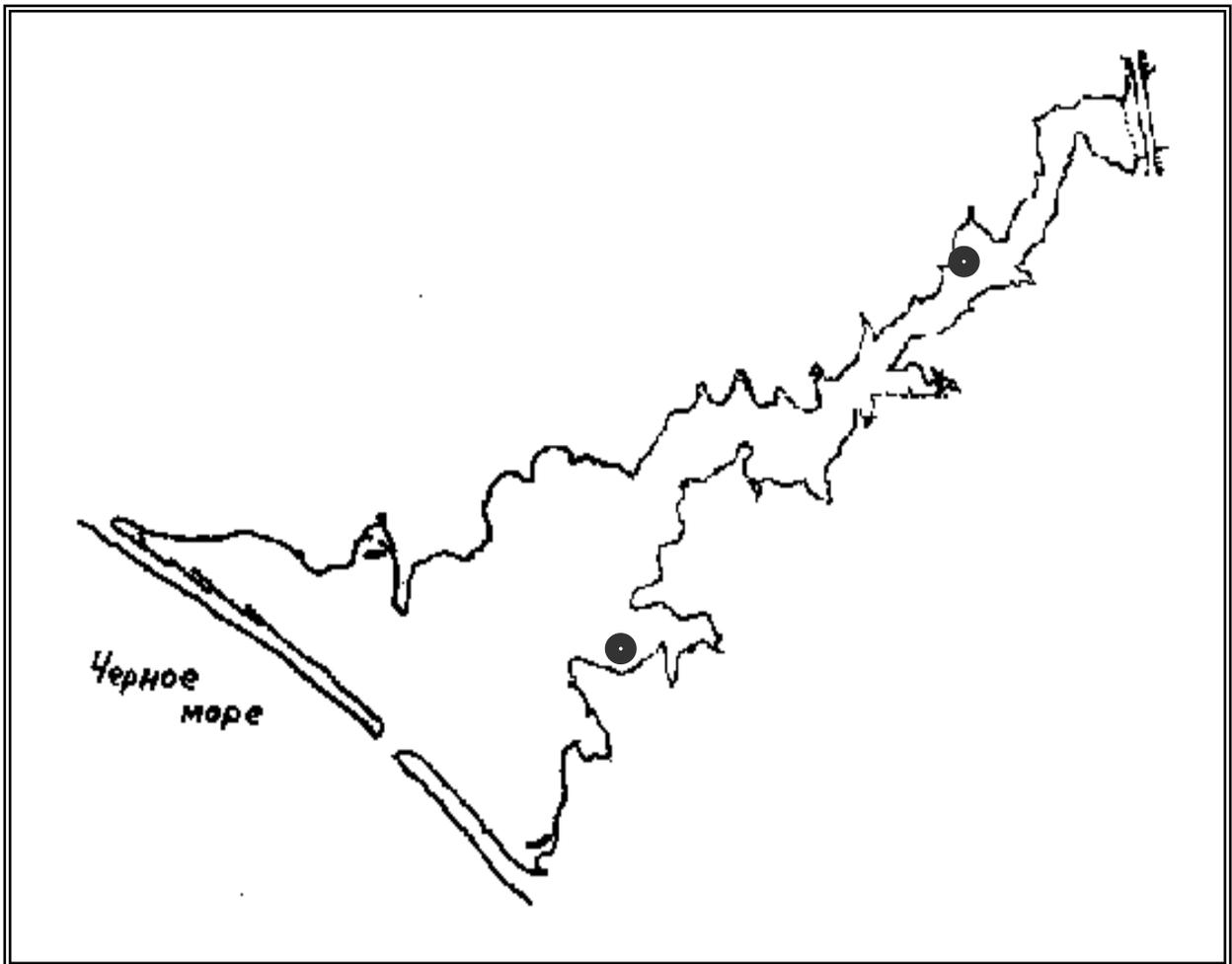


Рис. 2.1. Район работ по культивированию моллюсков в лимане Донузлав. (отмечено кружками).

Юго-западные, западные и северо-западные ветры преобладают с апреля по сентябрь [177; 178]. В лимане хорошо выражена береговая циркуляция, которая оказывает влияние на ход ветра преимущественно в летний период. Утром и вечером он дует со стороны суши, днем - со стороны моря. От господствующих ветров в значительной степени зависят волнение и течения в этой акватории. Ветер, силой 4-8 м/сек, вызывает волну высотой 0,2-0,5 м. В верховьях озера при такой же силе ветра высота волны значительно меньше [177]. Уровень озера в настоящее время одинаков с уровнем моря. Суточная амплитуда колебаний

уровня озера 10 см, наибольшая – 35 см.

В зависимости от направления ветра вода из моря или поступает в озеро или вытекают из него [177] . Как правило, в поверхностном слое они одного направления со сгонным ветром, а у дна - противоположного направления. Обратные компенсаторные течения образуются при скорости поверхностных течений порядка 8-12 см/сек [178; 179].

В верховьях озера, при господствующем северо-восточном ветре, наблюдается сложная циркуляция вод - антициклонический круговорот со скапливающим эффектом.

При скорости ветра 15 м/сек скорость течения здесь колеблется от 20 до 90 см/сек, определяя тем самым достаточно хорошую циркуляцию и аэрацию вод, благоприятную для роста и развития устриц.

Проведенные ЮгНИРО исследования показали, что в верховьях озера Донузлав содержание растворенного в воде кислорода в течение всего года высокое и не опускается ниже 8 мл даже в летний период, что уменьшает вероятность возникновения заморных явлений [177; 183].

Общий ход рН, за исключением небольших временных перепадов, в течение года не выходит за пределы величин 8,1-9,2. Такая слабощелочная реакция морской воды, примерно соответствует величине рН в Керченском проливе и характерна в целом для поверхностных вод Черного моря. Прозрачность воды лимана Донузлав различна и во многом определяется глубиной района. В низовьях озера с глубинами 20 м прозрачность воды до 10 м, над глубинами 12-18 м - прозрачность - 8 м. В верховьях озера на глубинах 5-10 м прозрачность составляет 4-6 м. При штормовой погоде прозрачность уменьшается в два-три раза [183].

Распределение температуры воды в верховьях озера имеет сложную картину. На мелководных участках температура по всей толще воды одинакова, тогда как в южной глубоководной части летом наблюдается термоклин с перепадом температур до 4 °С. Летом максимальный прогрев воды наблюдается в августе и достигает в отдельные годы 28 °С. Зимой самая низкая температура (до

минус 1 °С) приходится на февраль [177; 179].

Лёд в лимане. Донузлав ранее образовывался практически ежегодно, однако в последние 10-15 лет ледовые условия заметно изменились. Обычно он появлялся в январе и исчезал в конце февраля. Лед в обычные зимы тонкий, может в течение зимы исчезать и появляться несколько раз [179]. В суровые зимы, как, например, в 1984-1985 или 2006-2007 гг., лед достигал толщины 45 см.

Соленость воды в верховьях лимана. Донузлав в течение года колеблется от 12 до 18 ‰, а по глубинам - в пределах 1 ‰ [182]. Снижение солености приурочено, в основном, к весеннему периоду и связано с обильными паводковыми и грунтовыми водами. Значительные снижения солености в верховьях залива происходят в марте-апреле. На распределение солености оказывает также влияние ветровая деятельность, что обуславливает формирование в верховьях залива галоклина. По степени распреснения выделяются три зоны. Кутовая (распресненная), мелководная часть залива, с глубинами в 1-2 м, где иногда наблюдается снижение солености до 10 ‰ [179]; средняя часть верховий залива (глубины до 4 м), которая является буферной зоной с наиболее выраженными колебаниями солености, и глубоководная зона (глубины 4-8 м), где колебания солености проявляются не значительно.

Керченский пролив Гидрологический режим Керченского пролива обусловлен его мелководностью, водообменом между Черным и Азовским морями и метеорологическими условиями. Вследствие мелководности пролива нагревание и охлаждение водных масс происходит быстро по всей толще воды (рис. 2.2).

Годовой ход температуры воды в Керченском проливе характеризуется значительной амплитудой с выраженным минимумом в феврале-марте (до минус 1 °С) и максимумом в июле-августе - до 30 °С (средняя многолетняя соответственно равна 2,0 °С и 24,2 °С).



Рис. 2.2. Район работ по культивированию устриц в Керченском проливе (отмечено кружком).

Средняя годовая температура в Керченском проливе составляет около 13 °С [184, 185]. За последнее десятилетие среднегодовая температура воды (по сравнению с 30-80-ми гг.) превысила норму на 0,2 °С (с 12,6 до 12,8 °С).

В Керченском проливе волнение в значительной степени определяется удаленностью от берега и глубиной. В центральной более глубоководной части пролива волны могут достигать высоты 2-3 м, тогда как у берегов, особенно при направлении ветра с берега, высота волн не превышает 1,5 м [186-189].

Соленость воды в Керченском проливе колеблется от 12 до 18 ‰ и зависит от преобладающего типа течений. Как показали многолетние съемки, проводимые лабораторией промысловой океанографии ЮгНИРО, при преобладании азовских течений распреснение наблюдается в поверхностном горизонте вод; в то время как в придонном слое черноморская вода не вытесняется и соленость изменяется незначительно [190].

Водообмен с Черным и Азовским морями обуславливает распределение солености, плотности, прозрачности и цвета воды. Колебания уровня воды в Керченском проливе обусловлены речным стоком, атмосферными осадками, испарением, ветром (сгонно-нагонные колебания) и водообменом с Черным морем. В теплый период года уровень воды в проливе обычно выше, чем в холодный период [191].

В районе Керченского пролива ветровые условия довольно разнообразны. Это определяется многообразием синоптических ситуаций и характером рельефа. В целом по побережью зимой чаще наблюдается северные и северо-восточные ветры (повторяемость от 10 до 47%). Весной так же, как и зимой, чаще всего отмечаются северные и северо-восточные ветры с повторяемостью 8-34% [191, 193].

Летом режим ветра неустойчив, но все же некоторое преимущество имеют юго-западные ветры с повторяемостью 11-24%. Осенью господствуют ветры северных и северо-восточных направлений, повторяемость каждого из них может достигать 40 - 46%. Повторяемость штилей во все сезоны колеблется от 1 до 2%. Средняя годовая скорость ветра составляет 5,3—6,9 м/с [189]. Наибольшие скорости ветра отмечаются в зимний период, в летний период ветры наиболее слабые. Средние месячные скорости ветра по побережью в течение года изменяются от 2 до 8 м/с, максимальные могут достигать 40 м/с [184, 186].

Изменения уровня моря обусловлено, прежде всего, устойчивостью сильных ветров и характеризуют интенсивность и особенности сгонно-нагонных процессов. Значительная пространственно-временная изменчивость ветра в сочетании со сложной морфометрией обуславливают сложный характер

изменений уровня вдоль берегов Керченского пролива, приводит к многоступенчатой деформации нагонной волны.

На акватории Керченского пролива наблюдается волнение преимущественно ветрового типа, появление зыби очень редко. Ветровое волнение развивается очень быстро, уже через 2-3 часа после начала действия ветра рост волн из-за малой глубины прекращается, поэтому продолжительность действия ветра определяющей роли не играет.

У наветренных берегов развитие волнения ограничивается глубиной, а у подветренных оказывают влияние не только скорость ветра и глубина, но и разгон волн [184, 187]. При наиболее сильных штормовых ветрах со скоростями свыше 20-25 м/с рост волн также ограничивается глубиной. Однако эти ветры наблюдаются крайне редко и преимущественно в зимний период [186]. Хотя формирование поля течений зависит от многих условий, основная роль принадлежит ветру, господствующему над акваторией пролива с прилегающими районами морей, разности уровней на концах пролива, обусловленной сгонами и нагонами, и различием в балансе пресных вод Черного и Азовского морей [188]. При одних и тех же погодных условиях может отмечаться рост скоростей от 7-10 до 40-46 см/с, однако наблюдается случаи, когда скорости 6-15 см/с могут удерживаться 2-3 суток. С удалением от берега устойчивость течений возрастает [185].

В прибрежных районах определяющее влияние на течения имеет местный ветер. При устойчивых ветрах со скоростью 6-8 м/с течение на поверхности моря устанавливается уже через 2-3 часа после начала действия ветра. В некоторых случаях наблюдаются течения, противоположные действию ветра, или они отклоняются от него более чем на 90°. В пределах 300-400-метровой прибрежной зоны, при сгонных и нагонных ветрах, а также в случае бризовых ветров отмечаются течения, направленные по порвали к берегу. Причем при нагонах в этой зоне течения направлены в море (сходимость потоков), при сгонах – к берегу (расходимость потоков) [187, 188]. В периоды безветрия преобладают Азовские течения, что объясняется положительным пресным балансом Азовского моря. В

течение года Азовские течения также преобладают (44%) над Черноморскими (39%). Процент неустойчивых ситуаций (17%) сравнительно низок [185].

Водные массы в Керченском проливе хорошо идентифицируются по солености и содержанию биогенных элементов, визуально – по цвету и прозрачности воды [184].

Главным показателем водообмена является соленость вод. Для исследуемой акватории характерны ее резкие изменения: от 11,0 до 18,0 ‰. Здесь же отмечаются достаточно большие горизонтальные градиенты - на протяжении 1-1,5 км соленость может изменяться на 3-4 ‰.

Общая повторяемость течений с учетом направленности смешанных потоков в среднем за год составляет для азовского потока - 62%, для черноморского – 38%, при южных ветрах развивается черноморское течение [184, 186, 192].

ГЛАВА 3. РЕПРОДУКТИВНЫЙ ЦИКЛ, ПЛОДОВИТОСТЬ И СКОРОСТЬ ГЕНЕРАТИВНОГО РОСТА ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ

3.1. Репродуктивный цикл

Исследование закономерностей прохождения половых циклов и реализация исторически сложившихся адаптивных реакций, связанных с размножением моллюсков, представляет большой интерес для сравнительной и эволюционной физиологии и экологии, и в то же время является основой любых биотехнологий культивирования гидробионтов.

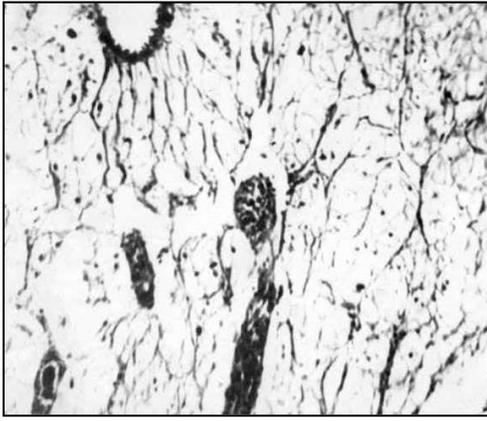
В мировой литературе существует значительное число работ, посвященных изучению репродуктивного цикла плоской устрицы в различных географических зонах [71 - 74, 78, 79, 194 - 199]. В Черном море работы, связанные с исследованием процессов размножения плоской устрицы, основывались, в основном, на результатах планктонных съемок, характеризующих сроки появления и концентрации личинок этого вида в различных районах моря [17, 18, 22, 25]. Гистофизиологических исследований полового цикла устриц, дающих значительно более полную картину процессов, происходящих в половых железах этого вида, были незначительны, причем, в основном они имели тезисный характер [55 - 57].

Как известно, плоская устрица является протандрическим гермафродитом, т.е. анатомическая и цитологическая дифференцировка пола на ранних стадиях онтогенеза вначале протекает по мужскому типу [62, 64, 66, 67]. С возрастом происходит инверсия пола и в половых железах часто одновременно находятся ацинусы с женскими и мужскими половыми клетками. Иногда в конце 1-го года,

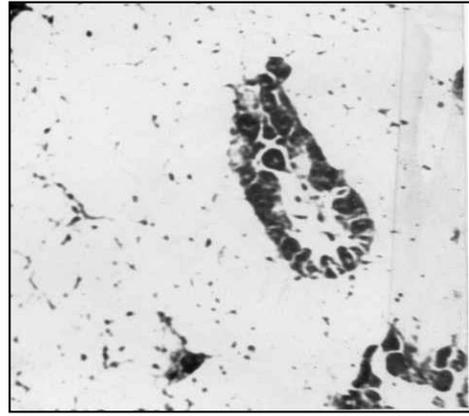
но в основном на 2-м году жизни начинают появляться особи, ацинусы (ампулы) которых представлены женскими половыми клетками – оогониями и ооцитами на разных стадиях развития [66-71], количество которых может достигать 40 % от общего числа особей в популяциях. В отдельных случаях инверсия пола и развитие по женскому типу происходит в конце 1-го года жизни. Кроме того, отмечено, что у особей может происходить чередование мужской и женской фаз в развитии половых клеток. Как полагают некоторые авторы, это обусловлено благоприятными экологическими факторами – высокой кормовой базой, отсутствием резких изменений абиотических факторов (температуры, солености и др.) в процессе онтогенеза [71, 73-75]. Таким образом, несмотря на наличие гермафродитизма и преобладания самцов в популяции существует значительное число самок, численность которых может заметно варьировать.

В настоящем исследовании нами изучался лишь оогенез, поскольку практически в любой популяции именно самки определяют ее репродуктивный потенциал популяции [201, 202]. На основе полученных гистологических данных в течение полового цикла черноморской устрицы нами выделено 6 стадий зрелости: 0 - индифферентного состояния (половой инертности), 1 - начало гаметогенеза; 2 - интенсивного гаметогенеза; 3 – преднерестового состояния; 4 – созревания и нереста; 5 - посленерестовой перестройки. Стадии зрелости гонад черноморской плоской устрицы представлены на рисунке 3.1. В целом, сходная с нашей классификация этапности развития гонад плоской устрицы, описана другими авторами у разных видов моллюсков [64; 71; 73 - 78, 194; 197; 198].

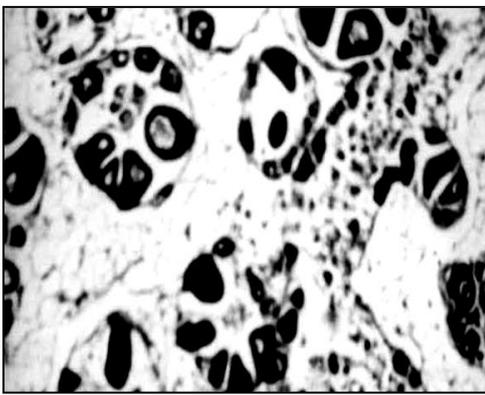
В январе-феврале, вплоть до середины марта ($T = 0,3-5\text{ }^{\circ}\text{C}$), устрицы лимана Донузлав в основном находятся в состоянии половой инертности (0-я стадии зрелости). Половые железы представлены сильно развитой соединительной тканью с небольшими ацинусами (ампулами), в которых локализованы мелкие гонии неопределенной половой принадлежности, размером 6-11 мкм. Кроме того, в отдельных ампулах наблюдаются ооциты генеративной фазы, размером 12-17 мкм, с крупным (9-13 мкм) пузыревидным ядром (зародышевым пузырьком) [68; 71; 77; 79; 105; 200].



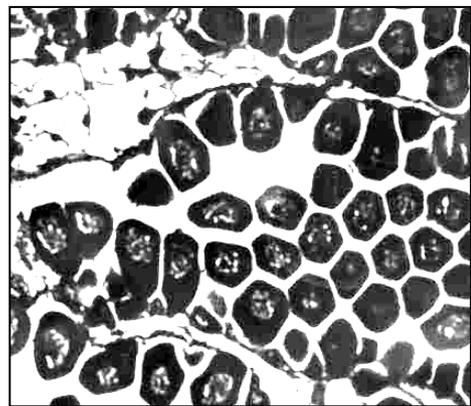
А



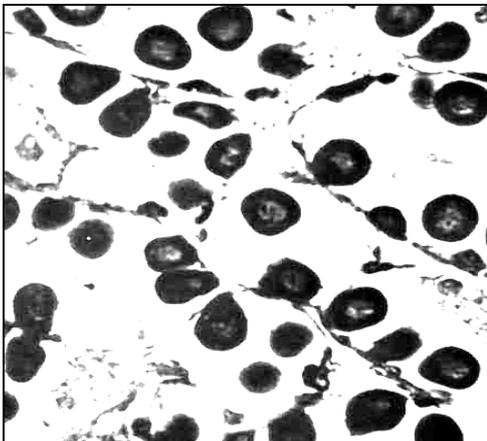
Б



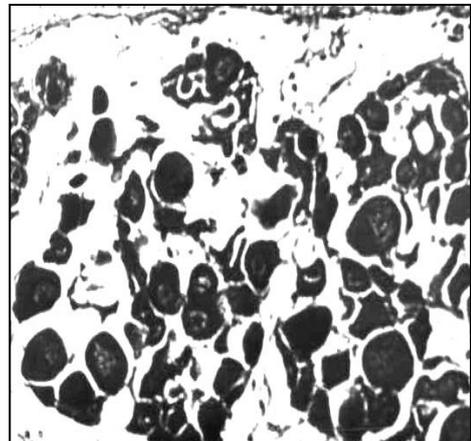
В



Г



Д



Е

Рис. 3.1. Стадии зрелости половых желез черноморской плоской устрицы. А – индифферентное состояние (0 стадия); Б – начало гаметогенеза (1 стадия); В – интенсивный гаметогенез (2 стадия); Г – преднерестовое состояние (3 стадия); Д – созревание и нерест (4 стадия); Е – посленерестовая перестройка (5 стадия). Увеличение – х 105.

Во второй половине марта - начале апреля, при температуре 7 - 10⁰ С и выше процессы гаметогенеза устриц заметно интенсифицируются. Площадь соединительной ткани уменьшается, параллельно с этим увеличивается число ацинусов на единице площади среза. Большинство из них представлено ооцитами генеративной фазы и начальных фаз трофоплазматического (дейтоплазматического) роста (25 мкм и выше) (1-я стадия зрелости). На этом этапе развития гонад наблюдалась существенная асинхронность развития половых клеток как в пределах одного ацинуса, так и в разных ампулах отдельных особей разных размерных групп, что отмечено и другими авторами [71, 73, 79, 195, 197, 198]. Максимальные размеры ооцитов в это время составляли 34 мкм.

В конце апреля и практически до конца мая (Т = 14-18 ° С) процессы развития половых клеток еще больше активизируются. Этот период характеризуется значительным увеличением размера ацинусов и развивающихся в них ооцитов, в которых интенсивно протекают процессы вителлогенеза - синтеза и депонирования в них трофических веществ (2-я стадия зрелости). Половые клетки увеличиваются в размерах до 55 - 60 мкм (максимум 67 мкм) хотя ооциты еще соединены значительной частью своей поверхности с базальной мембраной.

В конце мая большая часть половых клеток находится на завершающих стадиях трофоплазматического роста. В это время происходило резкое уменьшение площади соединительной ткани, с одновременным разрастанием генеративной ткани и увеличением размера ацинусов и диаметра ооцитов (до 70-77 мкм). Ооциты связаны с мембраной ацинуса тонким цитоплазматическим выростом («ножкой») (3-я стадия зрелости).

Однако в это время уже наблюдаются открепленные от стенок базальной мембраны, свободно лежащие в просвете ампул зрелые ооциты, что свидетельствует о готовности особей к нересту. Максимальный диаметр ооцитов в ацинусах достигал размера 82 мкм. В это время асинхронность развития половых клеток несколько сглаживается, но, тем не менее, продолжает сохраняться.

Последующее повышение в июне-июле температуры воды до 20 – 25 °С приводит к созреванию и нересту особей (4-я стадия зрелости). Происходит открепление ооцитов от базальной мембраны и их выход в просвет ацинусов, с последующей эмиссией в полость тела. Максимальные размеры зрелых половых клеток составляют 92-95 мкм. В отдельных ацинусах наблюдаются следы овуляции зрелых яиц, а также остаточные ооциты с видимыми процессами резорбции (разрушения).

Поскольку размеры ооцитов имеют определенную предельную величину, то зависимость максимальных размеров ооцитов (D_{ov} , мкм) устриц от температуры воды можно с высокой точностью описать логистической функцией Ферхюльста [170; 173] (рис. 3.2).

$$D_{ov} = \frac{106,3}{1 - 28,8e^{-0,198T}}, \quad r = 0,98 \quad (3.1)$$

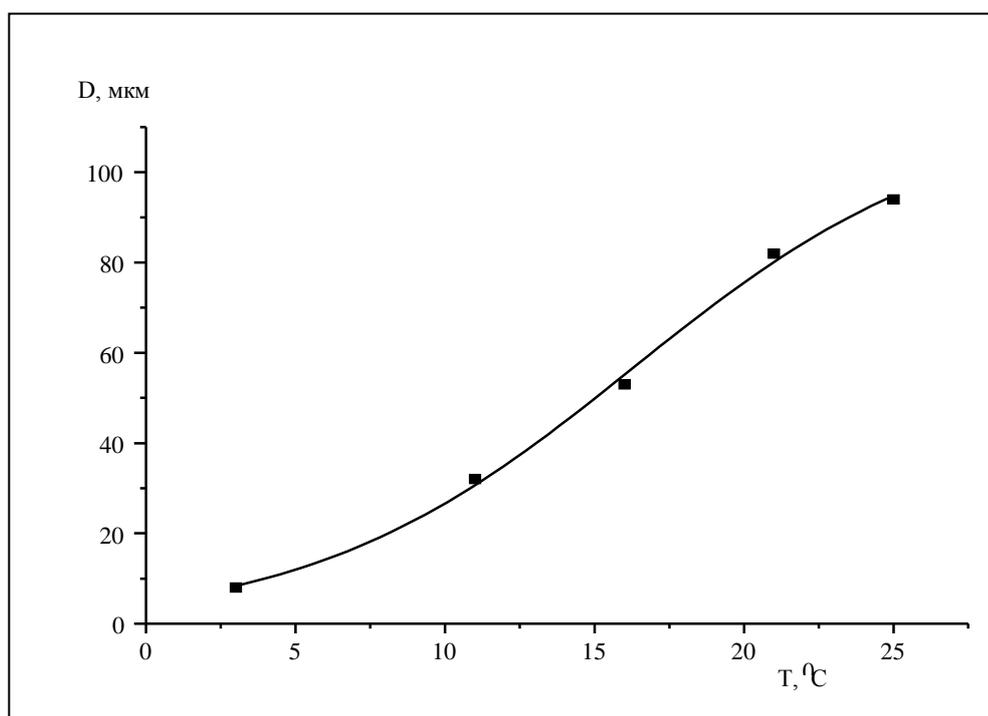


Рис. 3.2. Изменение максимального диаметра ооцитов (D, мкм) в зависимости от температуры воды.

По данным Манна [77] у плоской устрицы значение биологического нуля равно $7,0^{\circ}\text{C}$, несколько меньшие значения приводит Вильсона [198] - $6,75^{\circ}\text{C}$. Учитывая незначительные различия величины t_0 указанных авторов, и материалов по продолжительности развития гонад устриц до созревания нами была рассчитана термальная константа развития (S), которая составляла 493-508 градусо-дней.

Наши данные по значению S значительно выше величины, полученной Манном [78] – 404 градусо-дней и более близки к материалам Вильсона [198] - 554,52 плюс – минус 44,52 градусо-дней, хотя заметно ниже, чем у этого автора. По-видимому, что термальная константа развития в определенной степени обусловлена адаптациями к исторически сложившимся температурным условиям биотопа, в которых обитали исследованные популяции устрицы.

В частности, материалы Вильсона [77] были получены на моллюсках ирландских вод, где средний температурный фон значительно ниже, чем в калифорнийского побережья, на котором были проведены работы Манна [78]. В работе Шпигеля [197], который проводил свои работы у побережья Израиля, действие температуры оказалось еще выше – после мая оогенез в летние месяцы (в июне и июле) снижался лишь в августе, но в сентябре вновь активизировался. Температурный режим лимана Донузлав имеет промежуточные значения между указанными выше акваториями, что, вероятно, отразилось на скорости развития гонад. В конце августа - сентябре, при снижении температуры до $17 - 20^{\circ}\text{C}$ в гонадах основной части популяции моллюсков начинается посленерестовая перестройка - атрезия невыметанных зрелых половых клеток и фагоцитоз некротической клеточной массы (5-я стадия зрелости).

Последующие изменения в состоянии половых желез устрицы Черного моря в литературе не всегда рассматриваются, поскольку в это время нерест этого вида завершён. Например, в работах В. Л. Мониной и О. Ю. Кудинского [34, 56], исследовавших репродуктивный цикл плоской устрицы, приведены материалы по состоянию половых желез лишь в весенне-летний период. В работе А.Н. Орленко [57] было указано, что развитие половых желез было проведено и в осенне-

зимний период, но детально этот вопрос в работе не рассматривался. Между тем анализ изменений в гонадах в течение этого отрезка времени представляет большой интерес, поскольку знание его позволяет расширить возможности получения зрелых половых клеток вне сезона естественного размножения и, таким образом, увеличить эффективность работ марикультурных питомников [71; 72; 77, 197].

В октябре-начале ноября, при снижении температуры с 15 до 10⁰С, наряду с процессами резорбции овариальных фолликулов, у устриц начинается новая волна гаметогенеза – в половых железах появляются ооциты генеративной фазы и половых клеток фазы начала и в отдельных случаях интенсивного трофоплазматического роста. Эти процессы продолжались до конца ноября (Т = 6 – 8 °С), однако последующее снижение температуры воды приводит к остановке гаметогенеза, и в декабре в половых железах начали развиваться процессы атрезии овариальных фолликулов.

Таким образом, вследствие снижения температуры воды ниже биологического нуля развитие половых клеток останавливается. Очевидно, что при поддержании необходимого температурного режима и соответствующих трофических условий гаметогенез устриц можно было бы поддерживать вплоть до созревания половых клеток. Это предположение подтверждается имеющимися в литературе данными по прохождению полового цикла в акваториях, где температура не опускается ниже 10 °С [64; 70; 73; 197]. В январе гонады вновь состоят из сильно разросшейся соединительной ткани, с мелкими, сильно сжатыми ацинусами, с гониями и отдельными, не полностью дегенерирующими ооцитами трофоплазматического роста.

Сопоставление стадий полового цикла плоской устрицы в Черном море показало, что прохождение фаз развития гонад близко к таковым репродукции данного вида в других географических зонах [34; 64; 71; 77], отличаясь от них продолжительностью прохождения отдельных фаз гаметогенеза. Например, в акваториях с более высокой годовой температурой воды развитие гонад происходит практически непрерывно в течение круглого года [78, 197].

Полученные данные свидетельствуют, что при создании определенных трофических и термических условий от производителей устриц можно получать потомство не только в весенне-летний, но и в осенне-зимний период.

Таким образом, в результате проведенных исследований в репродуктивном цикле самок черноморской устрицы выделено 6 стадий зрелости гонад. Показано, что термальная константа развития (S), необходимая для развития половых клеток устриц Черного моря от оогоний до зрелого яйца составляет 493-508 градусо-дней. Полученные данные по особенностям развития гонад в осенний период года свидетельствуют о возможности получение зрелых половых клеток вне периода естественного нереста.

3.2. Индивидуальная плодовитость и скорость генеративного роста устриц

Важнейшим показателем репродуктивной стратегии моллюсков и оценки степени «благополучия» популяции является величина индивидуальной плодовитости. Используя данные по половой структуре, а также численности особей разного репродуктивного возраста, можно получить данные по популяционной плодовитости, генеративному росту и величине ожидаемого потомства [64, 74, 77, 78; 197; 198].

В настоящее время существуют лишь ограниченные материалы по этому вопросу, полученные на популяциях устриц в северо-западной части Черного моря [25] и побережья Северного Кавказа [33; 34]. Между тем, изучение этого вопроса, наряду с практическим значением, связанным с разведением и выращиванием этого вида, представляет определенный теоретический интерес, в частности, при оценке величины генеративной продукции, необходимой при анализе репродуктивных стратегий двустворчатых моллюсков.

Результаты исследований показали, что с увеличением длины и массы тела индивидуальная плодовитость устриц возрастает. Минимальное значение численности личинок, равное 0,13 млн. зарегистрировано у устрицы высотой 37

мм и общей (живой) массой 8,8 г, максимальное число личинок – 2,39 млн. было только у одной устрицы, размером 68 мм и массой 60,2 г.

Среднее число личинок у особей высотой 37-40 мм составляло 0,35 млн., в группе 41-50 мм средняя плодовитость возросла до 0,68 млн. яиц, а у моллюсков длиной 51-60 и 61-70 мм она увеличивалась соответственно до 0,95 и 1,49 млн. личинок. Характерно, что у устриц, высотой 70-80 мм средняя плодовитость составляла 1,44 млн. личинок, т.е. была ниже, чем у некоторых особей меньшего размера и массы. Следует отдельно отметить, что отдельные устрицы, высотой менее 40 мм (37-38 мм) также реагировали на стимулирующее действие температуры, поскольку в их мантийной полости находились личинки. Это косвенно подтверждает возможность размножения устриц в возрасте одного года.

Анализ экспериментальных данных показал, что связь плодовитости с высотой моллюска удовлетворительно описывается степенной функцией вида:

$$E = a \cdot H^b,$$

где E - плодовитость (млн. личинок·особь⁻¹), H - высота раковины моллюска (мм), a и b - коэффициенты уравнения для данного размерного ряда. У исследованных устриц в размерном диапазоне 35-77 мм связь между плодовитостью и высотой раковины в численной форме выражается следующим уравнением:

$$E = 4,77 \cdot 10^{-5} \cdot H^{2,43 \pm 0,428}, n = 18, r = 0,76 \quad (3.2)$$

где n – число особей, r – коэффициент корреляции.

Приведенное уравнение может быть использовано для ориентировочной оценки плодовитости разноразмерных особей. Однако как отмечает ряд авторов [49, 196], с биологической точки зрения число продуцируемых половых клеток

более целесообразно связывать не с размером, а массой особей.

Зависимость плодовитости (E , млн. лич.·экз.⁻¹) от сухой массой тела (W_c , г, без раковины) показана на рисунке 3.3.

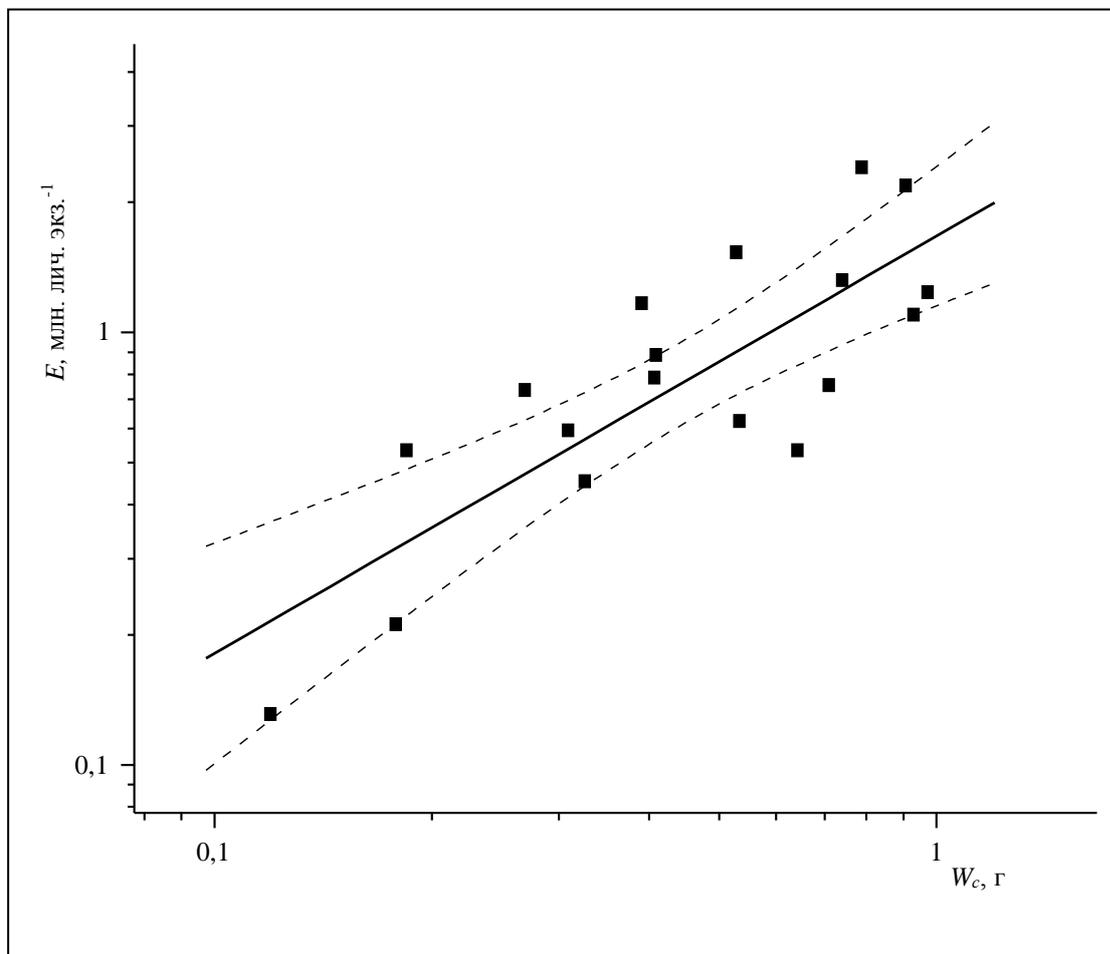


Рис. 3.3. Зависимость плодовитости (E) от сухой массы тела (W_c) устрицы (штриховые линии - 95% доверительный интервал).

Параметры уравнения связи численности личинок с массой описывается аналогичным уравнением:

$$E = m \cdot W^k,$$

где W - масса тела (г), m и k - параметры уравнения.

Результаты статистической обработки показали, что зависимость плодовитости (E , млн. лич.·экз.⁻¹) от сухой массой тела (W_c , г, без раковины) имела вид :

$$E = 1,67 \cdot W_c^{0,967 \pm 0,184}, n = 18, r = 0,81 \quad (3.3)$$

Из уравнения (2) видно, что плодовитость в определяющей степени зависит от массы тела, о чем свидетельствует величина коэффициента детерминации - r^2 , равного 0,65.

В то же время на 35% вариабельность плодовитости обусловлена другими факторами, из которых, по-видимому, наиболее важным является исходное гетерогенное исходное состояние ооцитов самок.

Для практических целей при оценке плодовитости устриц можно использовать более простое линейное уравнение, имеющее вид:

$$E = 1,57 \cdot W_c + 0,13, n = 18, r = 0,70 \quad (3.4).$$

Для сопоставления наших данных с материалами, полученными на устрицах побережья Северного Кавказа [34, 56] было рассчитано уравнение связи плодовитости с массой целого (со створкой) моллюска (W), которое имело вид:

$$E = 0,038 W^{0,91 \pm 0,168}, n = 18, r = 0,79 \quad (.3.5).$$

Сравнительный анализ показал, что плодовитость устриц побережья Северного Кавказа были несколько выше – при близких значениях коэффициента регрессии (0,945 и 0914), величина коэффициента пропорциональности в районе Северного Кавказа (0,514) было в 1,4 выше, чем в лимане Донузлав. В связи с этим величина плодовитости устриц, полученных этими авторами выше наших данных, примерно, на эту же величину.

Заметно более низкие значения плодовитости черноморской устрицы были получены Т.Ф. Кракатица [22]. Автором был использован прямой подсчет личинок в мантийной полости особей в ходе естественного нереста и обнаружено, что у устриц северо-западной части Черного моря, имеющих размер 40-70 мм, плодовитость варьировала в пределах 73,6-490,4 тыс. личинок на особь. Анализ полученной ею данных показал, что зависимость числа личинок от массы целого моллюска передается линейным уравнением:

$$E = 0,0114W + 0,088 \quad (3.6)$$

Таким образом, по данным этого автора плодовитость устриц примерно в 2 раза ниже, чем в опытах по температурной стимуляции нереста. В то же время максимальные значения плодовитости полученных ранее (2,96 млн. экз. личинок·особь⁻¹) были заметно выше полученных для данного вида в других географических зонах [34; 56].

В результате своих обширных исследованиях плодовитости разных размерных групп европейской устрицы, полученных в процессе естественного нереста в Чезапикском заливе (штат Мэриленд, США), Коул [79] приводит минимальные и максимальные значения для этого вида соответственно равные 0,091 (у особей размером 38 мм) до 1,73 млн. личинок (у моллюсков высотой 68-75 мм). Данный автор, ссылаясь на работу Эйтона [Eyton, 1858, цит. по [79], приводит его данные по плодовитости – 1,8 млн. личинок·особь⁻¹. Практически такие же материалы приводят в своей работе Лукас с соавт. [74] – 1,79 млн. экз.·особь⁻¹. Сходные данные приводятся в работе Уолна [80] - по его данным у устриц, размером 40-90 мм, число личинок изменяется соответственно от 0,1 до 1,5 млн. экз. на особь.

По-видимому, более высокие значения плодовитости устриц в работах В.Л. Моница [34] и наших исследованиях, обусловлены стимулирующим воздействием температуры на процессы овуляции самок. Влияние стрессовой температуры с одной стороны могло оказать влияние на овуляцию самок и увеличить

плодовитость, с другой стороны привести к снижению жизнеспособности части популяции устриц.

С другой стороны, меньшие значения плодовитости устриц указывают на некоторое снижение репродуктивного потенциала самок устриц. В целом, полученные нами данные по индивидуальной плодовитости плоской устрицы указывают на общий характер линейной зависимости плодовитости от массы тела у животных разных таксономических рангов [203].

При исследовании репродуктивных стратегий морских двустворчатых моллюсков большое значение имеет оценка энергетических трат, идущих на размножение того или иного вида [74; 75; 199; 202]. Для их характеристики используют величину репродуктивного усилия (*reproductive effort*), т.е. долю энергетического бюджета, идущего на размножение. Этот показатель часто определяется значением гамето-соматического индекса (ГСИ) – отношением энергии, заключенной в продуцируемых половозрелыми особями зрелых половых клетках, к энергетическому эквиваленту мягких тканей или целого моллюска [74; 202; 203].

На основе полученных материалов по плодовитости, средней сырой массе яйца ($6,3 \cdot 10^{-4}$ мг) и его энергетическом эквиваленте ($5,1$ дж мг^{-1}) была рассчитана зависимость между энергетическим содержанием яиц устриц и энергией заключенной в массе моллюска (W , дж экз. $^{-1}$), которая выражалась уравнением:

$$W_g = 0,172 \cdot W^{0,967 \pm 0,158}, n = 18, r = 0,80 \quad (3.7).$$

Поскольку коэффициент регрессии в уравнении (6) хотя и близок к единице, но несколько меньше ее, указанное уравнение можно представить в виде:

$$\frac{W_g}{W} \approx 17\% \quad (3.8).$$

Полученное значение ГСИ заметно выше величин, приведенных в работах других авторов [74; 77] – 12,0 и 12,7 %, что, очевидно, обусловлено более

высокой плодовитостью особей плоской устрицы, полученных в наших опытах.

Для характеристики скорости генеративной роста (продукции) (P_g , дж·сут⁻¹) в разные периоды жизненного цикла устриц, наряду с указанными выше данными, были использованы ранее полученные нами материалы по росту этого вида (разд. 6). Было обнаружено, что интегральные значения индивидуальной генеративной продукции устрицы в конце 1-го и 2-го цикла гаметогенеза составляли соответственно 1011 и 1842 дж., обусловленные разновеликой средней массой моллюска на 1-м и 2-м годах жизни, различающихся почти в 2 раза. Таким образом, за один и тот же временной отрезок цикла гаметогенеза индивидуальная генеративная продукция возросла почти в 2 раза.

В связи с этим представляло интерес количественно оценить скорость генеративного роста в течение каждого цикла гаметогенеза в 1-й и 2-й годы жизни. Поскольку плодовитость и масса выметанных яиц связана с сухой массой тела степенной функцией, где коэффициент регрессии практически не отличается от единицы, было принято, что и энергия, идущая на формирование половых клеток в процессе развития половых желез, прямо пропорциональна приросту массы тела. На основе этого допущения, а также материалов по росту устрицы были рассчитаны скорости генеративного роста устриц в течение 1-го (P_{g1} , дж·сут⁻¹) и 2-го (P_{g2} , дж·сут⁻¹) цикла гаметогенеза (рис. 3.4).

В численном виде зависимость P_g от сухой массы тела выражались следующими уравнениями:

$$P_{g1} = 541 \cdot W_c - 4,0 \quad r = 0,96 \quad (3.9)$$

$$P_{g1} = 211,6 \cdot W_c - 80,7, \quad r = 0,94 \quad (3.10)$$

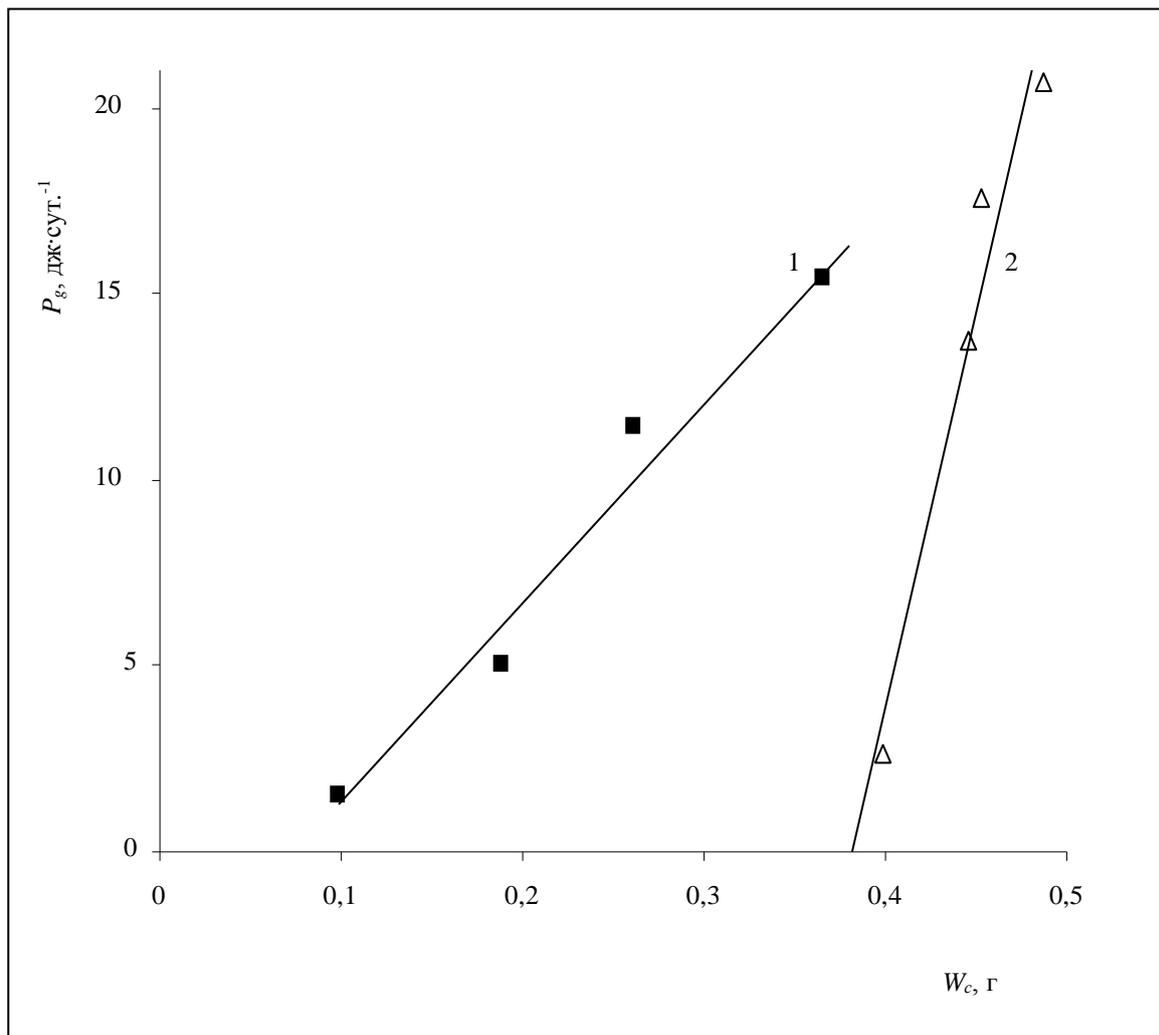


Рис. 3.4. Зависимость скорости генеративного роста ($P_{g,,}$ Дж сут.⁻¹) от сухой массы тела (W_c) устрицы в 1-й (1) и 2-ой (2) годы жизни.

Из уравнений (3.9) и (3.10) и рис. 3.4 видно, что на 2-м году жизни происходит значительное возрастание скорости генеративного роста.

Вероятно, это обусловлено тем, что по сравнению с 1-м годом жизни скорость роста соматической ткани (P_s) на 2-м году меньше, чем прирост генеративной ткани. Так, за интервал равный одному циклу гаметогенеза на 2-м году жизни в гонадах проходит полное развитие половых клеток пропорциональное массе тела, т.е. происходит как бы суммирование массы половых клеток, развивающихся в течение 1-го и 2-го годов жизни. В то же время

за прирост соматической ткани (P_s) будет ниже - лишь от начала до конца 2-го года жизни ($W_2 - W_1$).

Анализ соотношений скоростей генеративного и соматического роста ($v = P_g/P_s$) показал (рис. 3.5), что, если значение v в течение 1-го цикла гаметогенеза варьировало от 14,1 до 17,2 %, в среднем составляя 15,1 %, то в течение 2-го цикла доля энергетических трат на генеративный обмен возросла до 32,2-39,6 % (среднее значение 37,1 %).

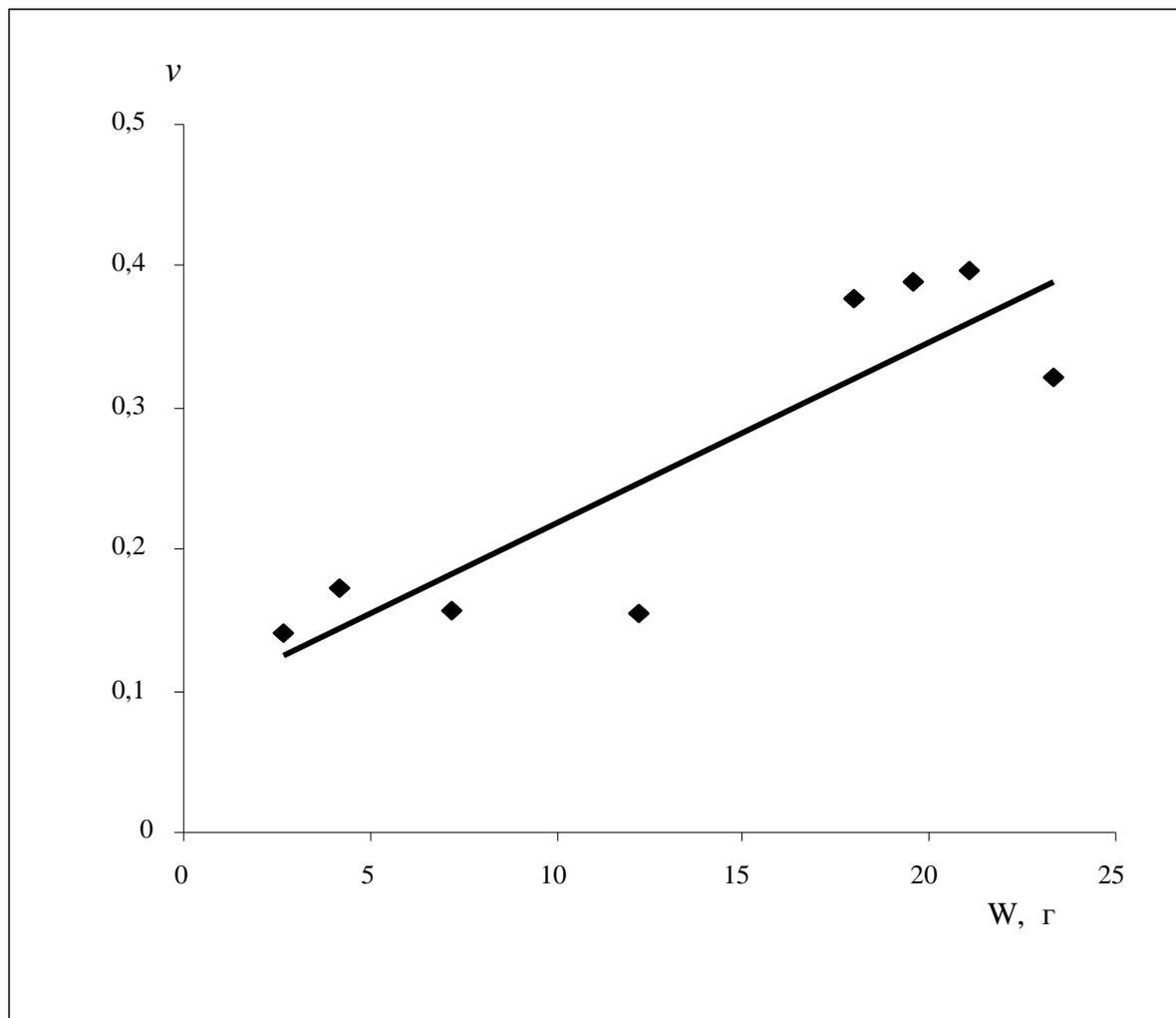


Рис. 3.5. Изменение соотношения скоростей генеративного роста и соматического роста ($v = P_g/P_s$) у плоской устрицы в онтогенезе.

В общем виде изменение v с ростом массы тела (W_c) можно описать обычным линейным уравнением:

$$v = 0,013 W_c + 0,09, \quad r = 0,89 \quad (3.11)$$

Таким образом, изменение скорости генеративного роста в процессе индивидуального развития обусловлено опережающими энергетическими тратами на репродукцию по сравнению с тратами энергии на рост соматических тканей тела.

Это указывает на то, что изменение скорости генеративного роста в процессе индивидуального развития обусловлено опережающими затратами энергии на репродукцию по сравнению с тратами энергии на рост соматических тканей тела.

Таким образом, можно сделать следующие выводы о величине индивидуальной плодовитости плоской устрицы лимана Донузлав.

Величина индивидуальной плодовитости сопоставима с таковой устриц из других местообитаний и варьирует в пределах от 0,13 до 2,39 млн. личинок·экз.⁻¹. Плодовитость устриц связана с сухой массой тела и аппроксимируется степенной функцией, имеющей вид: $E = 1,67 \cdot W_c^{0,967}$.

Значения относительных энергетических трат, идущих на размножение (удельная генеративная продукция) черноморской устрицы близка к 17%.

В онтогенезе с возрастанием индивидуальной массы скорость генеративного роста устриц увеличивается, что обусловлено опережающим темпом роста массы гонад, по сравнению с приростом соматической ткани моллюска.

Материалы данного раздела опубликованы в следующих статьях:

Сытник Н.А. Интенсивность дыхания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Рыбное хозяйство Украины. – 2010. – № 7. – С. 42 – 44.

Сытник Н.А. Индивидуальная плодовитость и скорость генеративного роста устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник, А.Н. Орленко, А.П. Золотницкий // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского.

2010. – Т. 23 (62), № 4. – С. 188 – 195. (Личный вклад: сбор и обработка материала, участие в написании статьи).

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДЫХАНИЯ И ФИЛЬТРАЦИОННОГО ПИТАНИЯ ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ

4.1. Интенсивность дыхания плоской устрицы и влияние на нее различных экологических факторов

Как известно, одним из наиболее важных свойств, присущих живым организмам, является обмен веществ (метаболизм), основой которого является два потока реакций, протекающих у животных – анаболических (процессы ассимиляции, биосинтеза, пластического или конструктивного обмена) и противоположно направленных – катаболических (процессы диссимиляции или энергетического обмена) [45; 49; 205; 208; 217].

В результате пластических реакций, поступающие с пищей крупные органические вещества расщепляются на более простые соединения и окисляются, что в большинстве своем, сопровождается выделением свободной энергии, которая запасается в форме макроэнергетических связей аденозинтрифосфата (АТФ) и используется для осуществления различных видов работы (химической, механической, осмотической). Процессы энергетического обмена, в основном, включают в себя восстановительные реакции, идущие с затратой энергии, в свою очередь полученной в ходе катаболических реакций.

Обобщенной характеристикой катаболических процессов, в ходе которых энергия пищи используется для осуществления процессов жизнедеятельности, является скорость потребления кислорода [45, 53; 205; 207]. Она является

важнейшим компонентом энергетического баланса организма, отражая его расходную часть, указывает на изменения физиологического состояния под влиянием различных экологических факторов среды; т.е. служит показателем изменений условий обитания, характеризует видовую скорость обмена веществ животных разного таксономического ранга [45, 46, 49; 52; 53; 205; 210; 224]. В этой связи нами была изучена скорость потребления кислорода (СПК) устрицами при разных температурных и соленостных условиях.

Изучение СПК моллюсками в зависимости от массы тела в Керченском проливе и лимане Донузлав в разные сезоны года показало (рис. 4.1), что, как и у других видов двустворчатых моллюсков [45, 48, 134, 135, 139] эти показатели тесно связаны между собой и хорошо аппроксимируются степенной функцией: $R = R_l W^k$, где R - скорость потребления кислорода, $\text{мл O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; W – сухая масса тела (без раковины), г; R_l - коэффициент пропорциональности, численно равный СПК при W , равном 1 г; k - коэффициент регрессии, характеризующий удельную скорость изменения дыхания устриц при изменении массы тела.

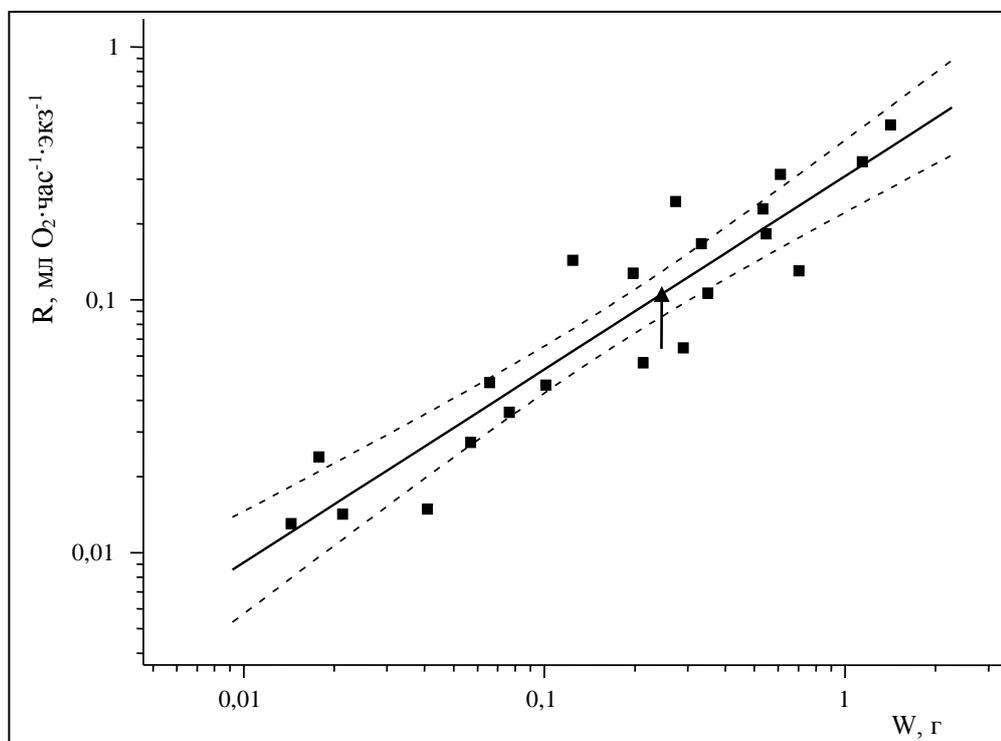


Рис. 4.1. Зависимость скорости потребления кислорода (R , мл $O_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$) устрицами в зависимости от сухой массы тела (W , г) в лимане Донузлав ($T = 18^\circ\text{C}$, $S = 17,6 \text{ ‰}$, штриховые линии – 95% доверительный интервал).

Параметры уравнения, выражающего зависимость между СПК и сухой массой тела (без створки) в указанных выше районах в разные сезоны года и, соответственно, при разной температуре воды приведены в таблице 4.1.

Таблица 4.1. Параметры уравнения, характеризующего СПК (R) устриц в зависимости от сухой массы тела (W) в Керченском проливе ($S = 14,1 - 15,2 \text{ ‰}$) и лимане Донузлав ($S = 17,1 - 17,9 \text{ ‰}$) *

Период работ, (Т, °С)	N	W_c	R_1	S_r	k	S_k	r
Керченский пролив							
декабрь (6)	22	0,016 -1,18	0,112	0,016	0,617	0,082	0,909
апрель (13)	22	0,014-1,43	0,320	0,040	0,813	0,076	0,926
июнь (19)	24	0,022-1,35	0,475	0,095	0,721	0,084	0,888
Лиман Донузлав							
ноябрь (11)	19	0,018-1,13	0,291	0,031	0,773	0,078	0,927
май (18)	21	0,023-1,39	0,491	0,072	0,688	0,083	0,895
август (23)	20	0,040-1,28	0,725	0,067	0,737	0,100	0,850

*N – число особей в опыте, W – пределы индивидуальной массы моллюсков в опыте, S_y – стандартная ошибка R_1 , S - стандартная ошибка k; r - коэффициент корреляции.

Из приведенных данных видно, что независимо от экологических условий района СПК устрицами заметно изменяется в зависимости от температуры воды. Наиболее низкая интенсивность дыхания (коэффициент R_I) моллюсков зарегистрирована при 6 °С, с повышением температуры воды наблюдалось устойчивое возрастание его значений.

При анализе полученных данных большое значение имеет вопрос об оптимуме жизнедеятельности для исследованного вида. Как отмечалось ранее в обзоре литературы, максимальный прогрев воды наблюдается в августе и достигает в отдельные годы 28 °С. В мелководных прибрежных акваториях, с глубинами менее 0,5 м, где прогрев заметно выше, температура может достигать 30 °С. Однако на этих участках, как правило, устрицы не образуют скоплений, поэтому скорее всего температура около 23-25 °С для этого вида близка к оптимальной.

Обращает на себя внимание заметное варьирование коэффициента регрессии k , значение которого заметно отличается от величины 0,73, определенной А.Ф. Алимовым [49] для морских двустворчатых моллюсков, а также 0,75, и приведенной в сводке Хеммингсена [213] для всех пойкилотермных животных.

Причины, вызывающие изменения параметра k неоднократно обсуждались в литературе [171, 172]. Их связывают с малым диапазоном масс экспериментальных животных, продолжительностью акклимации, и другими трудно учитываемыми или вовсе не учитываемыми факторами.

В наших опытах указанные факторы не могли оказать существенного влияния на величину коэффициента регрессии. Диапазон массы тела опытных животных был достаточно велик – минимальные и максимальные их значения различались между собой в 70-100 раз. Малый срок акклимации моллюсков к экспериментальной температуре также не мог быть определяющим фактором – опыты с устрицами проводили при температуре воды соответствующей естественной среде обитания.

Вместе с тем, известно, что у эктотермов часто наблюдается обратная связь между значениями коэффициентов R_l и k , т.е. возрастание метаболизма сопровождается уменьшением коэффициента регрессии (правило Локера) [172]. Анализ наших данных показал, что по мере возрастания температуры воды наблюдается заметная тенденция снижения значений коэффициента k (рис. 4.2), что можно интерпретировать как подтверждение указанного правила.

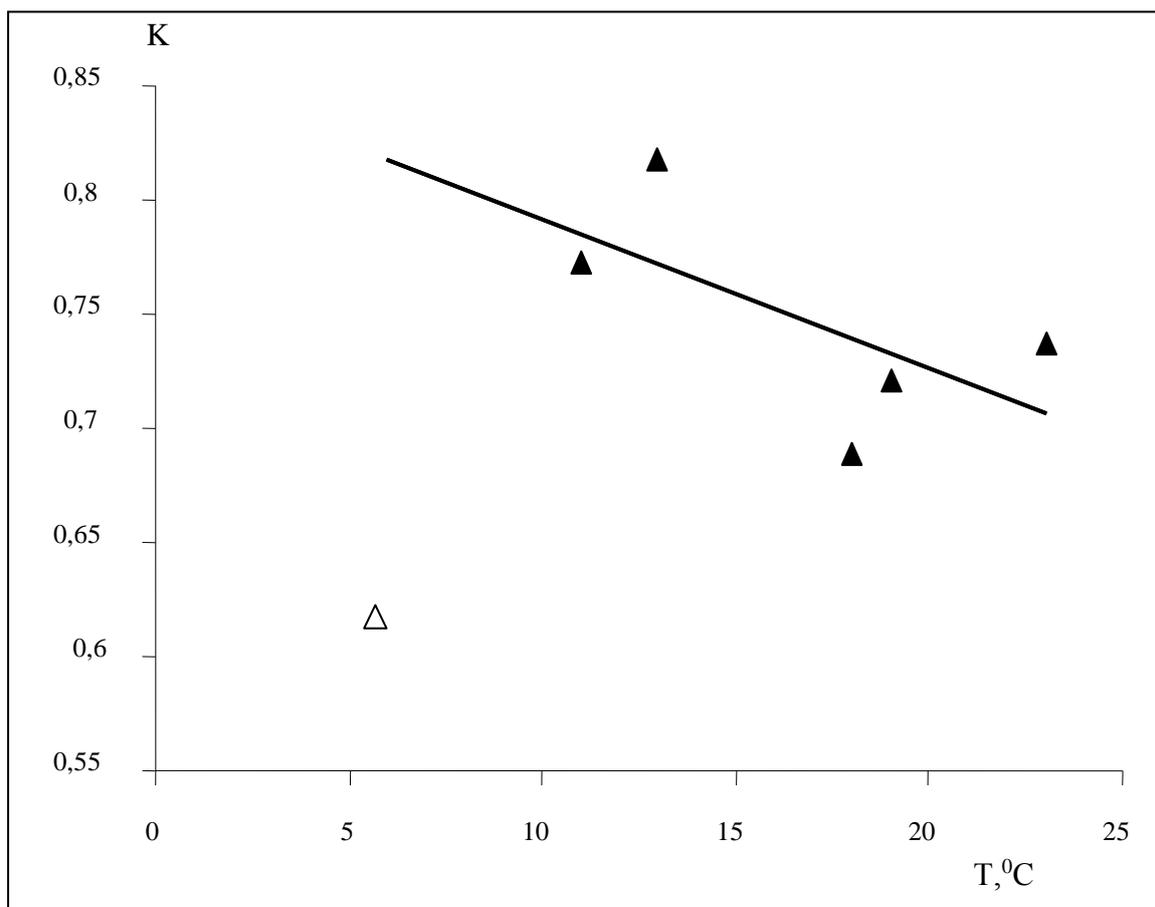


Рис. 4.2. Изменение коэффициента регрессии (k) в зависимости от температуры воды (T , °С)

В то же время на рис. 4.2 видно, что при 6 °С значение коэффициента k заметно отклоняется от общего тренда. Возможно, это связано с тем, что температура 6 °С выходит за пределы биокинетической зоны исследуемого вида [125 - 131]. В частности, известно, что такой биологически важный процесс как рост у данного вида устриц только начинается при температуре 11-12 °С, т.е.

значительно более высокой, чем температура 6 °С. Вероятно, что при этой температуре обменные процессы у крупных моллюсков замедлены в большей степени, чем у более мелких животных, особенно принимая во внимание разное соотношение их поверхности и объема [172].

О том, что в пограничных условиях могут иметь место своеобразные «краевые эффекты», что ранее уже отмечалось в литературе [64, 97].

Опыты в указанных районах проводились при разных значениях температуры воды и солености и коэффициенты пропорциональности и регрессии в полученных уравнений были различны, что не допускает строгого сопоставления полученных материалов.

Для точного сравнения влияния изменений температуры воды на скорость потребления кислорода отдельно в каждой акватории необходимо было провести нормировку, т.е. корректировку значений R в соответствии с некоторыми функциями преобразования для их более строгого сравнения. Для этого рекомендуется два пути [48] - принятие одной, наиболее вероятной величины коэффициента регрессии, с последующей трансформацией материалов и нахождением R_I для каждой серии опытных данных или сравнение интенсивности дыхания R/W у животных одинаковой массы.

Второй подход, на наш взгляд, является более предпочтительным, и кроме того, к настоящему времени существуют точные методы трансформации имеющихся данных для их корректного сравнения. В частности, для этого применяется следующее уравнение [135; 208]:

$$R_{st} = \left[\frac{W_{st}}{W_e} \right]^m \cdot R_e$$

где R_{st} и W_{st} – стандартизированное значение рациона и массы тела, R_e и W_e – экспериментальное значение рациона, m – коэффициент регрессии, связывающий скорость потребления кислорода с массой тела при данной температуре воды. В связи с этим в каждой экспериментальной группе были рассчитаны средние

геометрические значения R/W . Их величины в разных рядах варьировали незначительно - в пределах 0,227-0,292 г, на основе чего было принято среднее значение равное 0,255 г (на рис. 4.1 это значение указано стрелкой). На основе этих данных были рассчитаны значения R/W для каждой измеренной группой.

Результаты изменений интенсивности дыхания – $R/W_{(0,255 \text{ г})}$, устриц ранжированные в порядке возрастания температуры воды в каждом районе, представлены на рисунке 4.3.

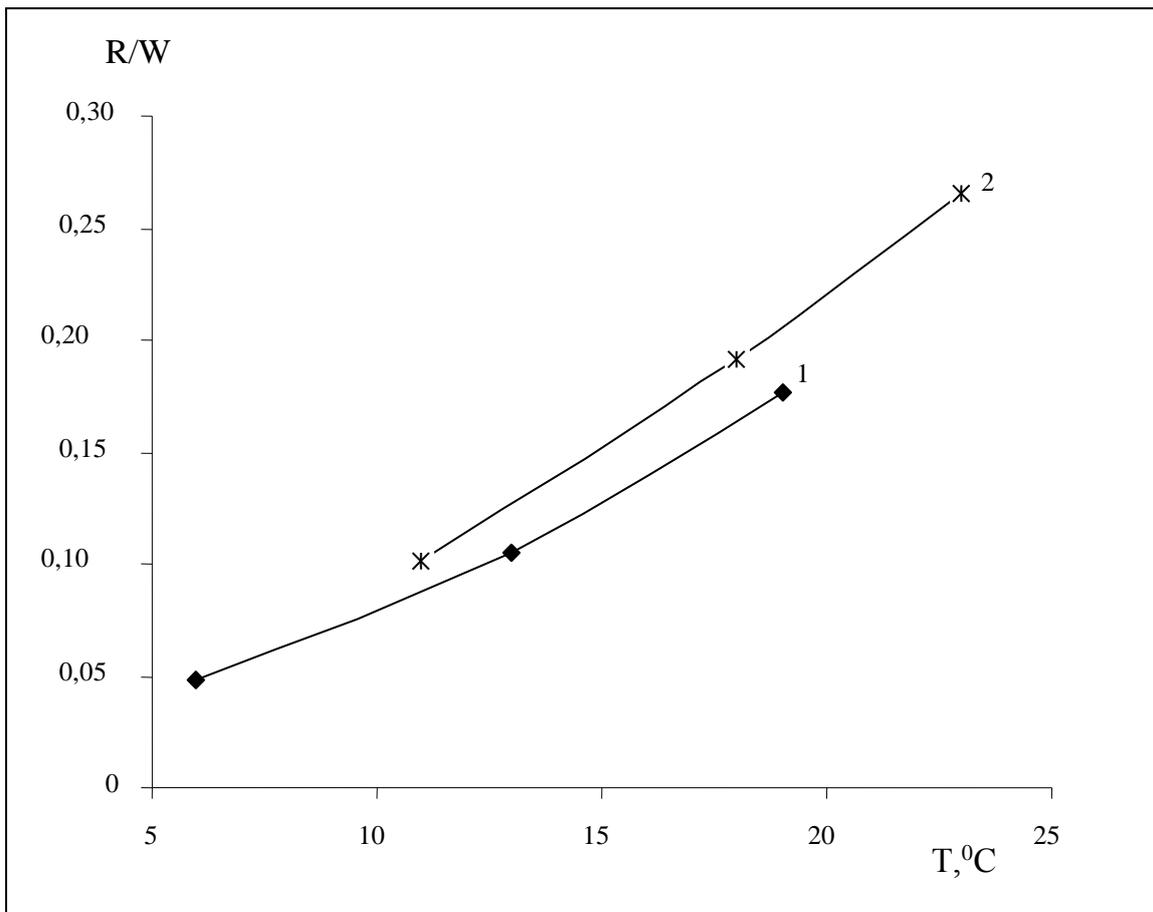


Рис. 4.3. Изменение интенсивности дыхания моллюсков (R/W , мл $\text{O}_2 \cdot \text{час}^{-1} (0,255) \cdot \text{г}^{-1}$) в Керченском проливе (1) и лимана Донузлав (2) при разной температуре ($T, ^\circ\text{C}$) и солёности воды ($S, \text{‰}$).

Анализ интенсивности дыхания в исследованных районах показал, что с возрастанием температуры воды идет устойчивое возрастание R/W в обеих акваториях. Обнаружено, что значение температурного коэффициента Q_{10}

зависело от температуры воды - при низких значениях температуры воды Q_{10} было выше, чем при более высоких температурах.

Так, в Керченском проливе при возрастании температуры воды с 6 до 13°C величина Q_{10} составляла 3,10, тогда как в интервале 13 – 19 °C его значение было значительно ниже - 2,12.

В то же время в лимане Донузлав, при повышении температуры от 11 до 18 °C величина Q_{10} составляла 2,41, а при ее возрастании с 18 до 23 °C интенсивность дыхания устриц хотя и увеличилась, но значения Q_{10} были меньше 2-х и составляли 1,97. Полученные данные свидетельствуют, что зависимость интенсивности дыхания устриц от температуры воды в среднем оказалась близка к величине 2,25, предложенной Г. Г. Винбергом [210].

Так, в работах Ньюелла с соавт. [128, 216] скорость потребления кислорода в зависимости от сухой массы тела при 20°C описывалась общим уравнением:

$$R = 0,452 \cdot W^{0,658} \quad (4.2)$$

Довольно сходные результаты с полученными нами данными получены в работе Гейра с соавт. [139]. При температуре выше 20 °C значения коэффициента пропорциональности в приведенных ими уравнениях (аналогичных нашим, но выраженным $\text{мг O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$) несколько отличались от наших в большую сторону – при 30 °C он в среднем составлял 1,78 $\text{мг O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$. Если сопоставить в одних и тех же единицах ($\text{мл O}_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$), т.е. разделить это значение на 1,43, то наши данные получатся заметно меньше, чем приведенного автора.

Можно также отметить работу Винтера с соавт. [125], где на близкородственном виде *Ostrea chilensis* эти исследователи нашли, что в уравнениях связывающих СПК с сухой массой тела, коэффициенты пропорциональности и регрессии соответственно составляли 0,266 - 0,410 и 0,73-0,75, т.е. были близкими к нашим данным. Полученные материалы оказались

весьма близкими с нашими данными, и не выходили за пределы существования данного вида.

Для характеристики сравнительной эффективности влияния солености мы поступили следующим образом. Для моллюсков, взятых из Керченского пролива, была исследована связь R/W с температурой воды. Она с высокой степенью аппроксимации выражалась экспоненциальной функцией, имеющей следующий вид:

$$R/W = 0,028 e^{0,097T}, r = 0,99 \quad (4.1)$$

На основе этого уравнения были определены значения $RW_{(0,255)}$ соответственно при температурах 11 и 18 °С, т.е. при которых проводились опыты в лимане Донузлав. Расчеты показали, что значения R/W при указанных температурах в лимане Донузлав, соответственно на 25,9 и 19,1% (в среднем 22,5%) были выше, чем в Керченском проливе. Это в известной мере перекликается с материалами Т. В. Кракатицы [22, 96], полученными ей при изучении влияния солености на выживаемость и рост устриц в заливах северо-западной части Черного моря. В частности, ею было обнаружено, что в условиях повышенной солености (до 28,31 - 34,33‰) у моллюсков прекращался линейный и весовой рост всех размерных групп. При этом было отмечено, что у этих устриц процент отхода, хотя и был незначителен (1,6-7 %), в контрольной группе наблюдался интенсивный рост устриц [22, 96]. При высокой солености (более 28 ‰) воды мясо устриц становится твердым и менее вкусным, что, вероятно, было обусловлено высокой гипертоничностью окружающей среды по сравнению с внутренней средой организма. Кроме того, отсутствие линейного и весового роста свидетельствует о резком угнетении ряда физиологических функций, характерных для данного вида.

Этот вид, как отмечалось выше, может обитать в различных биотопах с соленостью 32-35 ‰ (Атлантический океан, Средиземное море), в отдельных эстуариях до 45 ‰. Для устриц, обитающих в воде разной солености,

оптимальный диапазон для жизнедеятельности весьма значителен. Заметные изменения в скорости обменных процессов возникают при солености 21-35 ‰, особенно при переходе границы 20-21 ‰ [21; 22; 97; 98 - 100].

Существование осмотических градиентов между тканями гидробионтов и окружающей водой создает опасность либо обезвоживания тела организмов, либо его избыточного обводнения, поэтому способность избегать дегидратации в морской среде лежит в основе эвригалинности гидробионтов [213]. По-видимому, при переходе в воду резко пониженной солености должны были произойти определенные мутации, приводящие к снижению барьеров проницаемости у этого вида.

Таким образом, проведенные исследования показали, что скорость потребления кислорода моллюсками тесно связана с массой тела и описывается уравнением степенной функции. С возрастанием температуры воды интенсивность дыхания устриц увеличивается. Наиболее значительно этот процесс протекает при температуре 6-13°C - значение температурного коэффициента Q_{10} достигает 3,10, при более высоких значениях температур величина Q_{10} снижается до 1,97 – 2,14. При понижении солености (в среднем на 3 ‰) интенсивность дыхания устриц уменьшается в среднем на 22,5 %.

4.2. Влияние концентрации пищи, массы тела, температуры и солености воды на скорость фильтрации устриц

Важнейшей характеристикой процессов жизнедеятельности, протекающих в живых организмах, является величина скорости потребления и усвоения (ассимилированной) пищи за единицу времени [49; 133]. Именно энергия потребленной пищи является основой для последующего биосинтеза различных соединений, необходимых для конструктивных (пластических) процессов и энергетического обеспечения работы различных органов и тканей организма [206; 207].

Зарубежная литература по питанию плоской устрицы достаточно многочисленна [114 – 120; 123 – 125; 139-142]. В то же время работ, посвященных изучению фильтрационного питания черноморской устрицы немного [58; 114; 123]. В связи с этим в настоящей работе мы попытались выявить некоторые общие закономерности фильтрационного питания и скорости потребления пищи (рациона) плоской устрицы на разных этапах индивидуального развития.

При исследовании фильтрационного питания был рассмотрен видовой состав фитопланктона лимана Донузлав. Было обнаружено, что главенствующую роль в фитопланктоне в течение всего года за исключением отдельных летних месяцев играют диатомовые водоросли (Bacillariophyta), особенно представители родов *Chaetoceros*, *Skeletonema*, *Nitzschia* и др. Второй по значимости группе водорослей относятся пиррофитовые (динофлагелляты) (Pyrrhophyta - *Ceratium*, *Exuviella*, *Prorocentrum* и др.). Кроме того, в лимане встречаются хотя и в более меньшем количестве зеленые (Chlorophyta), хризомонады (Chrysophyta) и сине-зеленые (Cyanophyta) одноклеточные водоросли. Исходя из существующих в нашем распоряжении культур водорослей, а также литературных источников в опытах по изучению фильтрации была взята *Skeletonema sp.* Этот вид относится к наиболее общепринятым объектам марикультуры и широко используется для кормления личинок и молоди плоской устрицы [119; 221].

Изучение фильтрационной активности показало, что у устриц размерной группы 33—35 мм ($W = 3,5-5,6$ г) при воздействии водорослей в широком диапазоне концентраций ($1,1 — 12,1$ мг·л⁻¹) происходят заметные изменения скорости фильтрации ($C\Phi$) (рис. 4.4.).

При низких значениях плотности альгофлоры ($0,2$ мг·л⁻¹) $C\Phi$ устриц была сравнительно невелика и составляла $0,46$ л·час⁻¹·экз.⁻¹. С повышением концентрации пищи до $1,2$ мг·л⁻¹ $C\Phi$ значительно увеличивается и становится равной $0,92$ л·час⁻¹·экз.⁻¹. При увеличении плотности водорослей до $2,3$ мг·л⁻¹ произошло сравнительно незначительное снижение $C\Phi$ – до $0,72$ л·час⁻¹·экз.⁻¹. Однако последующее возрастание концентрации водорослей приводит к устойчивому снижению фильтрационной активности моллюсков.

Зависимость СФ от концентрации пищи (рис. 4.4.) для этой размерной группы моллюсков удовлетворительно описывается степенным уравнением, имеющим вид:

$$F = 1,04 \cdot K_0^{-0,52 \pm 0,051}, r = 0,95 \quad (4.2.)$$

где F – скорость фильтрации ($\text{л} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$), K_0 – начальная концентрация альгофлоры ($\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$), r – коэффициент корреляции.

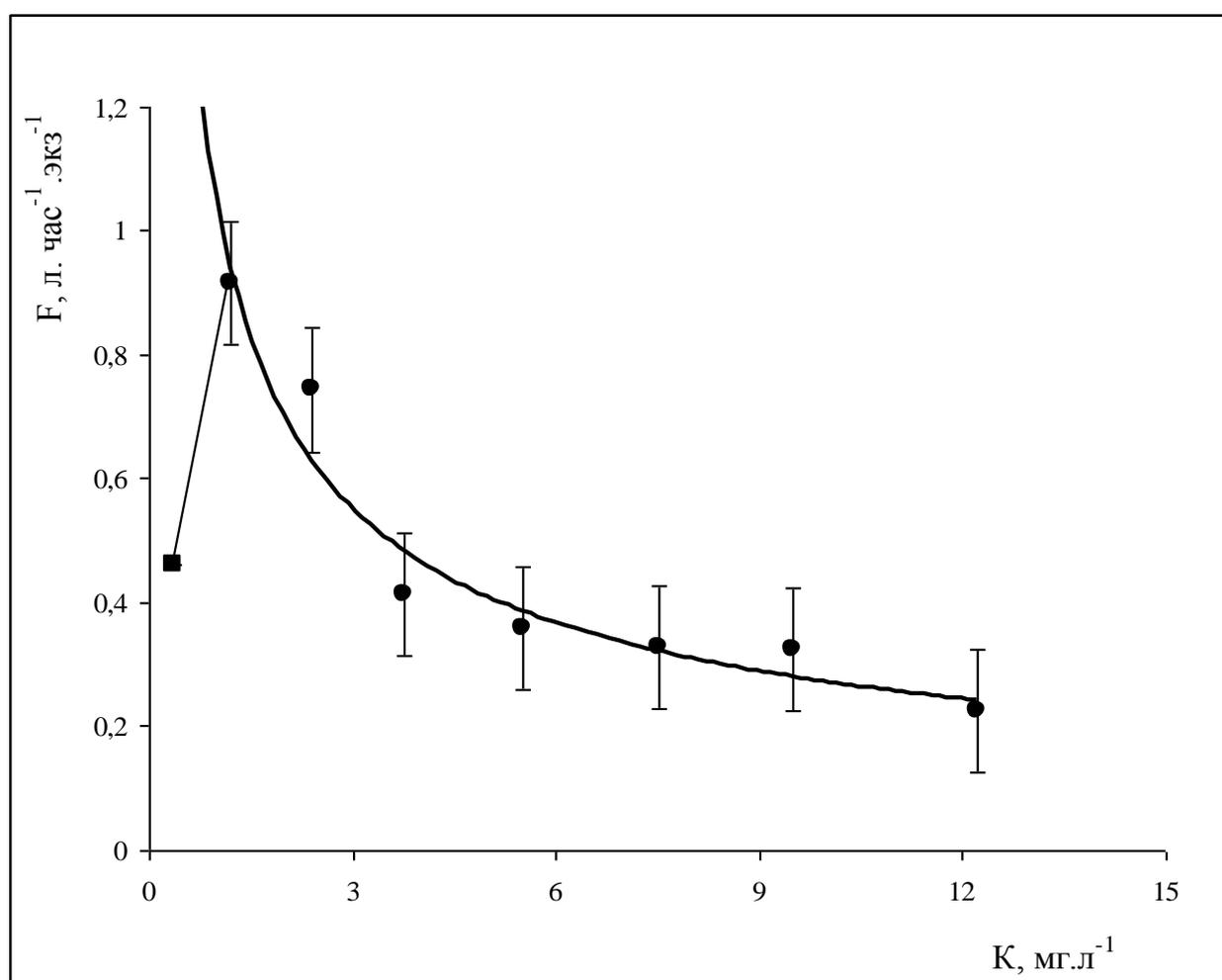


Рис. 4.4. Зависимость скорости фильтрации (F , $\text{л} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$) устриц (высота 33-35 мм) от концентрации фитопланктона (вертикальные линии – 95% доверительный интервал).

Аналогичный характер изменений CF в зависимости от концентрации пищи

наблюдался и у более крупных устриц, размером 53-57 мм ($W = 15,8-17,2$ г). Для особей этой группы связь между указанными переменными имела следующий вид:

$$F = 2,47 \cdot K_0^{-0.95 \pm 0.116}, r = 0,97 \quad (4.3.)$$

Таким образом, зависимость $C\Phi$ от плотности водорослей в разных размерных группах устриц характеризуется единой зависимостью, отличаясь лишь количественными значениями параметров [201; 203; 204].

Полученные данные свидетельствуют, что устрицы могут регулировать $C\Phi$ в зависимости от концентрации пищевых частиц, что подтверждают ранее полученные материалы на этом и других видах морских двустворчатых [114; 115; 119, 120; 209; 211]. Что же касается данных о низкой скорости фильтрации устриц при малых концентраций взвеси, то можно предположить, что, по-видимому, это обусловлено меньшей эффективностью улавливания водорослей гидрокинетическим аппаратом моллюсков, поэтому расчетная $C\Phi$ получается несколько заниженной [49; 118; 120].

Изучение скорости фильтрации устриц в зависимости от массы тела в исследованных районах показало, что, как и у других видов двустворчатых моллюсков [120; 208; 209; 212], эти показатели тесно связаны между собой и хорошо аппроксимируется степенной функцией (рис. 4.5):

$$F = F_1 \cdot W^n$$

Максимального значения коэффициент пропорциональности (F_1) моллюсков достигал при 23 °С, при дальнейшем возрастании температуры до 27 °С происходило снижение значений - как коэффициента пропорциональности, так и регрессии. Анализ полученных данных по фильтрационной активности черноморской устрицы показал, что, в целом, они хорошо соответствуют работам на этом виде других авторов [97-99, 128].

Так, в статье Родхауза [129] зависимость скорости фильтрации от сухой беззольной массы тела при 20 °С описывалась уравнением:

$$F = 1,63 \cdot W^{0,47}$$

Если учесть, что минеральная фракция составляет около 20 % от сухой массы тела устриц, то полученные этим автором материалы достаточно близки к нашим данным.

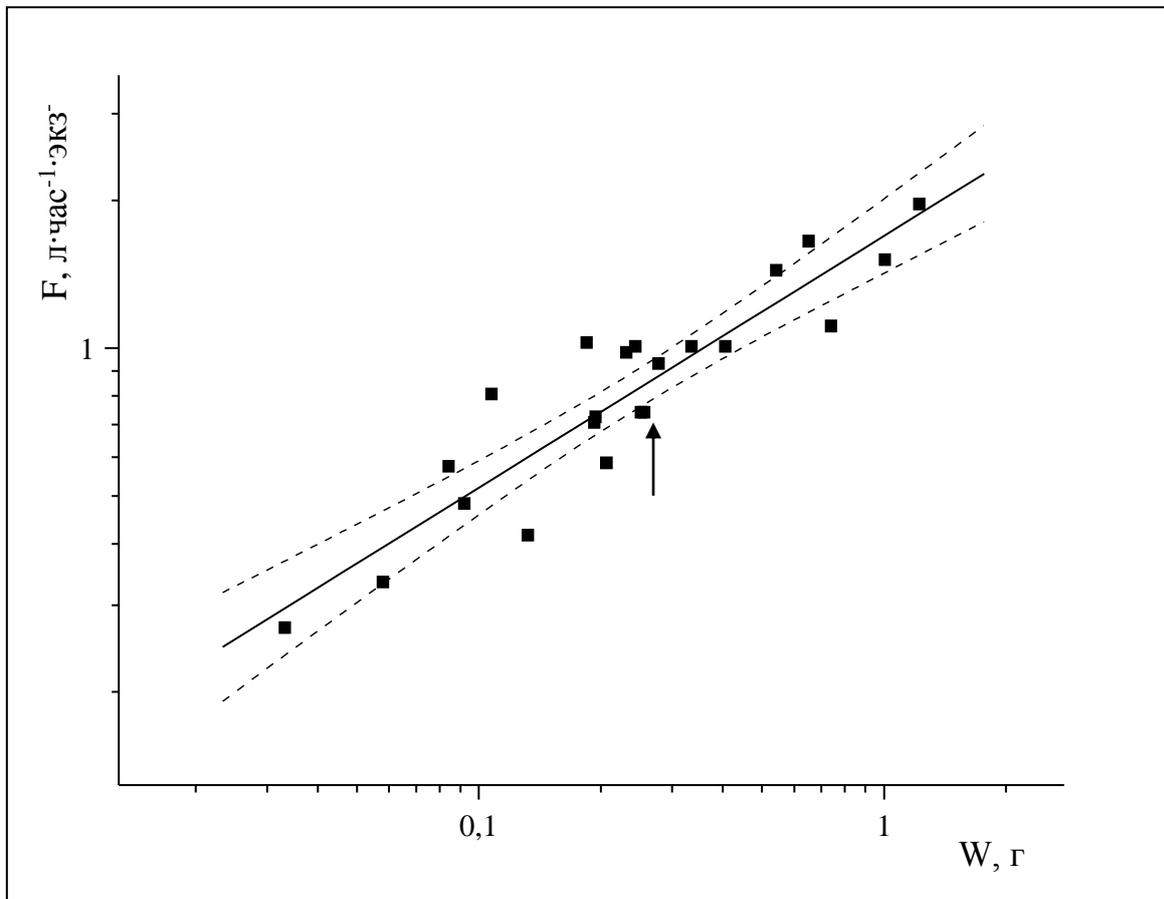


Рис. 4.5. Зависимость скорости фильтрации ($F, \text{л} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$) от сухой массы тела ($W, \text{г}$) устриц (лиман Донузлав, $T = 16 \text{ }^\circ\text{C}$, $S = 17,6 \text{ } \%$, штриховые линии – 95% доверительный интервал). Стрелкой указано среднегеометрическое значение ряда.

Сходные данные приведены в статье Гейра с соавт. [139], которые исследовали скорость фильтрации в интервале температур 10-30 °С нашли, что

максимальное значение F_I равное $3,188 \text{ л}\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{г}^{-1}$ при температуре $30 \text{ }^\circ\text{C}$. Достаточно близкие к нашим материалам приведены данные по скорости фильтрации плоской устрицы в работе Шамвея с соавт. [118], где авторами было показано, что у *Ostrea edulis* L. при 12°C скорость фильтрации составляет $1,594 \text{ л}\cdot\text{час}^{-1}$.

Можно также отметить работу Винтера с соавт. [219], где на близкородственном виде *Ostrea chilensis* исследователи нашли, что при температуре $13,5 \text{ }^\circ\text{C}$ и солености $23,6 \text{ ‰}$ связь СФ с сухой массой тела выражалась аллометрическим уравнением, коэффициенты пропорциональности и регрессии которого составляли:

$$F = 1,32 \cdot W^{0,63}$$

Полученные данные в достаточной степени сопоставимы с полученными нами материалами. Можно также отметить и работы других авторов [119, 121, 126, 128], указывающих на сходство указанных авторов с нашими данными.

Опыты в Керченском проливе и лимане Донузлав проводились при различных значениях температуры и солености воды, что и обусловило разные значения коэффициентов пропорциональности и регрессии полученных уравнений [115, 116, 119, 121].

Для сравнительной характеристики интенсивности дыхания в акваториях, различающихся температурными условиями, было необходимо привести нормировку имеющихся данных. Полученные данные были трансформированы, таким же образом, как и при изучении дыхания моллюсков. Результаты сравнительного анализа были ранжированы в порядке возрастания температуры воды отдельно для каждого района (табл. 4.2, рис. 4.6).

Анализ показал, что в исследованных районах параллельно с изменением температуры воды происходит существенное изменение значений F/W . В целом, наблюдается хорошо выраженная тенденция - с возрастанием температуры воды

увеличивается интенсивность фильтрации моллюсков, которая достигает максимума при 23 °С (рис. 4.6).

Таблица 4.2. Параметры уравнения связи между скоростью фильтрации (F , л·ч⁻¹·экз.⁻¹) с сухой массой тела (W , г) устриц в лимане Донузлав ($S = 17,2-18,1$ ‰) и Керченском проливе ($S = 13,9-15,1$ ‰) *

Период работ, (Т, °С)	N	W	F_1	S_r	n	S_n	r
Керченский пролив							
(7) декабрь	18	0,017-0,93	0,54	0,079	0,443	0,138	0,797
(13) апрель	21	0,027-0,97	1,20	0,214	0,583	0,108	0,836
(20) июнь	19	0,044-1,14	2,05	0,198	0,602	0,091	0,851
Лиман Донузлав							
(10) ноябрь	19	0,022-1,02	0,88	0,059	0,435	0,044	0,883
май (16)	23	0,033-1,23	1,69	0,203	0,512	0,049	0,918
(23) июль	23	0,024-1,08	2,37	0,268	0,487	0,074	0,891
(27) август	20	0,025-1,29	1,97	0,201	0,606	0,115	0,856

*N – число особей в опыте, W – предельные значения сухой массы моллюсков в опыте, S_r – стандартная ошибка F_1 , S_n – стандартная ошибка n; r – коэффициент корреляции.

Дальнейшее повышение температуры до 27 °С приводит к снижению интенсивности фильтрации. Поскольку интервал между последними

температурами составлял 4°C, возможно, что максимум фильтрационной активности устриц может лежать несколько выше, между 23 °С и 24-25 °С.

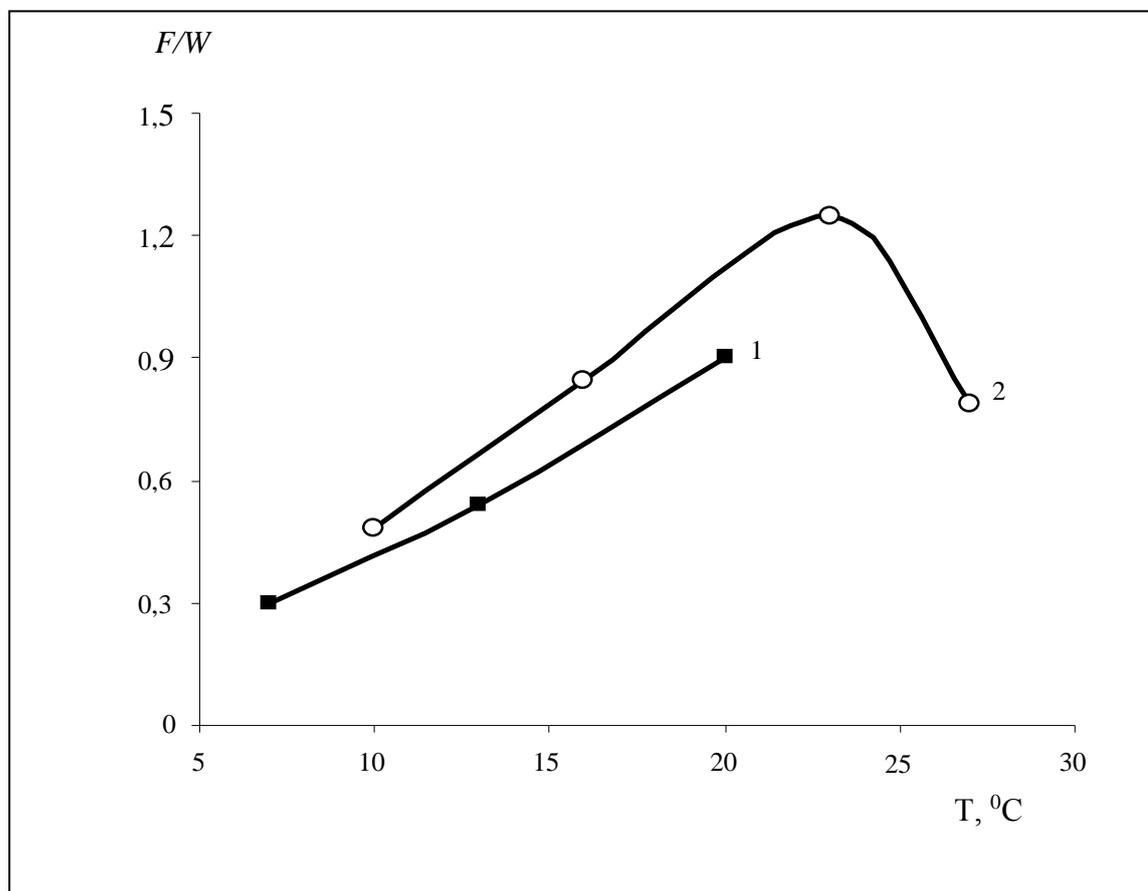


Рис. 4.6. Изменение интенсивности фильтрации (F/W) устриц в зависимости от температуры воды в Керченском проливе (1) и лимане Донузлав (2).

Известно, что значение температурного оптимума, наиболее благоприятного для жизнедеятельности этого вида устриц, зависит от условий биотопа и может варьировать в пределах 20 – 30 °C [139; 140 - 144; 211]. Поскольку лиман Донузлав, где этот вид обитает, характеризуется более низкими температурными условиями, по сравнению с другими более южными районами, некоторое смещение оптимума его фильтрационной активности, по-видимому, обусловлено адаптацией устриц к области более низких температур.

В связи с полученными данными представляло интерес оценить значения температурного коэффициента Вант-Гоффа - Q_{10} , указывающего на увеличение скорости метаболических процессов при повышении температуры на 10 °С.

В Керченском проливе при увеличении температуры воды с 7 до 13 °С значение коэффициента Q_{10} составляло 2,66, тогда как при возрастании с 13 до 20°С его величина была значительно меньше - 2,07. В лимане Донузлав в интервале 10 – 16°С величина Q_{10} составляла 2,57, тогда как при возрастании температуры с 16 до 23 °С значения Q_{10} уменьшилось до 1,75. Последующее увеличение температуры до 27°С привело к резкому снижению Q_{10} до 0,40.

Полученные значения свидетельствуют, что зависимость интенсивности фильтрации устриц от температуры в среднем оказалась близка к величине 2,25, предложенной Г. Г. Винбергом [210], хотя снижение до 1,75 свидетельствует о возможности регуляции обмена веществ у данного вида моллюска. Обращает на себя внимание и то, что при низких значениях температуры воды ее изменение на одну и ту же величину сильнее отражается на интенсивности фильтрации, чем при более высоких. Возможно, что это обусловлено не только температурой, но и различным физиологическим состоянием моллюсков, в частности, их репродуктивной активностью.

Таким образом, верхним пределом биокинетической зоны для плоских устриц является температура, близкая к 23-25 °С, выше которой физиологические процессы исследуемых животных заметно снижались. В тоже время значения Q_{10} меньше 2-х, свидетельствуют о возможностях частичных компенсаторных изменений интенсивности фильтрации.

Проведенные исследования указывают также на то, что в условиях пониженной солености вод Керченского пролива (13,9–15,1‰) интенсивность фильтрации устриц была заметно ниже, чем в лимане Донузлав (рис. 4.6).

Для того, чтобы оценить влияние солености на интенсивность фильтрации устриц необходимо было провести корректировку значений F/W для приведения в соответствие опытных значений температурой воды одной акватории с другой.

Для этого зависимость интенсивности фильтрации от температуры воды у устриц лимана Донузлав была аппроксимирована экспоненциальной функцией:

$$F/W = 0,236 e^{0,075T}, \quad r = 0,98 \quad (4.4).$$

На основе этого уравнения были рассчитаны теоретические значения F/W соответственно при температурах 7, 13 и 20 °С, т.е. при которых проводились опыты в Керченском проливе. Анализ показал, что при одинаковой температуре, но разной солености воды значения F/W в лимане Донузлав на 15,8 - 33,0 % были выше, чем в Керченском проливе. Таким образом, при снижении солености на 3,5 ‰ интенсивность фильтрации устриц уменьшается в среднем на 22,1 %.

Это подтверждает имеющиеся данные, что в пограничных условиях влияние солености может оказать весьма существенный эффект на жизнедеятельность этого вида [125; 128; 132, 135]. О влиянии солености на рост устриц говорит и тот факт, что повышение солености на 2 ‰ заметно инициирует рост устриц [22; 97]. В то же время исследования по влиянию повышенной солености (28,31 – 34,33 ‰) свидетельствуют о том, что при повышенной солености у черноморской устрицы происходит остановка роста, причем, у всех размерных групп, по-видимому, вследствие нарушения водно-солевого равновесия между окружающей водой и внутренней средой организма. Вместе с тем, имеются данные, которые не подтверждают эту точку зрения. Например, в работе Роберта с соавт. [98] было показано, что температура и соленость существенно не влияли на скорость развития личинок.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что наиболее высокая фильтрационную активность у устриц наблюдается при концентрации пищи 1,2-2,3 мг·л⁻¹, при ее возрастании до 12,2 мг·л⁻¹ скорость фильтрации у моллюсков устойчиво снижается.

С возрастанием температуры воды интенсивность фильтрации устриц увеличивается, достигая максимума при 23 °С; дальнейшее ее повышение приводит к снижению фильтрационной активности моллюсков. Интенсивность

филтрации устриц зависит от солености воды – при ее снижении на 3,5 ‰ филтрационная активность моллюсков в среднем уменьшается на 22,1 %.

4.3. Количественная характеристика величины суточных рационов устриц в онтогенезе

Скорость и интенсивность филтрации моллюсков являются важнейшими показателями процесса питания моллюсков. Однако они не показывают величину потребленной животными пищи. Но именно этот показатель представляет наибольший интерес при анализе потоков и трансформации вещества и энергии, протекающих в организме тех или иных видов гидробионтов. Поскольку наиболее вероятным районом для культивирования плоской устрицы является лиман Донузлав он и был выбран для анализа количественных закономерностей питания устриц.

Анализ скорости потребления пищи (СПП) (C , мг·экз.⁻¹·час⁻¹) показал, что параллельно со снижением филтрационной активности происходит возрастание величины СПП устриц (рис. 4.7).

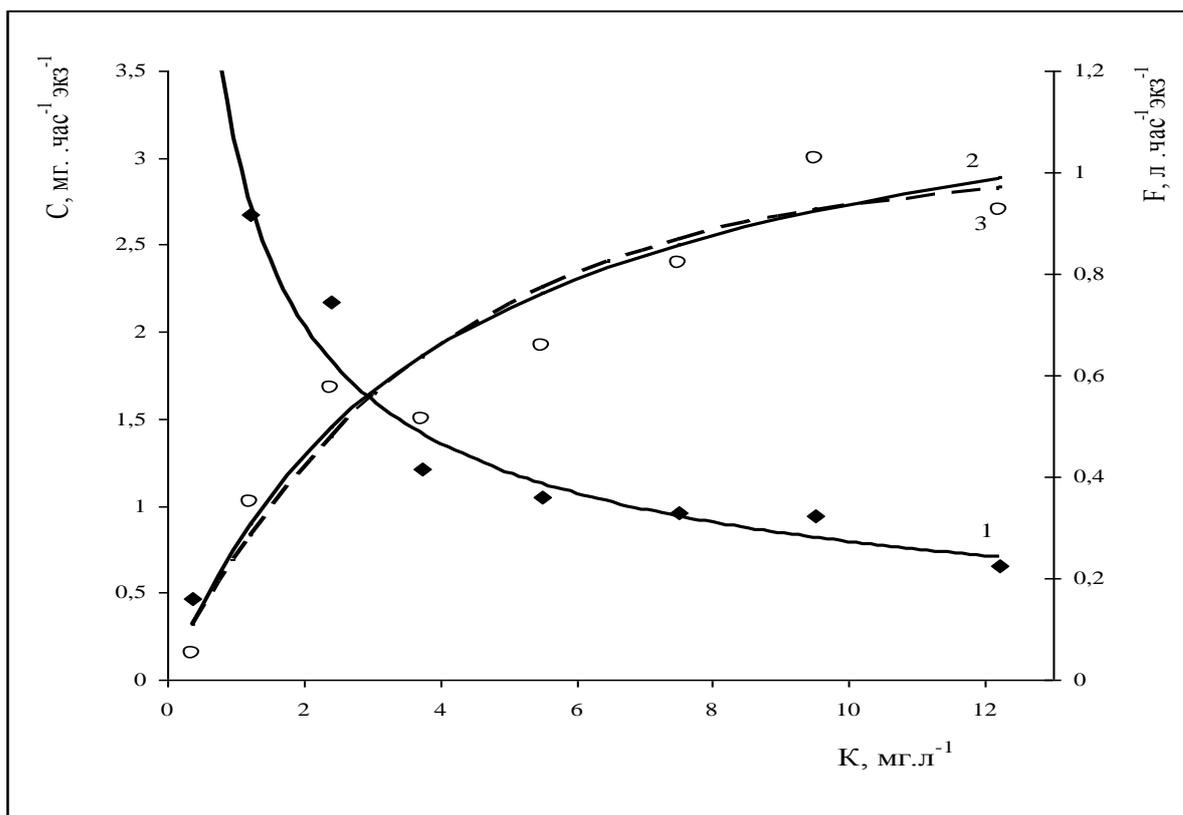


Рис. 4.7. Влияние концентрации пищи на скорость фильтрации (1) и потребления пищи (2, 3) плоской устрицы. 2 - (штриховая линия) - теоретическая кривая по уравнению В.С. Ивлева; 3 (сплошная линия) – теоретическая кривая по уравнению Михаэлиса-Ментен.

Высокого значения она достигала уже при концентрации, близкой к $6 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$, и при дальнейшем возрастании плотности пищи (C) она колебалась возле некоторой средней величины, т.е. практически оставалась на одном и том же уровне. Характерно, что падение скорости фильтрации начинается заметно раньше, чем достигается величина максимального рациона, свидетельствующее о возможности регуляции устрицей СПП.

Полученные экспериментальные данные по СПП в зависимости от ее концентрации часто описывается экспоненциальным уравнением В.С. Ивлева, в модификации Г. Г. Винберга и С. А. Анисимова [47]:

$$C = C_{max} \cdot [1 - e^{-\beta(k-k_0)}] \quad (4.5)$$

где C и C_{max} – соответственно, реальный и максимальный рацион, k -концентрация пищи, k_0 - минимальная лимитирующая концентрация корма, при которой рацион равен нулю, β - удельная скорость изменения рациона. Расчетные значения параметров C_{max} , β и k_0 были соответственно равны 2,96, -0,196 и -0,50 (рис. 4.7).

Для этой цели также используется уравнение Михаэлиса-Ментен [172; 214]:

$$C = C_{max} \cdot \frac{K}{\alpha + K}, \quad (4.6)$$

где α - константа полунасыщения, при которой $C = C_{max}/2$. Расчетные значения C_{max} и α были соответственно равны 3,80 и 3,91. Как видно на рис. 4.7 оба уравнения достаточно хорошо передают экспериментальные данные.

Однако, как показал В. Е. Заика [172], для животных со стационарным типом питания (каковыми являются устрицы) гиперболическая функция теоретически лучше обоснована, а кроме того уравнение (4.6) проще, поскольку характеризуется не тремя, а двумя константами. Поэтому оно более предпочтительно, чем уравнение (4.5).

Полученные данные позволяют рассчитать и величину скорости потребления пищи (C) в зависимости от массы тела, которая, как и для F , выражается степенной функцией:

$$C = C_1 \cdot W^m,$$

где W – масса тела, C_1 – коэффициент пропорциональности, равный скорости потребления пищи при массе 1 г, m – коэффициент регрессии.

Параметры уравнений, выражающих зависимость между указанными переменными в исследованных районах в разные сезоны года и, соответственно, при разной температуре воды приведены в таблице 4.3.

Из представленных уравнений видно, что они в целом характеризуются сходными с закономерностями фильтрационного питания. Наименьшая величина СПП была установлена у моллюсков при температуре 10 °С - значение R_1 составило 2,48. С возрастанием температуры величина рациона возрастала, достигнув максимума при 23 °С – 5,59. Последующее повышение температуры до 27 °С приводило к снижению СПП – до 5,04.

Анализ температурного коэффициента Вант-Гоффа - Q_{10} показал, что с увеличением температуры с 10 до 16 °С его значение составляло 2,21. Однако при возрастании температуры с 16 до 23 °С, величина Q_{10} была меньше 2-х и составляла лишь 1,67, значение равное 0,53.

Последующее повышение температуры воды до 27 °С приводит к еще большему снижению Q_{10} , который принимает значение 0,40. Приведенные данные свидетельствуют о том, что скорость фильтрации и потребления пищи не строго соответствуют изменениям интенсивности дыхания.

В обширной сводке по фильтрационному питанию Йоргансен [116], отмечал, что у моллюсков со сходной структурой органов дыхания скорость питания определяется величиной (размерами) этих органов. Причину этого

явления еще в 30-х годах указал Гопкинс [117], обнаруживший, что температурный оптимум работы мускула-аддуктора может не совпадать со скоростью биения латеральных ресничек жаберного эпителия. В частности, наиболее благоприятная температура для раскрытия створок аддуктором не превышает 20 °С, тогда как жаберные реснички наиболее интенсивно функционируют в зоне 25 °С.

Таблица 4.3. Параметры уравнения, характеризующего СПП (C) устриц в зависимости от сухой массы тела (W) в лимане Донузлав ($S = 17,1 - 17,9 \%$) *

Месяц (Т, °С)	N	W	R_1	S_c	m	S_n	r
ноябрь (10)	18	0,018-1,13	2,48	0,284	0,487	0,062	0,901

май (16)	22	0,023-1,39	3,60	0,276	0,496	0,058	0,885
июль (23)	22	0,023-1,39	5,59	0,248	0,504	0,041	0,854
август (27)	21	0,040-1,28	5,04	0,456	0,619	0,088	0,826

* N – число особей в опыте, W – пределы индивидуальной массы моллюсков в опыте, S_c – стандартная ошибка R_l , S_n – стандартная ошибка m ; r – коэффициент корреляции.

При оценке суточных рационов моллюсков большое значение имеет определение продолжительности их питания. Известно, что фильтрация воды двустворчатыми моллюсками в течение суток осуществляется не постоянно, а характеризуются ритмическими изменениями. Было показано, что процессы питания многих видов двустворчатых моллюсков, в том числе и плоской устрицы, являются фазными и связаны с приливно-отливным циклом [117, 120, 232, 233].

Так, для *Ostrea edulis* описан приливно-отливной цикл, в течение которого наиболее высокая СПП имела место во время цикла полной воды, тогда как во время периода отлива происходило ее переваривание, сопровождавшееся гидролизом и фрагментацией клеток [235, 236]. Было показано, что питание моллюсков и тесно связанные с ним физиологические процессы – изменение рН мантийной полости, активности амилазы, длины кристаллического стебелька и др. тесно связано с приливно-отливными циклами, однако этот цикл может быть изменен в зависимости от времени погружения животного в воду. Это указывает, что ритмы питания в значительной степени находились под контролем экологических факторов [235].

В то же время известно, что в Черном море полусуточный приливно-отливной цикл практически отсутствует, и поэтому ритмы питания моллюсков могут быть значительно смещены во времени. В частности, Г.Н. Миронов [215] исследуя фильтрационную активность черноморских мидий, показал, что продолжительность их фильтрации составляет около 18 часов в сутки (т.е. 75 % от

продолжительности). Учитывая сходство пищевого поведения черноморских устриц и устриц в районах с четко выраженным приливо-отливным циклом, для плоских устриц длительность питания была принята равной этому интервалу времени.

На основе полученных данных была рассчитана СПП (рацион) устриц в различные сезоны года (рис. 4.8). Из представленного рисунка видно, что СПП при 23 и 27 °С хотя и не столь существенно отличается между собой, но тем не менее различия весьма заметны. Вероятно, оптимум жизнедеятельности плоской устрицы составляет величину 24 – 26 °С.

Этот вопрос представляет определенный теоретический интерес для сравнительной и эволюционной физиологии гидробионтов, в частности, моллюсков, поскольку плоская устрица является древнейшим представителем малакофауны не только Черного моря, но и биосферы в целом. Кроме того, характеристика величины удельных рационов имеет большое значение в связи вопросами моделирования всего процесса культивирования этого вида.

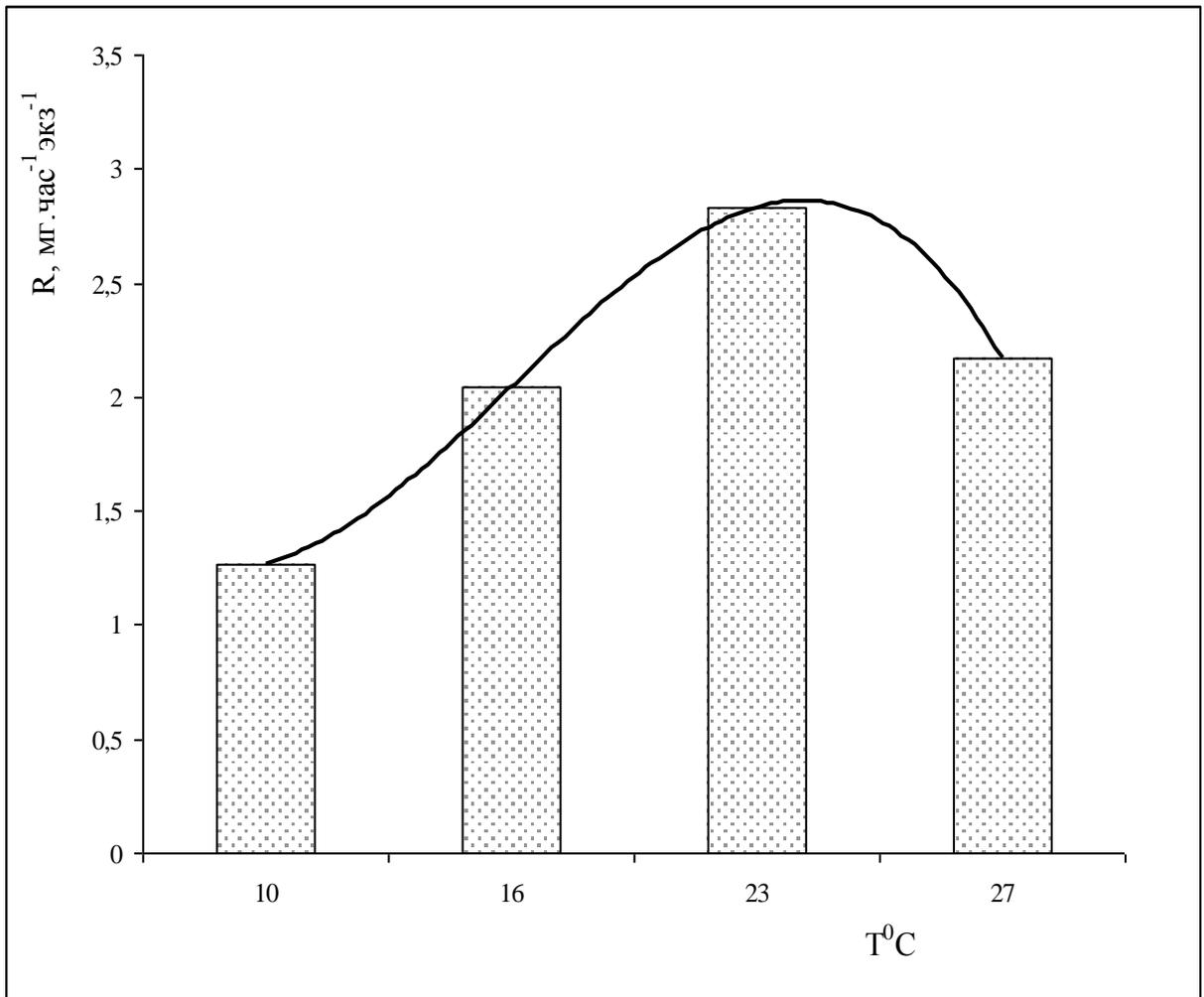


Рис. 4.8. Изменение интенсивности потребления пищи устрицами (C/W , мг час⁻¹ 0,255 г⁻¹) в зависимости от температуры воды (T , °C).

Представляет интерес также остановиться на изменениях величины удельных (относительных) суточных рационов (C/W) устриц (рис. 4.9).

Используя формулу Стратмена [167], было определено, что калорийность 1 мг используемого в опытах фитопланктона составляла 2,9 дж·мг⁻¹, после чего величина суточных рационов была переведена в энергетический эквивалент массы тела.

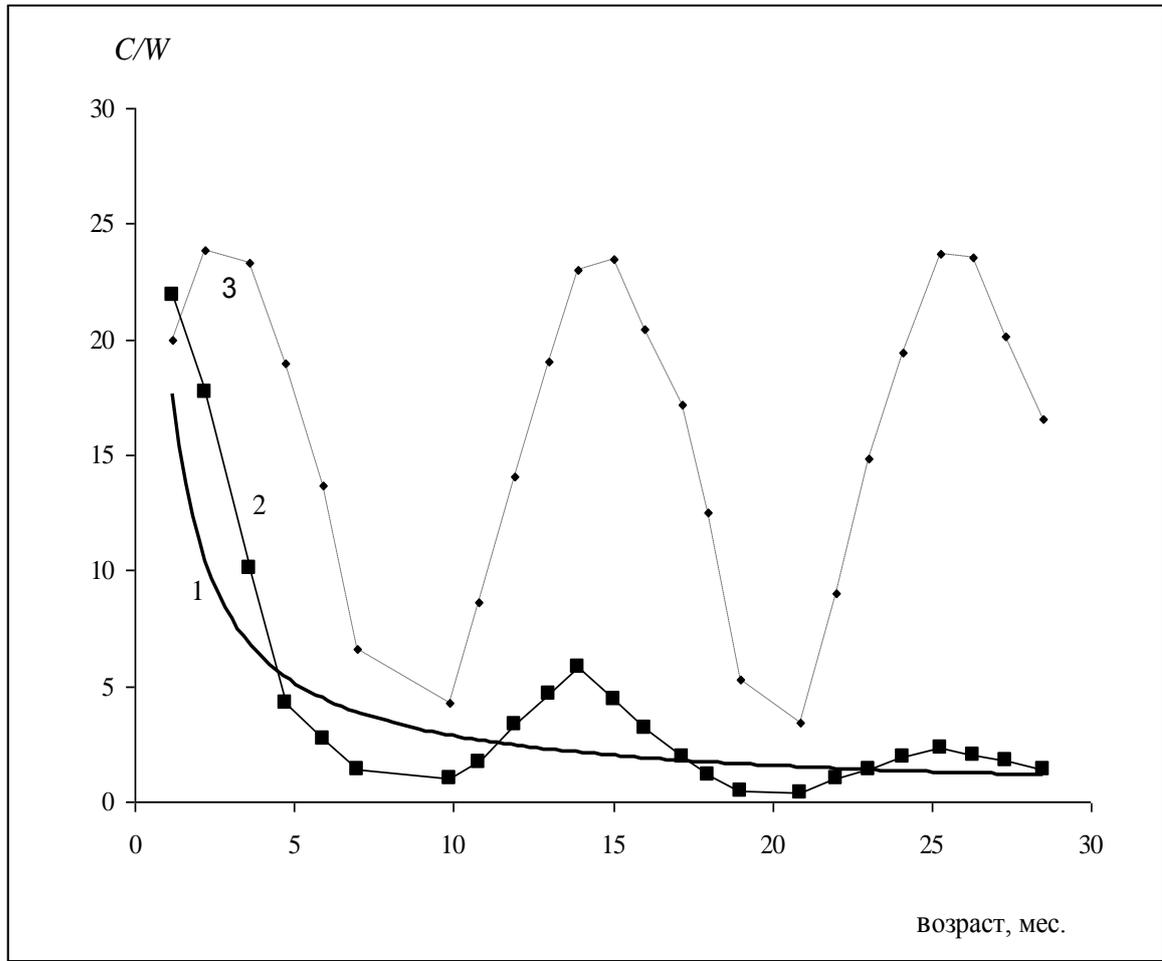


Рис. 4.9. Изменение величины удельного суточного рациона (C/W) плоской устрицы в течение трехлетнего цикла выращивания

Анализ показал, что в процессе индивидуального развития происходит устойчивое снижение величины удельного суточного рациона (рис. 4.9). Наибольшее значение зарегистрировано на ранних стадиях онтогенеза – 23,9 %. С последующим возрастанием массы тела и снижением температуры воды C/W осенью составляет величину 4,7 %, а к зиме его значение становится равным всего лишь 0,82 %. Весной, с возрастанием массы тела и температуры воды, значение относительного рациона возрастает, однако его максимальные значения не превышают 5,3%.

Такая же картина имеет место и на 3-м году жизни, с той лишь разницей, что в этот период жизни наибольшие значения C/W не превышают 1,3 %. В общем виде зависимость C/W от массы тела можно описать степенной функцией:

$$C/W(\%) = 20,67 \cdot W^{-0,86}, r = 0,74 \quad (4.7)$$

В среднем значение относительного рациона не превышало 1,5-2 % от массы тела, что сопоставимо с имеющимися данными по питанию устриц в других регионах [45]. Таким образом, на основе проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

С возрастанием концентрации пищи в пределах биокинетической зоны скорость фильтрации (F) устриц снижается, тогда как СПП (C) асимптотически возрастает, достигая максимума при плотности $6,1 \text{ мг}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$. Зависимость рациона от концентрации пищи одинаково хорошо описывается экспоненциальным уравнением В.С. Ивлева и гиперболической функцией Михаэлиса-Ментен.

С возрастанием температуры воды интенсивность фильтрации и величина рациона устриц увеличивается, достигая максимальных значений при 23-25 °С; дальнейшее ее повышение приводит к снижению фильтрационной активности моллюсков. Изменение удельной СПП устрицы в процессе индивидуального развития можно описать уравнением регрессии, где суточный рацион является функцией – массы тела и температуры воды.

Материалы данного раздела опубликованы в следующих статьях:

Сытник Н.А. Интенсивность дыхания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник, А.П. Золотницкий // Рыбное хозяйство Украины. – 2007. – № 5 (52). – С. 20 – 24.

Сытник Н.А. О влиянии некоторых экологических факторов на интенсивность фильтрации устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Вестник ДНУ. – 2009. – В. 17, Т. 2, № 7. – С. 102 – 109.

Сытник Н.А. О влиянии массы тела, температуры и солености воды на интенсивность дыхания устрицы (*Ostrea edulis* L.) : тезисы докладов : материалы V Междунар. научной конф., 12 – 16 октября 2009 г., Биоразнообразие и роль животных в экосистеме / Днепропетровский национальный университет. – Днепропетровск : ДНУ, 2009. – 88 с.

Сытник Н.А. О некоторых экологических закономерностях фильтрационного питания устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. 2010. – Т. 23 (62), № 3. – С. 143 – 153.

Сытник Н.А. О количественной связи процессов фильтрации и дыхания у плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) : тезисы докладов : материалы Международно-практ. конф., 24 - 25 апреля 2014 г., Проблемы функционирования и повышения биопродуктивности водных экосистем / Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара. - Днепропетровск : ДНУ, 2014. – 177 с.

Сытник Н.А. О соотношении процессов фильтрации и дыхания у плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) при различной температуре воды / Н.А. Сытник, А.П. Золотницкий // Гидробиологический журнал.- 2014. - Т. 50, № 2. – С. 98 – 105.

ГЛАВА 5. РОСТ И ПРОДУКЦИЯ УСТРИЦ, ВЫРАЩИВАЕМЫХ В ЛИМАНЕ ДОНУЗЛАВ

Известно, что скорость роста высоты и массы и их закономерностей в онтогенезе, является основным целевым параметром в марикультуре и в то же время служит наиболее надежным индикатором продукционного потенциала различных популяциях морских гидробионтов [45, 48, 102-111]. В иностранной литературе существует весьма значительное число работ, посвященное росту плоской устрицы в различных биотопах, характеризующихся разными экологическими условиями [105-113, 137, 219]. Значительное число работ посвящено и плоской устрице Черного моря [21, 22, 25, 102, 229, 230]. Вместе с тем, определенным их недостатком являлось то, что представленные авторами материалы касались, преимущественно, общих тенденций изменений длины и массы моллюсков без содержательного анализа различных показателей роста, т.е. без выявления характерных изменений абсолютной и удельной скоростей роста в зависимости от размерных характеристик, влияния на них различных факторов среды.

В связи с этим в задачу настоящей работы входила оценка закономерностей влияния различных факторов на скорость роста плоской устрицы.

5.1. Морфометрическая характеристика устриц в онтогенезе

Известно, что рост различных видов двустворчатых моллюсков связан с изменением трех размеров — высоты, длины, высоты (толщины). В связи с этим представляло интерес охарактеризовать сопряженное изменение этих

показателей, а также оценить взаимосвязь линейных и весовых взаимоотношений у исследуемого вида устриц. Такие исследования представляют определенный теоретический интерес для понимания приспособительного значения формы раковины в различных экологических условиях [49].

В настоящее время существует большое число работ, посвященных различным аспектам роста плоских устриц [102-113]. Очевидно, что в рамках настоящей работы мы ограничимся лишь вопросами аллометрии, характерными для данного вида моллюсков.

Связь между различными частями тела устрицы аппроксимировали степенной функцией:

$$Y = a \cdot X^b$$

где a – коэффициент пропорциональности при $X = 1$, b – коэффициент регрессии (тангенс угла наклона при выражении этого уравнения в двойной логарифмической системе координат).

Анализ сопряженных изменений длины и высоты раковин, взятых у разноразмерных устриц, показал (рис. 5.1, кривая 1), что связь между этими показателями хорошо описывается степенной функцией:

$$L = 1,738 H^{0,834}, r = 0,95 \quad (5.1)$$

Из приведенного уравнения (5.1) и рис. 5.1 (кривая 1) видно, что рост раковины в длину отставал от роста устриц в высоту, поскольку коэффициент регрессии в нем заметно меньше единицы – 0,834.

Эти данные подтверждают ранее полученные материалы тела [5, 7], что высота является более информативным показателем, чем длина устриц. Поэтому в дальнейшем анализе данных мы использовали высоту моллюсков.

В связи с этим представляло интерес сопоставить полученные данные с материалами, собранными в других районах моря. Достаточно детальный анализ

аллометрии устриц приведен лишь в работах Т.Ф. Кракатица [22] и Т.Ф. Кракатица и А.Г. Патлай [221] для заливов северо-западной части Черного моря. В связи с этим, полученные нами данные мы будем сопоставлять с материалами этих авторов.

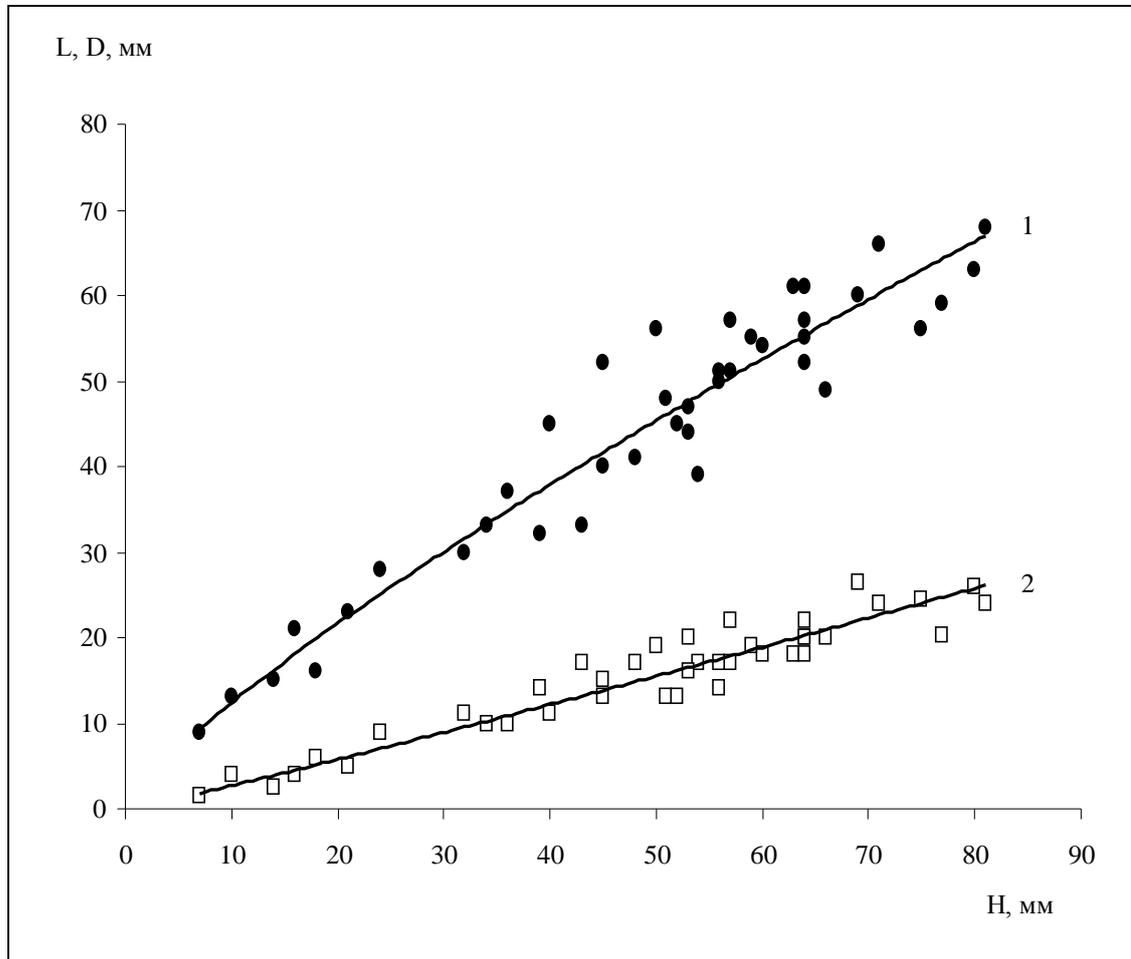


Рис. 5.1. Зависимость длины (1) и толщины (2) от высоты (H) раковины у черноморской устрицы из лимана Донузлав.

Анализ показал, что в лимане Донузлав рост раковины в высоту происходит интенсивнее, чем у устриц северо-запада. В частности, в Егорлыцком заливе у устриц с близкой длиной и пределами размерного ряда коэффициент регрессии в аналогичном уравнении составлял 0,910, в Каркинитском - 0,971 и практически такой же в Джарылгачском заливе - 0,977 [22; 221].

Связь высоты с толщины (ширины) раковины у устриц лимана Донузлав была заметно иной (рис. 5.2, кривая 2), и выражалась следующим уравнением:

$$D = 0,224 H^{1,086}, r = 0,93 \quad (5.2).$$

Из уравнения (5.2) видно, рост раковины устриц в ширину заметно опережал ее рост в высоту. Сопоставление наших данных с материалами, полученными на устрицах из заливов северо-западной части Черного моря показало, что коэффициент регрессии в уравнении (5.2) в этих районах был заметно выше и варьировал в пределах 1,158–1,225 [22; 221].

Характерно, что коэффициент пропорциональности в уравнении для моллюсков из этих заливов был существенно ниже (0,108 – 0,150), чем в лимане Донузлав.

Таким образом, независимо от района в процессе онтогенеза рост устриц в высоту проходил интенсивнее, чем в длину, при параллельном возрастании ширины раковины. В то же время, по сравнению с моллюсками заливов северо-западной части Черного моря, в лимане Донузлав рост устриц в высоту происходил более интенсивно, чем в длину, но в то же время сопровождался меньшей интенсивностью роста в толщину. Вероятно, это обусловлено разными экологическими условиями указанных районов (температурой, соленостью, трофической базой).

Представляет интерес остановиться на вопросе соотношения массы левой (нижней) и правой (верхней) створок данного вида моллюска (рис. 5.2). Изучению этого вопроса у черноморской устрицы уделялось мало внимания, нам известна только одна работа, посвященная изменению соотношения левой и правой створок [222]. Вместе с тем, этот вопрос представляет несомненный интерес в связи оценкой физиологического состояния моллюсков, в частности, для характеристики явления флуктуирующей асимметрии моллюсков.

Анализ показал, что масса левой и правой створки описывается аллометрическим уравнением (рис. 5.2), имеющим вид:

$$W_l = 0,612 \cdot W^{1,037}, r = 0,98 \quad (5.3)$$

$$W_n = 0,368 \cdot W^{0,94}, r = 0,96 \quad (5.4)$$

Из приведенных на рисунке 5.2 данных видно, что в процессе роста моллюсков изменение массы левой (нижней) створки характеризуется слабо выраженной положительной аллометрией (практически в линейной зависимости от суммарной массы раковины), тогда как скорость роста массы правой (верхней) створки по сравнению с массой всей раковины замедляется.

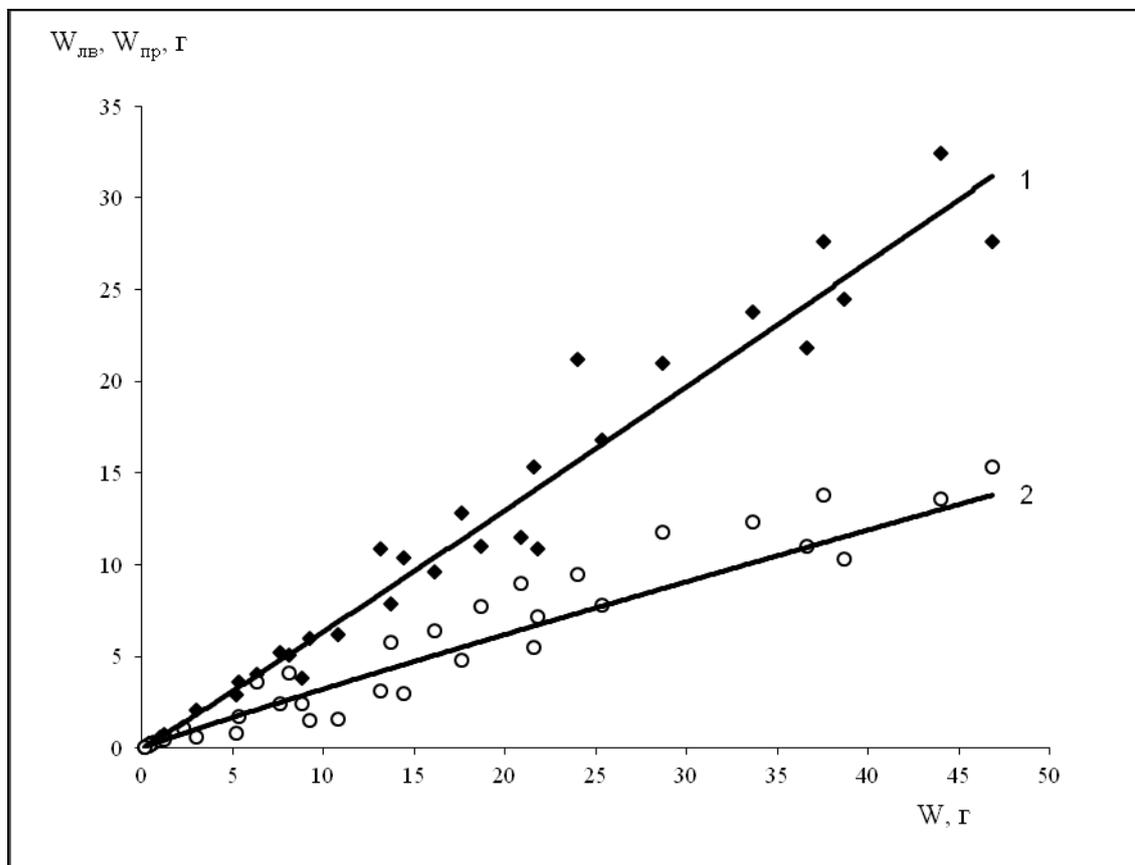


Рис. 5.2. Зависимость между массой левой (1, $W_{лв}$) и правой (2, $W_{пр}$) створок от массы целой раковины (W).

Параллельно с размерными характеристиками нами были изучены размерно-массовые соотношения устриц данного водоема. Статистический анализ показал, что, как и у других видов моллюсков, связь высоты с массой у устриц

описывалась уравнением параболы (рис. 5.3). В численном виде уравнение имело следующий вид:

$$W = 6,9 \cdot 10^{-4} \cdot H^{2,62}, r = 0,98 \quad (5.5)$$

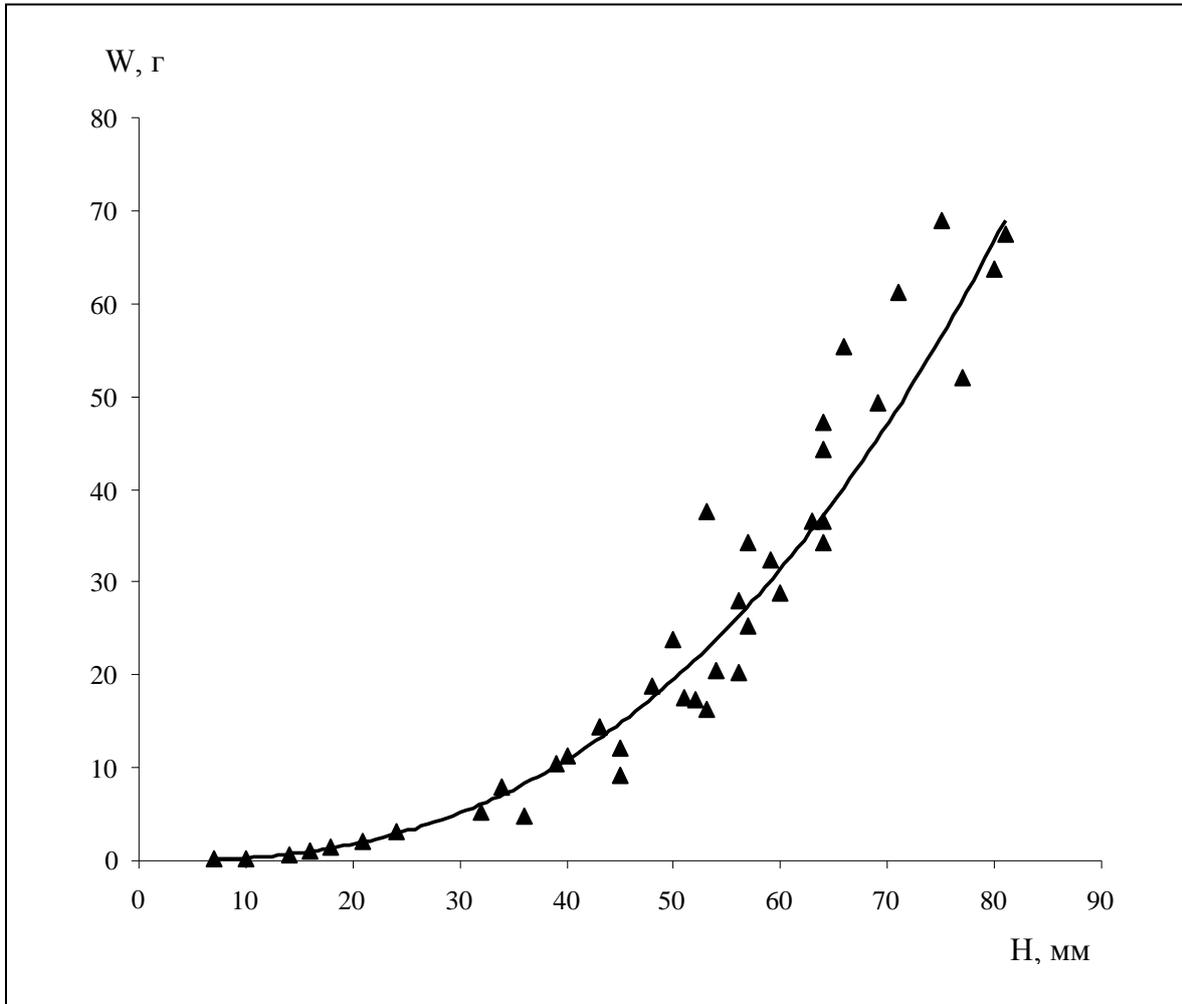


Рис. 5.3. Зависимость общей массы (W) от высоты (H) в процессе роста черноморской устрицы из лимана Донузлав.

Из уравнения (5.5) видно, что имеет место отчетливо выраженная отрицательная аллометрия – с возрастом рост индивидуальной массы моллюсков все больше отстает от роста в высоту. Весьма близкий характер этой зависимости у черноморских устриц наблюдался в заливах северо-западной части Черного моря – тангенс угла наклона в них варьировал в пределах 2,554 - 2,739 [22; 25; 102].

Для изучения продукционных процессов и анализа потоков вещества и энергии в популяциях гидробионтов большой интерес представляют данные по изменению массы раковины и удельному весу мягких тканей (соматической и генеративной) этого вида.

Анализ показал, что зависимость массы раковины от массы всего моллюска уравнением степенной функции (рис. 5.4, кривая 1):

$$W_r = 0,652 \cdot W^{1,022}, \quad r = 0,98 \quad (5.6)$$

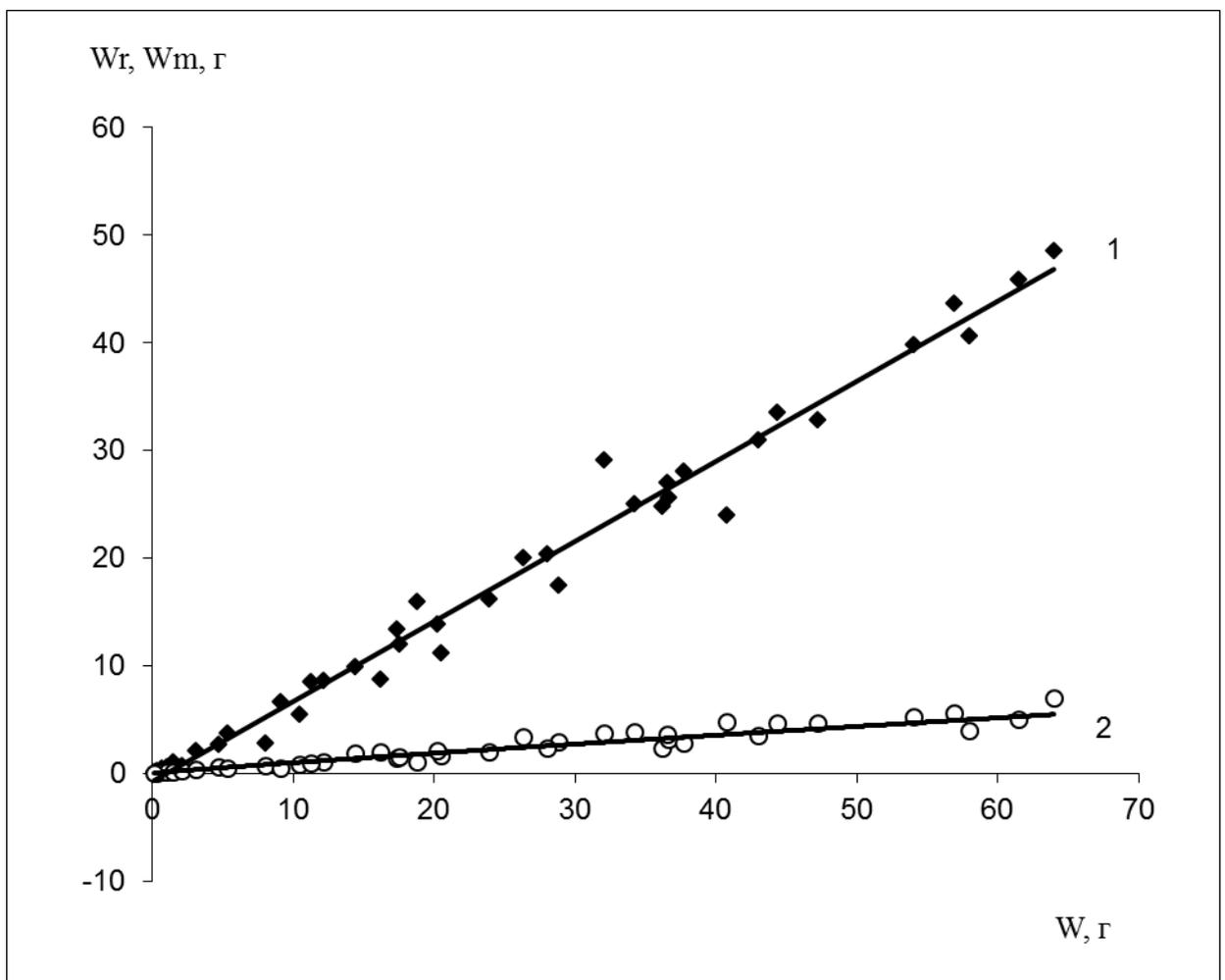


Рис. 5.4. Зависимости массы раковины (1) и мягких тканей (2) от общей массы черноморской устриц из лимана Донузлав.

В работах [22; 102; 221] показаны более высокие значения коэффициента регрессии – 1,074. Это указывает на то, что относительная скорость роста массы раковины устриц из лимана Донузлав несколько ниже, чем в заливах северо-западной части Черного моря.

Поскольку коэффициент регрессии незначительно отличается от единицы зависимость между этими показателями можно выразить более простым линейным уравнением:

$$Wr = 0,749W - 0,806, r = 0,98 \quad (5.7)$$

В то же время удельный вес мягких тканей относительно массы целого моллюска по мере увеличения размеров устриц имеет отчетливую тенденцию к снижению (рис. 5.4, кривая 2). В частности, связь этими показателями выражалась уравнением:

$$W_m = 0,116 \cdot W^{0,926}, r = 0,97 \quad (6.8).$$

Сопоставление этих данных с материалами Т.Ф. Кракатицы [21; 221] показывает, что в лимане Донузлав скорость снижения массы мяса практически, такая же, как и в заливах северо-западной части Черного моря, где коэффициент регрессии в аналогичном уравнении составлял 0,915-0,977.

Таким образом, в результате проведенной работы получены новые данные по относительному росту разных частей тела черноморской устрицы. Обнаружено, что в лимане Донузлав рост устриц в высоту происходит более интенсивно, а в ширину с меньшей скоростью, чем у моллюсков из заливов северо-западной части Черного моря.

Скорость роста массы раковины у устриц лимана Донузлав ниже, чем моллюсков из указанных заливов, что, по-видимому, обусловлено более низкой соленостью вод Егорлыцкого и Тендровского заливов. Изменение массы мягких тканей в лимане Донузлав и указанных заливах имеет сходную тенденцию.

По-видимому, выявленные различия в относительном росте различных частей тела устриц в изученных районах могут быть обусловлены разными экологическими условиями этих акваторий.

5.2. Сравнительная характеристика особенностей линейного и весового роста устриц

Как мы отмечали ранее, при изучении роста устриц в Черном море исследователи ограничивались либо одним линейным ростом, либо анализ линейного и весового роста проводился отдельно. Между тем, как отмечали М. В. Мина и Г. Н. Клевезаль [170] «... различия в поведении этих кривых... приобретают особый интерес, заставляя искать причины этих различий» (стр. 19). Исходя из полученных нами собственных материалов и литературных данных [21, 22, 102, 229] наиболее целесообразно использовать высоту устриц, которая характеризуется максимальной изменчивостью, по сравнению с другими переменными (длиной и толщиной).

Анализ изменений средней высоты и массы когорты устриц в течение 3-летнего периода выращивания показал (рис. 5.5), что, как и у других видов моллюсков, ее линейный рост можно аппроксимировать уравнением Л. Берталанфи [45, 170, 172]:

$$H_t = H_\infty \cdot [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

где H_t – высота раковины моллюска во время t , H_∞ – предельная (максимальная) высота устриц, k – удельная скорость роста, t_0 – возраст, при котором высота моллюска равна нулю.

Значение t_0 интерпретируют как расчетную продолжительность личиночного развития моллюсков до начала периода метаморфоза, которая не всегда совпадает с фактическим размером [48].

Соответствующее уравнение линейного роста устриц с численными

значениями параметров имело следующий вид:

$$H_t = 73,6 \cdot \left[1 - e^{-0,049(t+0,062)} \right], \quad r = 0,92 \quad (5.8)$$

На рисунке 5.5 приведены эмпирические и теоретические (расчетные) кривые линейного роста устриц (кривые 1 и 1').

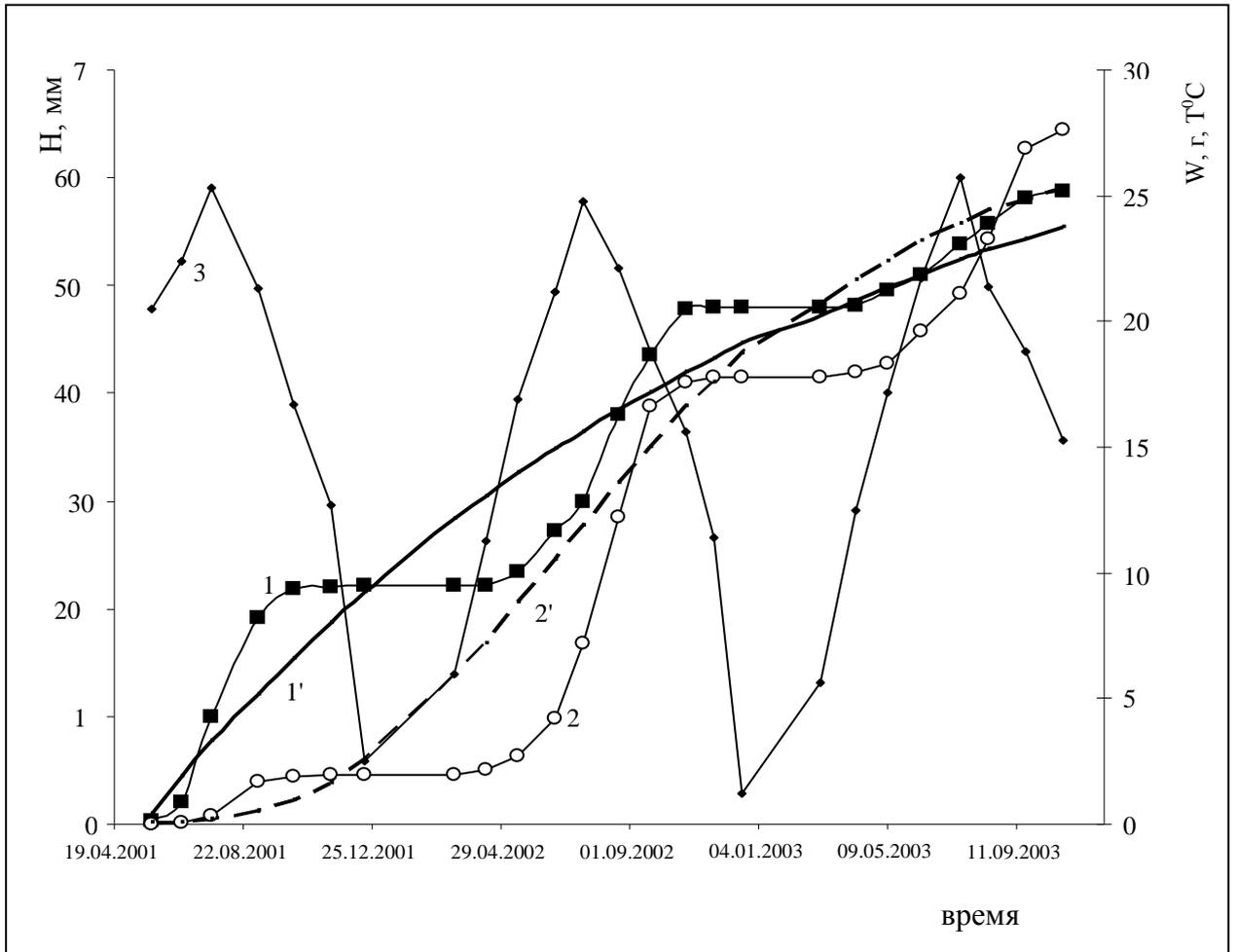


Рис. 5.5. Кривые линейного (1) и весового (2) роста устриц, выращиваемых в оз. Донузлав. 1' и 2' — теоретические кривые соответственно линейного (уравнение Берталанфи) и весового (уравнение Гомпертца) роста, 3 — температура воды.

Высота раковины моллюска тесно связана с его массой и описывается аллометрическим уравнением:

$$W = 7,9 \cdot 10^{-4} \cdot H^{2,59}, \quad r = 0,98 \quad (5.9)$$

Подставляя значения параметров этого уравнения в уравнение (5.8), можно определить теоретическую кривую роста массы:

$$W_t = 42,8 \cdot [1 - e^{-0,049(+0,062)t}]^{2,59} \quad (5.10)$$

Анализ полученных данных показал, что их траектории скоростей линейного и весового роста устриц существенно различаются между собой. Так, максимальные значения суточного прироста длины ($P_{h \max}$) устриц наблюдались у сеголетков, тогда как у двух- и трехлеток происходило устойчивое снижение этого показателя. Иная траектория наблюдалась для максимальных значений скоростей роста массы ($P_{w \max}$) моллюсков (рис.5.5): у сеголетков $P_{w \max}$ была сравнительно невелика, у двухлеток она резко возрастала, а у трехлетних моллюсков она вновь снижалась. Такая картина типична для животных с S-образным типом роста [171, 172].

В общем виде изменения максимальных значений скоростей линейного роста ($P_{h \max}$) как функция времени выращивания (t) имеет устойчивый отрицательный тренд и хорошо передается линейным уравнением, имеющим следующий вид:

$$P_{h\max} = 3453 - 3,87 \cdot t, \quad r = 0,877 \quad (5.12)$$

В то же время динамика весового роста передается куполообразной кривой, хорошо описываемой полиномом 2-й степени:

$$P_{w\max} = 17,04 + 21,81 \cdot W - 0,78 \cdot W^2 \quad (5.13)$$

Заметные различия скоростей линейного и весового роста обнаруживаются

у устриц и в течение разных годов жизни (рис. 5.6).

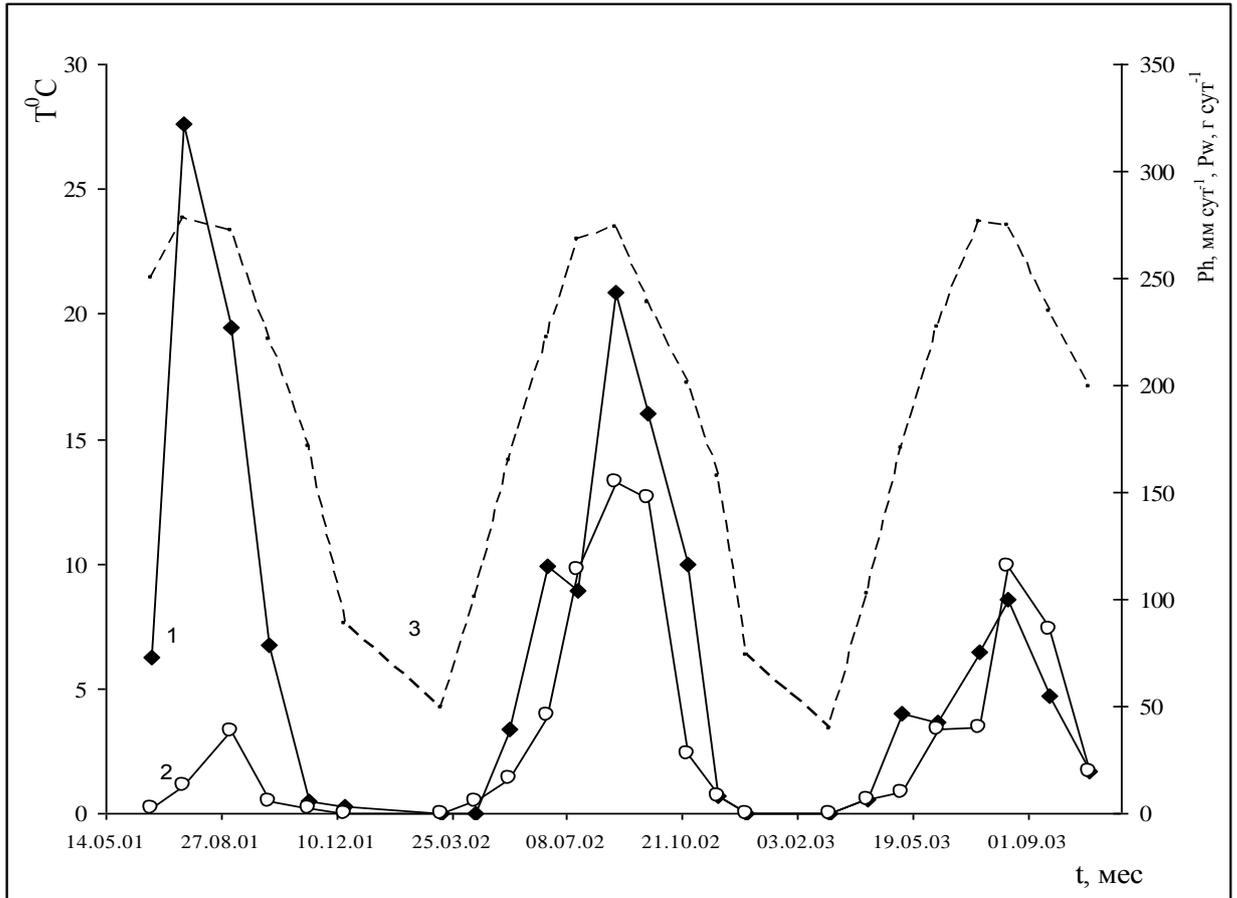


Рис. 5.6. Динамика скоростей линейного (1) и весового (2) роста устриц, выращиваемых в лимане Донузлав (3 – средняя температура воды за исследуемый период).

После оседания на субстрат в конце мая и возрастанием температуры воды в июле скорости линейного (P_h) и весового (P_w) роста синхронно возрастали (рис. 5.6). Но уже в августе их траектории начинают заметно различаться. Так, при температуре $25,3^{\circ}\text{C}$ (в июле) скорость линейного роста достигла максимума ($0,322 \text{ мм}\cdot\text{сут}^{-1}$), но в конце августа - начале сентября при снижении температуры до $21,3^{\circ}\text{C}$ она заметно уменьшилась (рис. 5.6).

По мере понижения температуры в конце октября до $16,4^{\circ}\text{C}$ скорость роста еще больше уменьшилась, а в ноябре при температуре $12,6^{\circ}\text{C}$ произошла полная остановка линейного роста (рис. 5.6).

В то же время темп весового роста между июлем и сентябрем, несмотря на снижение температуры воды, возрос до $0,038 \text{ г} \cdot \text{сут}^{-1}$, и лишь последующее понижение температуры в октябре уменьшило суточный прирост до $0,009 \text{ г} \cdot \text{сут}^{-1}$. Полностью как линейный, так и весовой рост устриц остановился в ноябре при снижении температуры воды до $12,6 \text{ }^\circ\text{C}$ (рис. 5.6).

В течение всей зимы до марта включительно изменений ростовых процессов у устриц не было, однако в апреле с прогревом воды до $11,3 \text{ }^\circ\text{C}$, наблюдалась некоторая активизация весового роста устриц. В то же время линейный рост моллюсков возобновился позднее, при переходе температуры воды через $11-12 \text{ }^\circ\text{C}$. После этого, в мае-июне скорость обоих типов ростовых процессов почти синхронно начала возрастать (рис. 5.6).

В июле при повышении температуры воды до $24,8 \text{ }^\circ\text{C}$ скорость линейного роста по сравнению с предыдущим периодом не возросла, а даже несколько замедлилась. В августе снижение температуры до $22,3 \text{ }^\circ\text{C}$ привело не к уменьшению, а увеличению прироста высоты, и лишь последующее в сентябре уменьшение температуры до $18,8 \text{ }^\circ\text{C}$ замедлило темп линейного роста устриц (рис. 5.6).

Динамика скоростей весового роста устриц в этот период характеризовалась сходной динамикой, однако имелись и некоторые отличия. Так, в течение июня-июля не наблюдалось замедления суточного прироста массы, отмеченной для линейного роста. Кроме того, понижение температуры в сентябре до $18,8 \text{ }^\circ\text{C}$, хотя немного и снизило темп весового роста, но он был выше, чем в июле. Лишь в октябре при уменьшении температуры до $15,6 \text{ }^\circ\text{C}$ суточный весовой прирост также резко упал (рис. 5.6). Последующее в ноябре снижение температуры до $11,4 \text{ }^\circ\text{C}$ вызвало полную остановку скорости как линейного, так и весового роста, которая длилась до апреля следующего года (рис. 5.5, 5.6).

Весной наблюдалась сходная, но не идентичная с предыдущим годом динамика ростовых процессов (рис. 5.6). С повышением температуры воды с $12,5 \text{ }^\circ\text{C}$ (в апреле) до $17,2 \text{ }^\circ\text{C}$ (в мае) скорости линейного и весового роста синхронно возрастали. Однако дальнейшее возрастание температуры воды до $21,7 \text{ }^\circ\text{C}$ (в

июне) вызвало не увеличение, а снижение скорости линейного роста (рис. 5.6) и лишь последующее возрастание температуры до 25,7 °С (между июнем и июлем) активизировало линейный рост моллюсков. Но в августе и сентябре параллельно со снижением температуры воды началось падение значений этих показателей.

В отличие от линейного, скорость весового роста имела устойчивую тенденцию к возрастанию вплоть до сентября, хотя между июлем и августом наблюдалось небольшое его замедление. Лишь в сентябре и октябре в результате снижения температуры воды, соответственно, до 18,8 и 15,3 °С произошло его замедление.

Сопоставление полученных данных по линейному и весовому росту устриц в лимане Донузлав с материалами других авторов по Черному морю показало [21, 22, 102, 230], что во всех изученных районах обитания рост устриц характеризуется весьма сходной динамикой. Наиболее интенсивно рост протекает с мая по сентябрь, низкая его интенсивность и остановка происходит поздней осенью, зимой и ранней весной.

Температура биологического нуля (остановка ростовых процессов) у устрицы находится в диапазоне 11-12 °С, что достаточно близко согласуется имеющимися в литературе данными [22, 104, 112, 223]. Однако, верхние значения температуры воды, для линейного и весового роста устриц несколько различаются. Наиболее благоприятной для линейного роста является температура близкая к 23-25 °С, тогда как более низкие ее значения заметно снижают величину суточного прироста. В то же время, оптимум активности весового роста проявляется при более низкой температуре, близкой к 21-23 °С.

Полученные данные также свидетельствуют, что изменение скоростей роста в значительной степени синхронизировано с температурой воды – с возрастанием последней суточный прирост увеличивается, и наоборот падает при ее снижении.

Асинхронность скоростей линейного и весового роста, имеющая место в летне-осенний период годового цикла, может быть обусловлена как разной чувствительностью соматической и генеративной тканей к температуре воды, так и репродуктивной активностью моллюсков.

О том, что уровень метаболических процессов в разных тканях одних и тех же видов гидробионтов может значительно различаться не вызывает сомнений [224; 225]. Известно, что скорость линейного роста устриц определяется синтетическими процессами, происходящими в мантии моллюсков, которая формирует раковину. В то же время скорость весового роста зависит как от роста массы раковины, так и прироста массы других тканей тела (в первую очередь генеративной), которые могут иметь другие температурные оптимумы для своего функционирования [49; 170].

Кроме того, изменение скорости линейного роста может быть связано с изменением физиологического состояния, в частности, репродуктивными процессами, происходящими в это время у устриц. Многочисленными исследованиями показано, что в период созревания половых клеток происходит замедление роста моллюсков [49; 71; 73; 128]. По имеющимся данным интенсивные процессы гаметогенеза и размножение плоской устрицы происходит в начале 2-го года жизни [124; 127; 129].

Однако гистологические данные, полученные в нашей лаборатории, свидетельствуют, что при выращивании устриц в толще воды процессы развития половых клеток происходят уже в конце 1-го года жизни, хотя полноценный нерест в это время может и не реализовываться. Возможно, что разобщенность линейного и весового роста устриц, наблюдающаяся в процессе роста, связана как с разной чувствительностью к температуре воды, так и с процессами гаметогенеза, которые у устриц на 2-м и 3-м годах жизни могут идти с разной интенсивностью. Репродуктивной активностью можно объяснить и снижение скорости линейного роста между маем и июнем при температурном диапазоне 17,2 – 21,7 °С в начале 2-го года жизни.

При анализе абсолютных скоростей линейного и весового роста сравнение ведется по приростам особей, имеющих разную величину, в связи с чем сравнение скоростей роста является не совсем точным. Более объективным показателем для сравнения является сопоставление удельных скоростей роста. На рис. 5.7 приведены данные по динамике удельных скоростей линейного и весового роста.

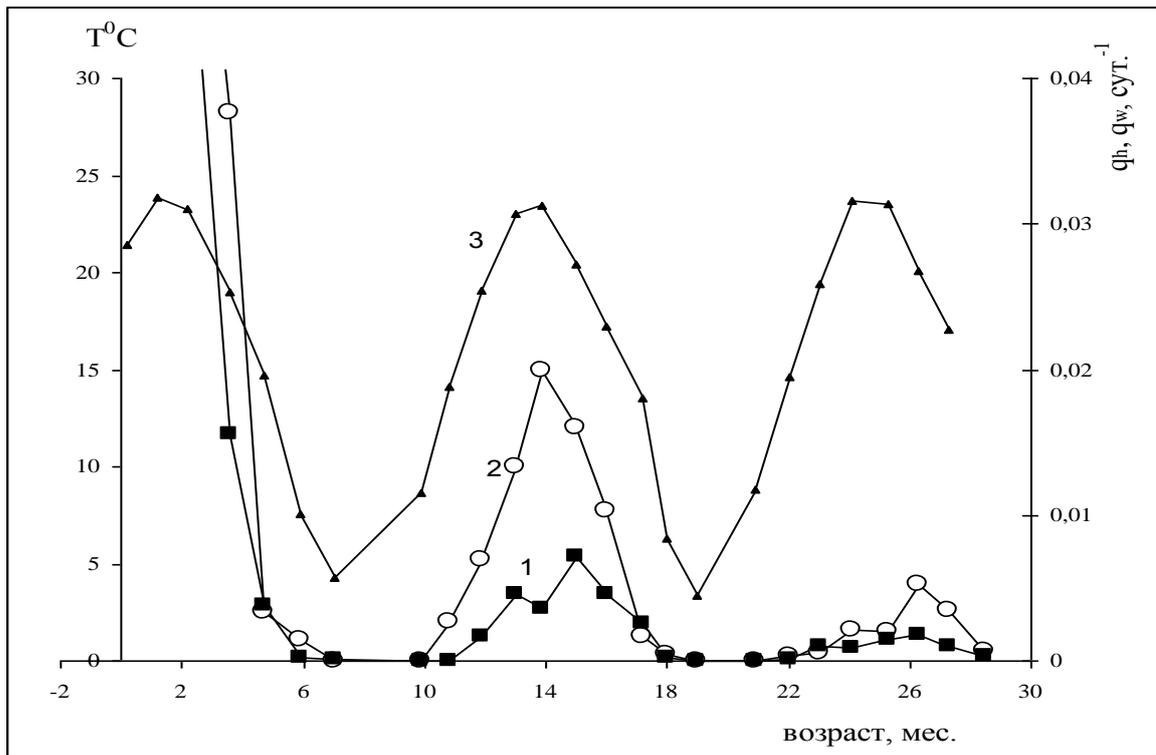


Рис. 5.7. Динамика удельных скоростей линейного (1) и весового (2) роста плоской устрицы в лимане Донузлав

На нем отчетливо видны своеобразные «ножницы» - приостановка (замедление) удельной скорости линейного роста, в то время как удельная скорость весового роста возрастала. Обращает на себя то, что замедление линейного роста приходилось на июнь-июль, т.е. уже начало 2-го года жизни (13-14 месяцев), тогда как следующий период задержки роста приходился на 23-24 месяца, т.е. конец 2-го года жизни. Очевидно, что этот сдвиг обусловлен более интенсивным развитием половых клеток в половых железах устриц.

Представляло интерес сравнить полученные данные по росту устриц в лимане Донузлав с другими районами Черного моря, где проводилось выращивание устриц, но отличающихся экологическими условиями – в Егорлыцком заливе и у побережья Северного Кавказа. Анализ показал, что в Егорлыцком заливе за один и тот же период выращивания – 28 месяцев, высота трехлеток разных поколений варьировала в пределах 50,6-66,8 мм, масса – 18,9-30,1 г [21, 22]. У побережья Северного Кавказа средняя высота моллюсков составляла 55,8 мм, при массе 23,5 г [104]. В лимане Донузлав эти показатели

были соответственно 58,7 мм и 27,6 г.

Сопоставление данных по абсолютной скорости роста устриц в лимане Донузлав с таковыми заливов северо-западной части Черного моря [22; 27; 102] и побережья Северного Кавказа (м. Большой Утриш) [104], свидетельствуют, что независимо от района обитания динамика линейных и весовых показателей устриц оказались весьма сходны между собой. Аналогичный характер динамики линейного и весового роста отмечается и другими авторами [106 – 110; 112], что свидетельствует о том, что ростовые потенции плоской устрицы в значительной степени определяются эндогенной генетической программой [22; 108; 109]. Изменения, вносимые изменением температуры, соленостью воды и другими факторами, возможны лишь в определенном интервале отклонений от некоторой заданной траектории [170; 172].

Таким образом, имеющие место отличия в скоростях роста и конечных размерах моллюсков за один и тот же период выращивания обусловлены экологическими особенностями местообитаний разных популяций, а также их изменениями, складывающимися в данном биотопе в тот или иной период жизни устриц.

5.3. Продукция и элиминация в популяции устриц лимана Донузлав

Хотя рост и является важнейшей характеристикой продукционного процесса, при культивировании моллюсков, в первую очередь, в первую очередь важна общая величина продуктивности, т.е. скорости воспроизводства сложных биологических систем, без которых невозможно раскрытие картины функционирования водных экосистем. Она определяется как суммарная биомасса, образованная (синтезированная) в популяции, включая ее элиминированную часть [45; 49; 171; 172]. В этой связи изучение продукционного процесса в популяции составляет ее важнейшую часть динамики популяции. На рис. 5.8 показано изменение численности и биомассы в популяции устриц при её выращивании до промысловых размеров (до 3-летнего возраста).

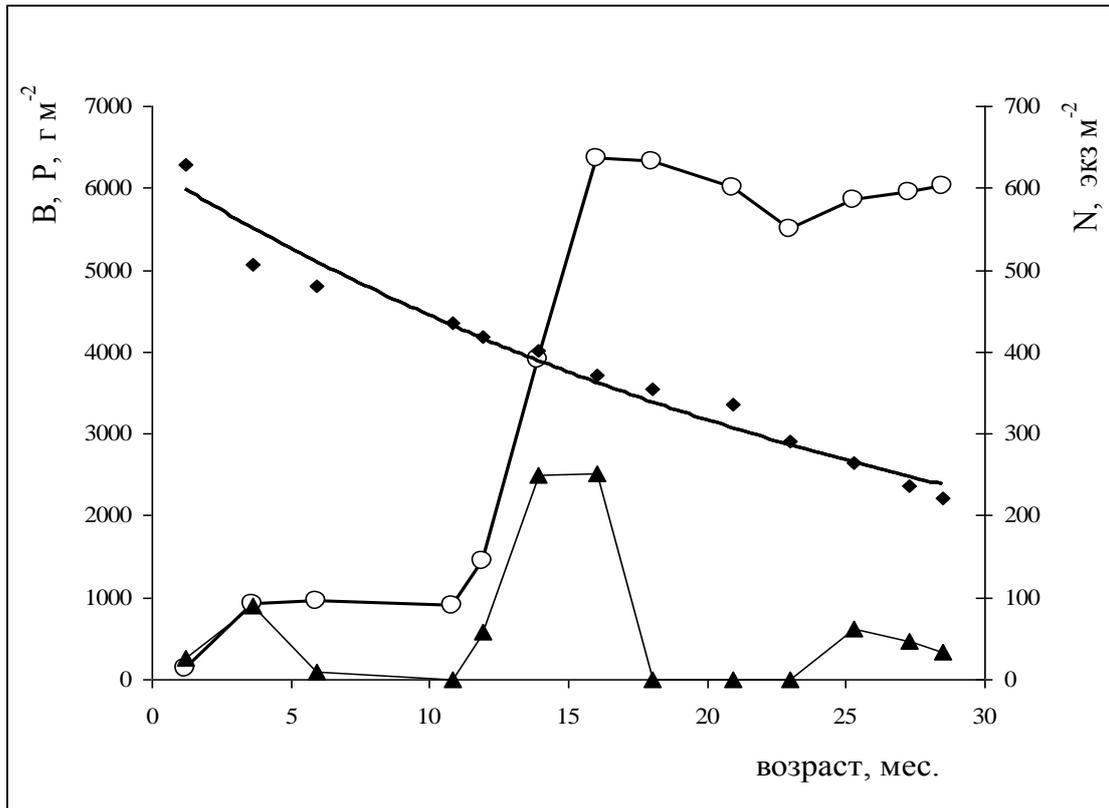


Рис. 5 8. Изменение численности и биомассы в популяции устрицы в процессе выращивания до промысловых размеров.

На 1-м году жизни продукция моллюсков на коллекторах была сравнительно невысока и составляла $1261,7 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, а доля ее элиминированной части составляла 24 %. На 2-м году жизни скорость продуцирования биомассы резко возросла до $5587 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, причем абсолютная величина элиминированной биомассы также увеличилась до $1051,3 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, но ее удельный вес в общей величине снизился до 18,8 %. На 3-м году выращивания популяции общая величина продукции по сравнению с предыдущим годом резко снизилась до $1441 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$. По сравнению с предыдущим годом абсолютное значение элиминированной части также уменьшилось до $932 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, но относительная ее доля в общей продукции резко возросла до 63,4 %. (рис. 5.9).

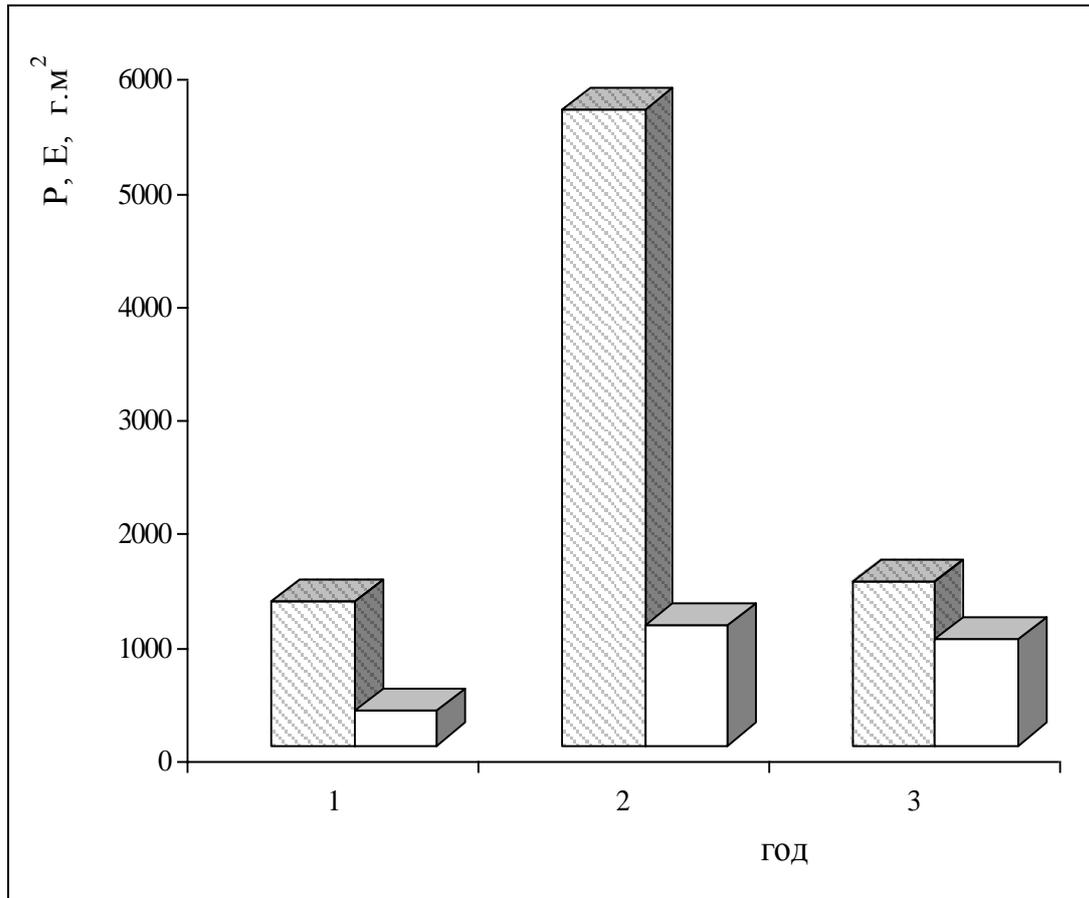


Рис. 5.9. Изменение соотношения продукции (заштрихованные столбцы) и элиминации (светлые столбцы) в популяции плоской устрицы в течение 3-летнего выращивания.

В то же время величина P/B -коэффициента в течение выращивания характеризовалась устойчивым отрицательным трендом – с 3,13 на 1-м до 0,24 – на 3-м году жизни (рис. 5.10).

Зависимость P/B -коэффициента от времени выращивания (t , год) можно описать степенным уравнением вида (рис. 5.10):

$$P/B = 3,85 \cdot t^{-2,18}, r = 0,928 \quad (5.14)$$

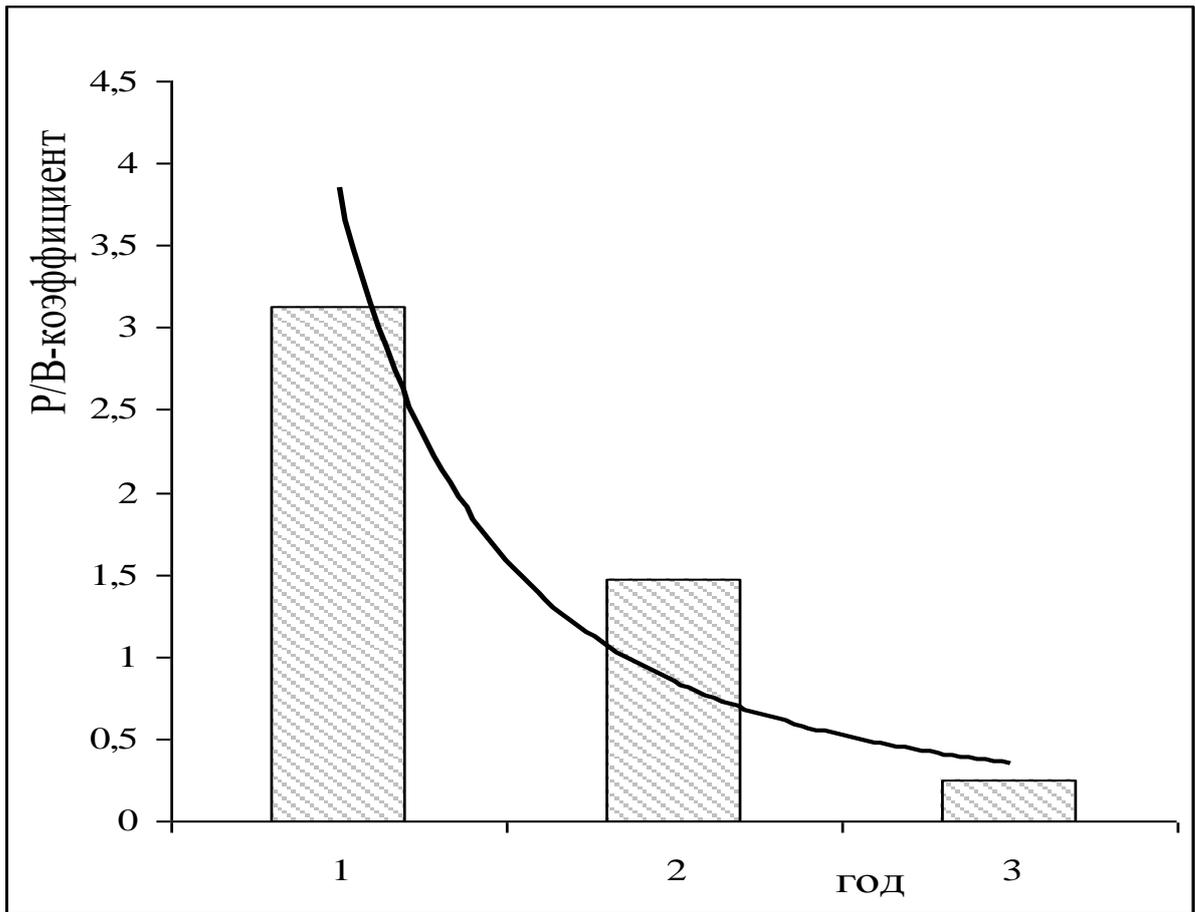


Рис. 5.10. Изменение P/B -коэффициента в популяции плоской устрицы в процессе 3-летнего выращивания. Сплошная линия – теоретическая кривая по уравнению (5.14).

Величину P/B -коэффициента можно выразить как функцию средней биомассы. При этом она может быть выражена простым линейным уравнением:

$$P/B = 3,38 - 0,5 \cdot B, r = 0,98 \quad (5.15)$$

Среднее значение P/B -коэффициента за 3-летний цикл культивирования составило 2,49. Наши данные по продукционным показателям плоской устрицы в лимане Донузлав сопоставимы с материалами А.Н. Орленко [226], полученные на этом виде в Каркинитском заливе. По данным этого автора на 2-м и 3-м гг. выращивания продукция составляла соответственно 4167 г·м² и 2724 г·м², а значения P/B -коэффициента были соответственно равны 2,28 и 1,07.

Возможно, что меньшая величина продукции и довольно высокий уровень элиминации моллюсков на 3-м году жизни в лимане Донузлав по сравнению с Каркинитским заливом является следствием заболевания, вызываемого грибом *Ostracoblabe implexa* [30; 32] или другими паразитическими простейшими, например, *Bonamia ostreae* [145; 150; 151], обычно проявляющиеся у особей старших возрастных групп. На основе полученных данных можно прогнозировать значения абсолютной и удельной продукции популяции плоской устрицы в процессе ее выращивания в лимане Донузлав.

Таким образом, на основе полученных данных можно сделать следующие выводы. Динамика весового роста черноморской устрицы в онтогенезе одинаково хорошо описывается уравнениями Берталанфи и Гомпертца. Изменения абсолютной скорости роста устриц в онтогенезе описываются куполообразной кривой, с максимумом у двухлетних особей, тогда как удельная скорость роста имеет устойчивый отрицательный тренд.

Наибольшие значения продукции и элиминации в популяции устриц отмечены на 2-м году жизни, после чего величина продукции снижается, при одновременном возрастании биомассы элиминированных моллюсков.

Величины P/B -коэффициента в процессе 3-летнего выращивания снижается с 3,13 до 0,24, в среднем составляя величину 2,49.

Материалы данного раздела опубликованы в следующих статьях:

Сытник Н.А. Некоторые данные по аллометрии черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) лимана Донузлав : тезисы докладов : материалы IV Межд. конф., Всеукр. научно-практ. конф., 8 - 9 октября 2008 г., Современ. проблемы экологии Азово-Черном. региона / Керченский государственный морской технологический университет. – Керчь : КГМТУ, 2008. – 116 с.

Сытник Н.А. Особенности линейного и весового роста устрицы (*Ostrea edulis* L.) в озере Донузлав / Н.А. Сытник, С.В. Красноштан // Рыбное хозяйство

Украины. – 2008. – № 6 (59). – С. 44 – 48. (Личный вклад: сбор и обработка материала, участие в написании статьи).

Сытник Н.А. Продукция и элиминация в популяции плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) Черного моря : тезисы докладов : материалы Междунар. научной конф., 2 - 14 октября 2010 г., Водные биоресурсы и аквакультура: совр. сост. и персп. научного обеспечения / Институт рыбного хозяйства. – Киев, 2010. – 151 с.

Сытник Н.А. Рост и продукция устрицы (*Ostrea edulis* L.) лимана Донузлав Черного моря / Н.А. Сытник // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2011 – В.17, № 2 (56).- С. 429 – 434.

ГЛАВА 6. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ТРАНСФОРМАЦИИ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ У ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

6.1. Энергетический баланс устриц в процессе выращивания

Одним из важнейших вопросов экологии различных видов гидробионтов является характеристика величины вещественно-энергетического баланса (бюджета) и эффективности использования в процессе индивидуального развития [45, 49, 125 - 130, 208; 209]. Его величина представляет собой сумму всех входных, выходных и внутренних потоков вещества и энергии, происходящих в той или иной биосистеме, которое основано на законах сохранения, имеющее большое значение в экологии [171; 172]. Не меньший интерес представляет собой прикладной аспект этой проблемы – определение величины суточных рационов особей и популяций в значительной степени связано с оптимизацией выращивания того или иного аквакультурного вида.

Данные по этому вопросу даже в зарубежной литературе немногочисленны [126 - 130], а для устриц, обитающих в Черном море, они практически отсутствуют [229], Между тем, такие исследования представляют теоретический интерес для сравнительной и эволюционной экологии морских двустворчатых моллюсков. Они также имеют большое практическое значение, например, при формировании маточных стад, расчета оптимальной плотности при выращивании молоди и ряда других вопросов, связанных с культивированием устриц.

Энергетический баланс особи определяли на основе общеизвестного уравнения [45; 49; 127; 129; 227; 228]:

$$C = P + Q + H$$

где C - энергия потребленной пищи (рацион), P - энергия индивидуальной продукции; Q - траты на энергетический обмен; H - энергия неусвоенной пищи, включающая в себя фекальные массы (биоотложения) и жидкие экскреты (РОВ), продуктов азотистого метаболизма ($\text{NH}_4 - \text{N}$) и др.

Траты на энергетический обмен находили из уравнений, связывающих скорость потребления кислорода с массой тела при разных температурах (разд. 4). Для оценки величины индивидуальной продукции (P) использовали данные по росту устрицы (разд. 5). Энергетический эквивалент органического вещества раковины находили по данным Родхауза [129; 217], сырой массы мягких тканей моллюсков - по материалам С.А. Горомосовой [229]. Усвояемость (U) пищи моллюсков была принята равной 0,7 [129]. При анализе полученных данных нами также было принято, что генеративная продукция входит составной частью в индивидуальную продукцию особи. Результаты анализа представлены на рисунке 6.1.

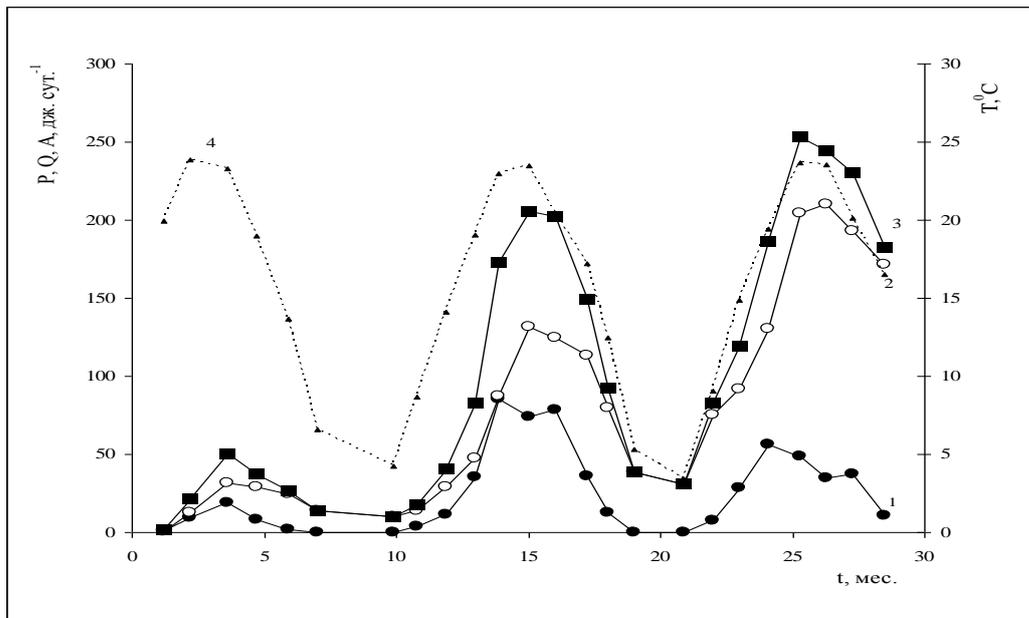


Рис. 6.1. Изменение энергетических трат на рост (1), метаболизм (2) и ассимиляцию пищи (3) у плоской устрицы в онтогенезе. 4 – температура воды.

Анализ динамики отдельных составляющих энергетического бюджета устрицы в процессе трехлетнего выращивания (рис. 6.1) показал, что их изменения происходят в соответствии с общими закономерностями, установленными для этого вида и других видов двустворчатых моллюсков [49; 126; 128; 129; 135; 230; 231]. В целом, динамику энергетических трат на обменные процессы одинаково можно описать в виде функции времени (t , месяц) или массы тела (W , г). Для характеристики общей тенденции изменений элементов баланса целесообразно рассмотреть их максимальные значения в процессе онтогенеза (рис. 6.2).

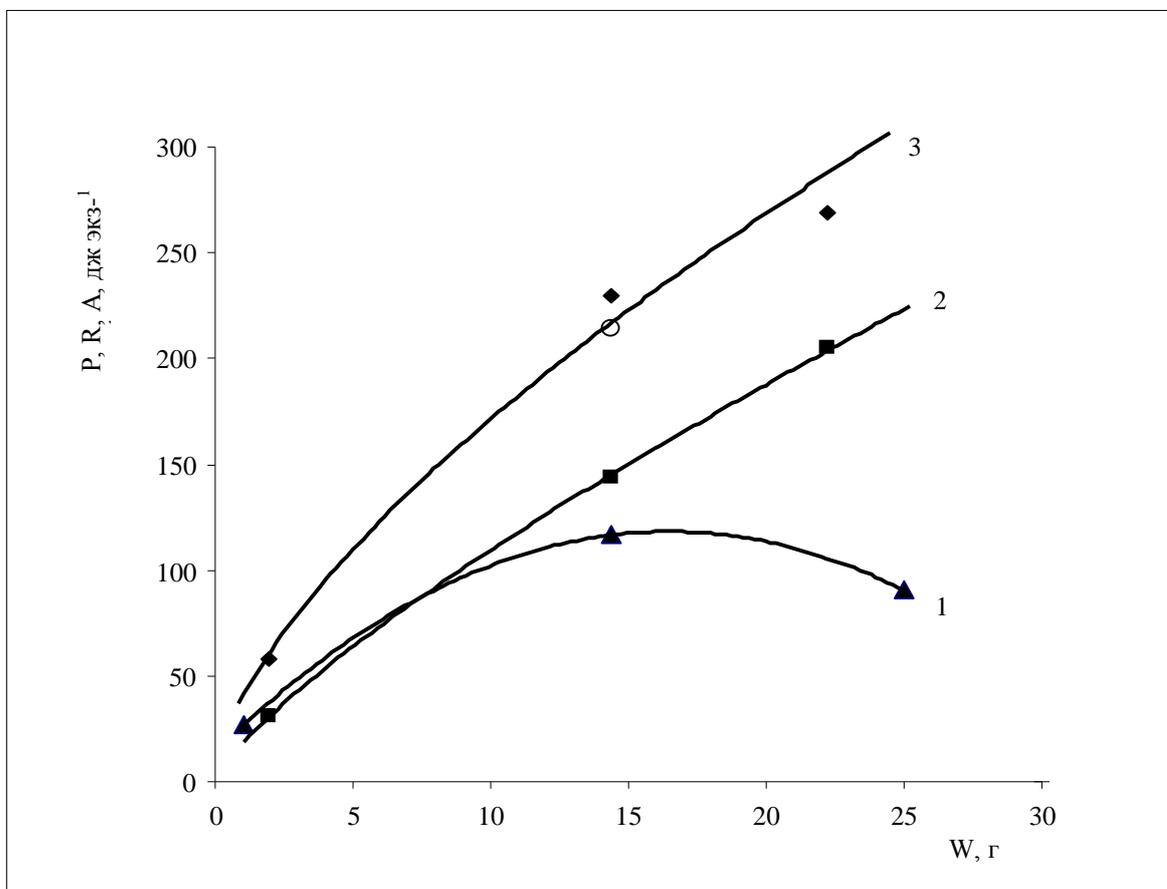


Рис. 6.2. Динамика балансовых составляющих энергетического бюджета плоской устрицы в онтогенезе (1 – прирост, 2 – траты на энергетический обмен, 3 – скорость ассимиляции пищи).

После оседания спата на субстрат энергетические траты на рост (индивидуальную продукцию - P , дж. сут.⁻¹) сначала возрастают и, достигнув

максимума в сентябре (18,6 дж. сут.⁻¹), начинают снижаться и полностью останавливаются поздней осенью – зимой, т.е. кривая индивидуальной продукции в целом имеет куполовидный характер (рис. 6.2).

Весной с прогревом воды рост моллюсков вновь активизируется, достигая своего наибольшего значения в начале 2-го года жизни (между июнем и июлем)– 81,5 дж. сут.⁻¹, после этого он начинает снижаться.

После остановки роста в осенне-зимний период весной на 3-м году жизни энергетические траты на рост возрастают, достигая максимума в летний период, после чего начинают снижаться. В то же время на рис. 6.1 видно, что максимальные значения суточного прироста на 3-м году жизни заметно ниже, чем в предыдущий период – 56,4 дж. сут.⁻¹.

Таким образом, динамика энергетически трат на рост у плоской устрицы в зависимости от сухой массы тела характеризуется куполообразной кривой, которую можно описать полиномом 2-й степени:

$$P = -0,17 \cdot W^2 + 5,48 \cdot W - 8,28, n = 24, r = 0,84 \quad (6.1)$$

Вместе с тем, необходимо отметить, что в течение каждого года энергетические траты на рост подвержены значительным флуктуациям, тесно коррелирующих с температурой воды.

Динамика энергетических трат на обменные процессы имела несколько иную траекторию. В онтогенезе, с возрастом и увеличением массы тела, происходило устойчивое возрастание трат на энергетический обмен (Q , дж.·сут.⁻¹).

У сеголетков устриц ее максимальное значение составляло 31,4 дж. сут.⁻¹, у годовиков их значение возросло до 131,6 дж. сут.⁻¹, у особей в возрасте 2 года они достигли уже 210 дж. сут.⁻¹. В то же время в разные сезоны отдельных годов наблюдались пики возрастания и падения скоростей трат на обмен (рис. 6.2). Таким образом, зависимость Q от сухой массы тела, которая имела следующий вид:

$$Q = 2014 \cdot W^{0,72}, \quad n = 24, \quad r = 0,88 \quad (6.2)$$

Поскольку значение ассимилированной пищи (A) является функцией энергии прироста и трат на обмен ($A = P + Q$), то в процессе онтогенеза величина ассимилированной пищи в целом имела сходную тенденцию динамикой трат на обменные процессы. Но, поскольку после 2-го года жизни величина индивидуальной продукции (P) начала снижаться, то и величина ассимилированной пищи возрастала не прямо пропорционально Q , величина A несколько отклонялась в меньшую сторону от динамики Q . В численном виде связь скорости ассимиляции пищи с сухой массой тела устриц описываются аллометрическим уравнением:

$$A = 2197 \cdot W^{0,61}, \quad n = 24, \quad r = 0,79 \quad (6.3)$$

Соответственно, коэффициенты регрессии в уравнении (6.3) заметно ниже, чем (6.2), что указывает на затухающий характер роста моллюсков [172]. В тоже время при изменении температуры воды на отдельных участках кривой изменения - A , наблюдаются периоды заметного падения и последующего возрастания значений этих показателей (рис. 6.3).

В целом аналогичная динамика элементов энергетического бюджета наблюдалась у плоской устрицы и другими авторами [45; 49; 126 - 130; 209].

Величина рациона (C , дж.·сут.⁻¹) находится из уравнения: $C = A \cdot U^{-1}$, где U усвояемость пищи. По имеющимся данным усвояемость пищи плоской устрицы близка к 0,7 [129; 217]. Принимая это значение можно рассчитать величину рациона на разных стадиях онтогенеза по формуле: $C = 1,43 \cdot A$.

На рис. 6.3 видно, что с возрастанием массы тела скорость потребления пищи (СПП) характеризуется достаточно хорошо выраженным положительным трендом и эту зависимость можно выразить уравнением:

$$C = 3141 \cdot W^{0,61}, \quad n = 24, \quad r = 0,79 \quad (6.4)$$

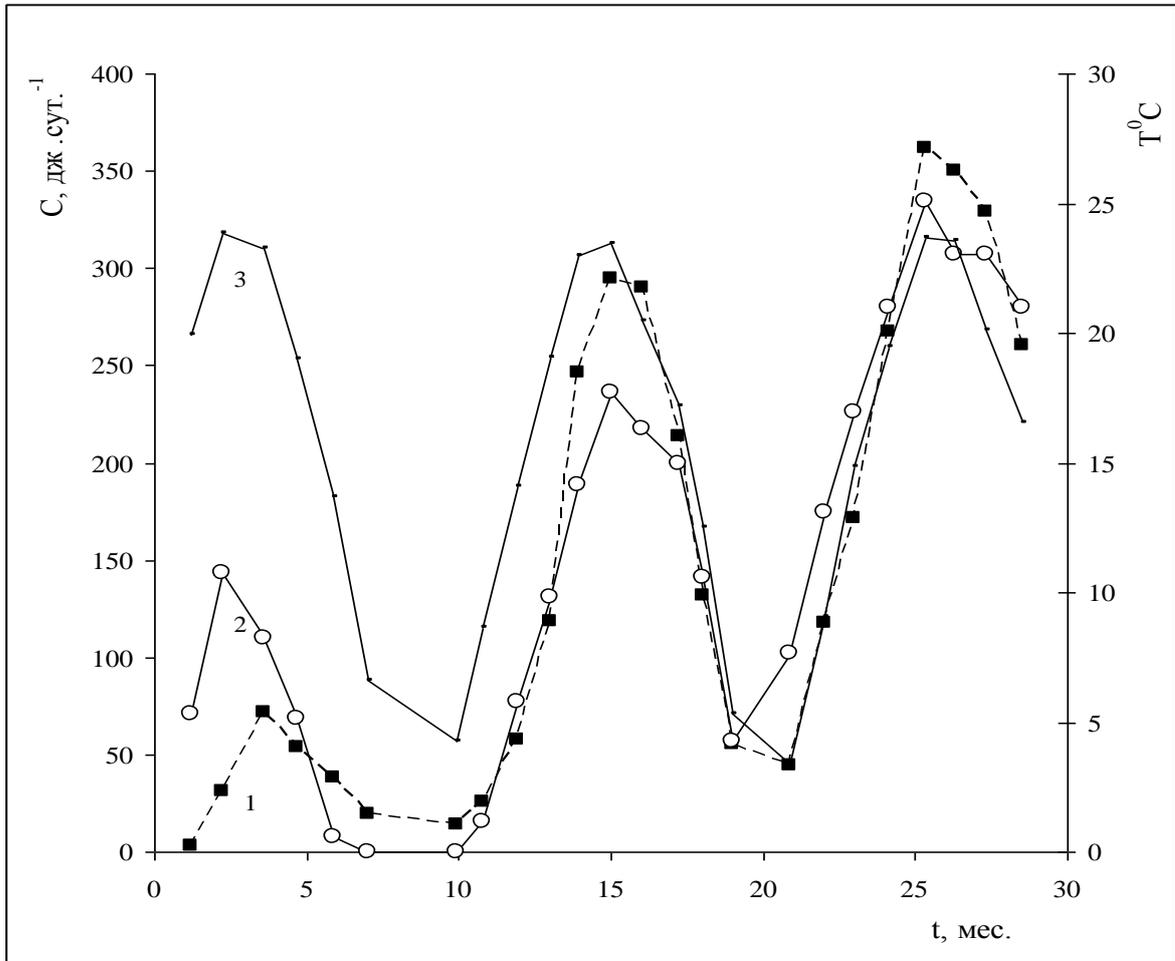


Рис. 6.3. Динамика значений суточных рационов (С) плоской устрицы в ходе 3-летнего выращивания. 1 – эмпирическая кривая; 2 – теоретическая кривая по уравнению (5).

Однако это уравнение характеризует некоторые средние (фоновые) значения суточного рациона устриц и таким образом уравнение (6.4) недостаточно точно отражает СПП в процессе индивидуального развития. Кроме того, в разные сезоны года величина рациона существенно варьирует и зависит от температуры воды. Поскольку величина рациона зависит от массы тела и температуры воды, то эту связь можно описать уравнением множественной регрессии, т.е. значение величины суточного рациона можно представить в виде функции массы тела и температуры воды (рис. 6.3). В численном виде это уравнение выглядит следующим образом:

$$C = -12077 + 9,28 \cdot W + 1036 \cdot T, \text{ RQ} = 0,828 \quad (6.5)$$

Значения параметров уравнений (6.2 – 6.5) получены на моллюсках, находящихся на начальной стадии голодания. В то же время известно, что у многих животных происходит возрастание трат на энергетический обмен, связанных с потреблением и усвоением пищи, т.е. имеет место феномен специфического динамического действия пищи (СДДП) [232; 235; 238].

Данных, касающихся *O. edulis*, в литературе нами не обнаружено, однако имеются материалы по СДДП для других видов моллюсков. Например, на съедобной мидии (*Mytilus edulis* L.) показано, что СДДП этого вида может составлять 15 – 23 % [232; 233]. Принимая во внимание весьма близкие значения ряда эколого-физиологических параметров этого вида и плоской устрицы (интенсивность дыхания, фильтрации и др.) [233, 236], среднее значение СДДП для устриц можно принять равным 20 %.

В то же время при анализе суточных рационов необходимо иметь в виду и тот факт, что возрастание интенсивности дыхания после приёма пищи через некоторое время сопровождается его снижением до некоторого стационарного уровня, характерного для стандартного обмена данного вида моллюсков [232; 234; 238]. Кроме того, необходимо учитывать и тот факт, что процессы дыхания и фильтрации у различных видов моллюсков, характеризуются ритмичностью, т.е. сменой периодов активности и покоя [233]. В частности, обнаружено, что у плоской устрицы, в условиях четко выраженного приливно-отливного цикла, ритмичность фильтрации может происходить с интервалом близким к 12 – 14 часов [235, 238], хотя и может несколько смещаться. С учётом указанных факторов суточные траты энергии исследуемого вида в среднем могут быть выше приведённых экспериментальных материалов не более чем на 10 %.

В связи с полученными данными представляло интерес оценить степень соответствия значений суточного рациона, определенного по величине энергетического баланса и по скорости фильтрации пищи. Используя формулу Стратмена [167], было определено, что калорийность 1 мг используемого в

опытах фитопланктона (*Skeletonema sp.*) составляла величину $2,9 \text{ дж мг}^{-1}$, после чего величина суточных рационов была переведена в энергетический эквивалент.

На рисунке 6.4 видно, что рацион устриц, рассчитанный на основе данных по фильтрации фитопланктона, значительно меньше, чем определенный балансовым методом. Это, вероятно, обусловлено тем, что СФ зависит от многих абиотических факторов (температура, соленость и др.), физиологического состояния животного, калорийности пищи и многих других факторов, поэтому дать интегральную характеристику рациона по этому показателю довольно сложно.

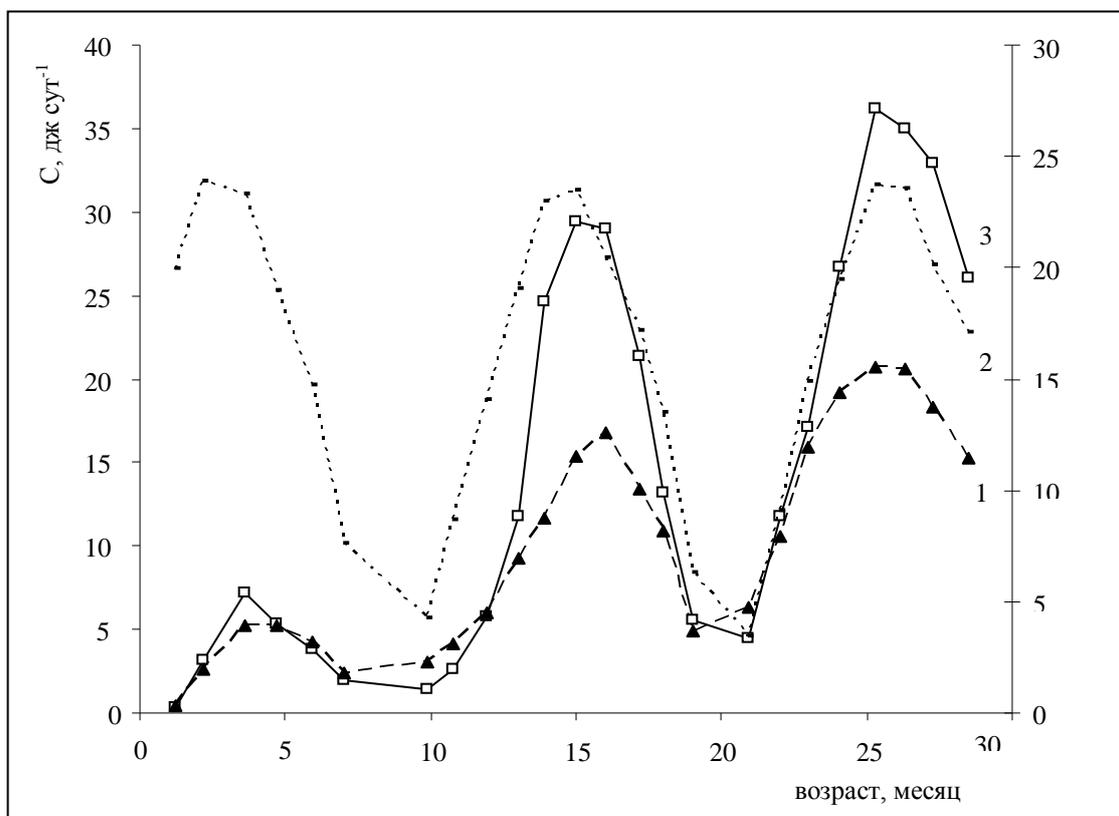


Рис. 6.4. Динамика значений суточных рационов (С) плоской устрицы в процессе выращивания, рассчитанная по величине по скорости фильтрации фитопланктона (1) и энергетического баланса (2), 3 – температура воды.

Кроме того, в рацион, рассчитанный по фильтрационной активности, не включается взвешенное (ВОВ) и растворенное органическое вещество (РОВ) детрита и различных планктонных организмов, которые используются в пищу

организмами-фильтраторами в естественной среде обитания [22, 48, 61; 122]. В то же время, балансовый подход основан на более точных количественных данных, при которых указанные факторы суммируются и отражаются на скорости роста, энергетическом обмене и усвояемости пищи. Кроме того, они основаны на достаточно точных материалах энергоемкости различных частей тела – соматической ткани, органического вещества раковины и калорийности кислорода и поэтому является более предпочтительными.

Следовательно, при расчете суточных, месячных или годовых рационов лучше использовать балансовый подход, хотя он и более трудоемок по сравнению с изучением интенсивности фильтрации.

Полученные выше данные касаются скоростей исследованных процессов и представляют собой одномоментные значения (по терминологии Г.Г. Винберга) [237] изменений элементов энергетического баланса плоской устрицы. Вместе с тем определенный интерес представляют и интегральные (кумулятивные) значения отдельных составляющих балансового уравнения в исследованные периоды онтогенеза (рис. 6.5).

Анализ показал, что в конце 1-го года жизни удельные траты (%) на энергетический обмен составляли 35,8 %. В то же время на прирост соматической (мягкой) ткани и органического вещества раковины – соответственно 20,7 и 12,5 %, а на генеративную продукцию – 1,4 (рис. 6.5, А). На 2-м году жизни траты на энергетический обмен возросли до 48,1 %, на генеративный обмен – до 2,7 %. В то же время траты энергии на рост соматической ткани и синтез органического вещества раковины заметно уменьшились, соответственно, до 12,1 и 7,7 % (рис. 6.5, Б).

Таким образом, в процессе индивидуального развития устрицы происходит перераспределение трат энергии на процессы жизнедеятельности – относительное их увеличение на метаболизм и генеративную продукцию, при одновременном снижении затрат на пластический обмен (рост соматической ткани и органического вещества раковины - периостракума).

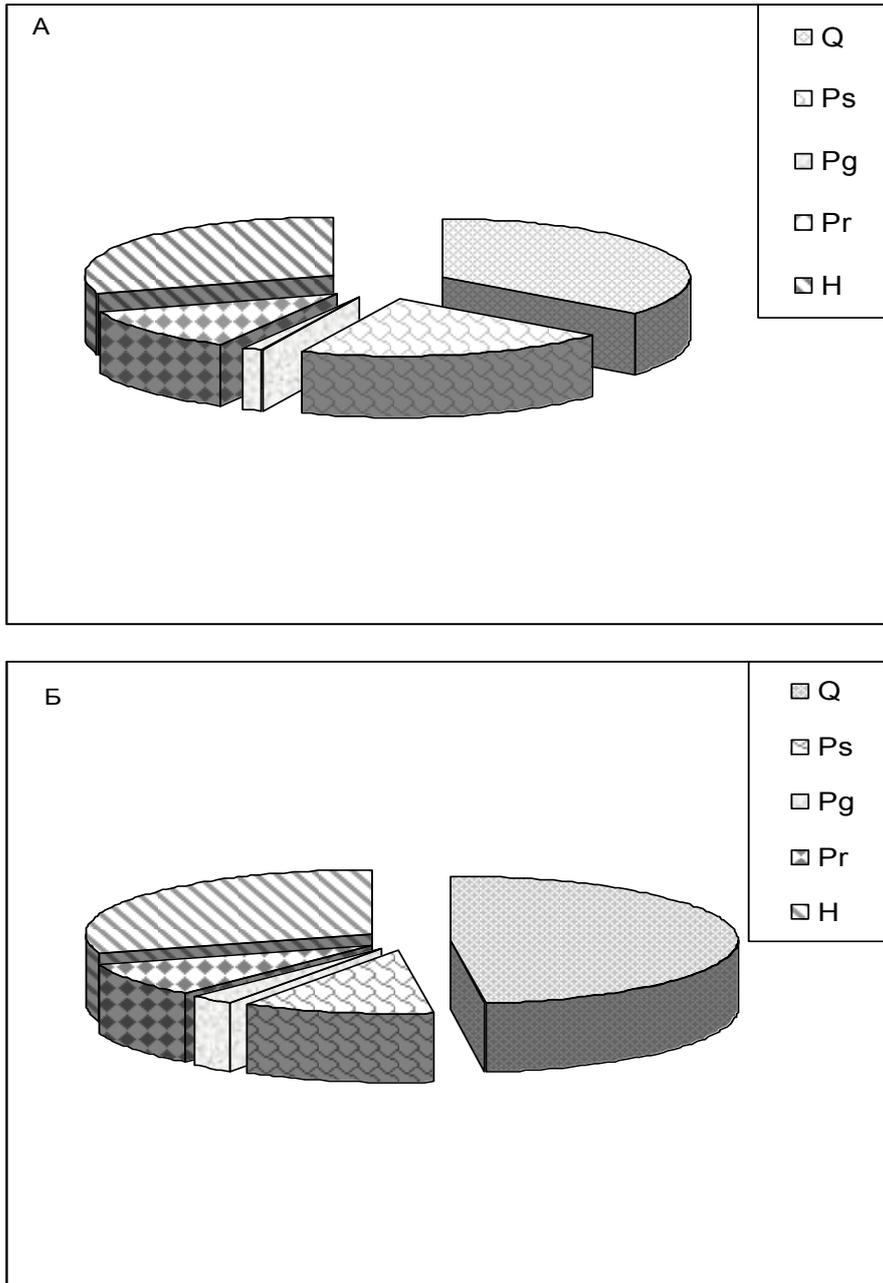


Рис. 6.5. Изменение кумулятивных трат (%) на энергетический обмен (Q), соматический (P_s) и генеративный (P_g) рост, продукцию органического вещества раковины (P_r) и неусвоенную пищу (H) у плоской устрицы в конце 1-го (А) и 2-го (Б) года жизни.

В целом аналогичный характер изменения энергетических трат ранее отмечен для популяции *Ostrea edulis* L., обитающей в эстуарии р. Болъе (юго-восточное побережье Англии), а также других видов моллюсков [129; 230 - 234].

6.2. Эффективность трансформации вещества и энергии в процессе выращивания устриц

Имеющиеся данные позволили охарактеризовать чистую эффективность роста в онтогенезе плоской устрицы (коэффициент K_2). Наибольшие значения K_2 наблюдались на ранних стадиях индивидуального развития, где его значение достигает величины 0,58 (рис. 6.6). С возрастом и увеличением массы тела чистая эффективность роста имела отчетливую тенденцию к снижению, особенно в поздний осенний и зимний периоды, когда рост устриц полностью останавливался.

В целом, с возрастом и увеличением массы тела моллюска наблюдался устойчивый отрицательный тренд K_2 , хотя на отдельных участках наблюдалось как его снижение, так и, возрастание тесно коррелирующее с температурой воды (рис. 6.6). Зависимость K_2 от массы тела можно выразить степенной функцией вида:

$$K_2 = 0,966 W^{-0,19}, r = 0,52 \quad (6.4)$$

В то же время связь K_2 с температурой воды ($T, ^\circ C$) характеризовалась противоположной тенденцией - с ее увеличением значения K_2 возрастали и связь между ними хорошо описывалась экспоненциальным уравнением:

$$K_2 = 0,027 \cdot e^{0,117T}, r = 0,86 \quad (6.5)$$

Поскольку K_2 зависит от каждой из указанных выше переменных, то чистую эффективность роста можно представить как функцию этих 2-х переменных. Следовательно, зависимость между K_2 и массой тела (дж.) и температурой воды можно передать уравнением множественной регрессии, которое в численной форме имело следующий вид (рис. 6.6):

$$K_2 = -0,029 - 8,3 \cdot 10^{-6} \cdot W + 0,198 T, n = 24, RQ = 0,766 \quad (6.6),$$

где RQ – объединенный коэффициент корреляции.

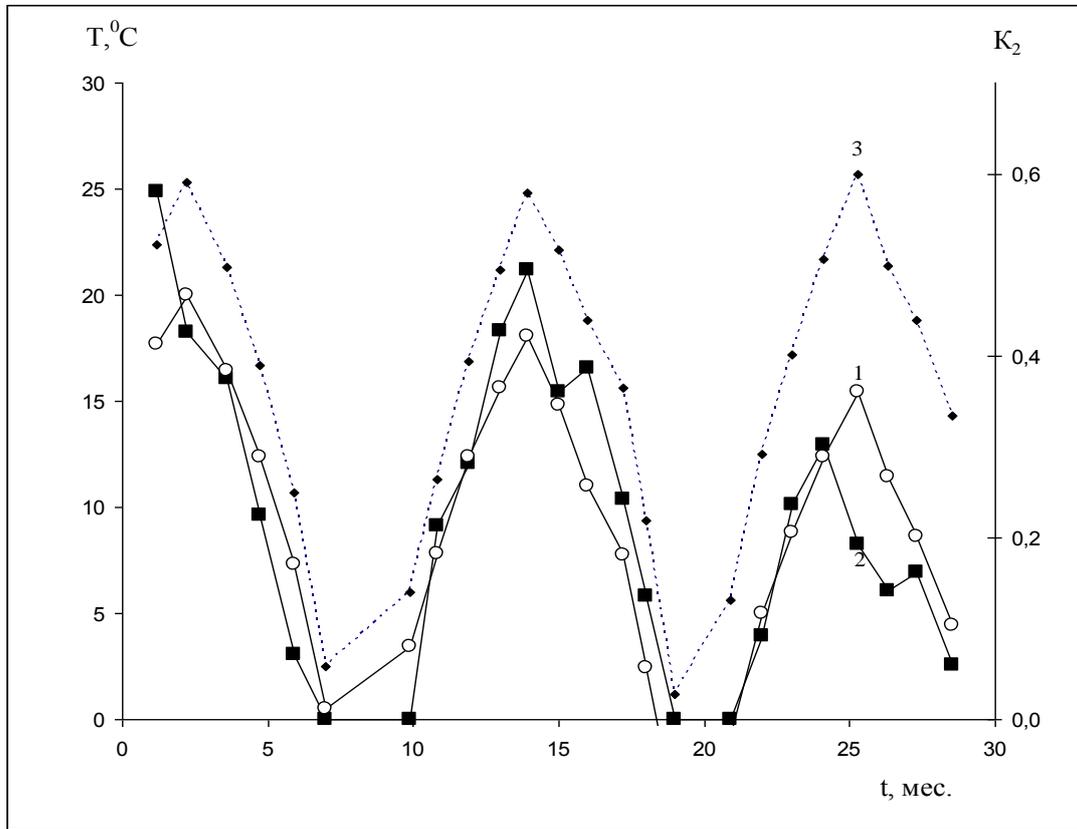


Рис. 6.6. Динамика чистой эффективности роста (K_2) плоской устрицы в онтогенезе: 1 - экспериментальные данные; 2 – теоретическая кривая, рассчитанная по уравнению (3); 3 – температура воды.

Как видно на рис. 6.6 теоретическая кривая изменений K_2 с достаточно высокой степени аппроксимации передает эмпирические данные, хотя на отдельных участках наблюдаются заметные отклонения от них расчетных значений. В частности, это наблюдается осенью в начале 2-го года жизни (у 16-месячных особей), когда температура воды от августа к сентябрю уменьшается. В это время происходило не снижение, а даже некоторая активизация K_2 моллюсков.

Различия между эмпирическими и расчетными значениями также

наблюдаются у устриц в конце 2-го года, когда повышение температуры воды между июнем-июлем приводит не к возрастанию, а снижению скорости соматического роста.

По-видимому, указанные отклонения связаны с биологическими особенностями данного вида, и обусловлены разными температурными оптимумами для процессов роста и размножения устриц, которые данная модель не учитывает. Это, в свою очередь, и приводит к отклонению теоретических значений от экспериментальных материалов.

Но учитывая достаточно высокий уровень аппроксимации, уравнение (6.6) в целом можно использовать для оценки значений чистой эффективности роста устриц, располагая при этом лишь сравнительно простыми показателями – изменениями массы тела и температуру воды. Кроме того, зная ростовые показатели и значения K_2 , можно рассчитать все остальные элементы энергетического бюджета данного вида устриц.

Полученное уравнение может иметь важное прикладное значение, поскольку, зная только массу тела и температуру воды, можно определить все остальные элементы энергетического бюджета. В частности, поскольку

$$P = q_w \cdot W, \text{ тогда как } R = P \cdot (1 - K_2) / K_2 \quad (6.7),$$

то нетрудно определить величину ассимилированной пищи: $A = P + R$. Величина рациона (C) гидробионтов определяется уравнением: $C = A U^{-1}$, где U – усвояемость, которую можно принять равной 0,7 [217], на основе имеющихся формул нетрудно определить энергию потребленной пищи:

$$C = 1,43 \cdot (P + R) \text{ или } C = 1,43 \cdot A \quad (6.8)$$

Полученные данные свидетельствуют, что все энергетические характеристики организма устрицы тесно связаны между собой и, зная какую-либо одну, нетрудно определить все остальные.

На основе полученных данных, были рассчитаны средние кумулятивные значения K_2 для устриц 1-го и 2-го года жизни, которые составляли соответственно 0,356 и 0,261. Имеющиеся данные также позволяют оценить максимальные значения K_2 плоской устрицы, представляющие интерес для теории биологической продуктивности морских двустворчатых моллюсков [237 - 243]. Если в формуле, определяющую величину K_2 , числитель и знаменатель разделить на среднюю массу (W), то уравнение принимает следующий вид:

$$K_2 = \frac{q_w}{q_w + Q^*}, \quad (6.9)$$

где q_w – удельная скорость роста, $Q^*(QW)$ – интенсивность энергетического обмена.

В уравнении (6.9) видно, что K_2 зависит от 2-х переменных - удельной скорости роста (q_w) и интенсивности метаболических процессов (Q^*). В то же время хорошо известно, что у моллюсков, как и других видов гидробионтов, значения Q^* являются функцией массы тела (W) [45; 237; 239].

Величина удельной скорости роста также зависит от растущей массы организма. В частности, анализ имеющихся данных показал, что связь между q_w и W описывается аллометрическим уравнением:

$$q_w = (0.019 \pm 0,00024) \cdot W^{-0,57 \pm 0,043}, \quad n = 24, \quad r = 0,93 \quad (6.10)$$

Ранее на это указывал Г.Г. Винберг [237], который, проведя детальный теоретический анализ уравнения (6.10), показал, что при некоторых общих условиях для затухающего роста гидробионтов (характерного и для данного вида устриц) значение K_2 стремится к максимальной величине.

Поскольку Q^* и q_w определяются массой тела, очевидно, что значения Q^* можно выразить через величину q_w . Следовательно, и изменения K_2 можно

описать в виде функции одной переменной - q_w , причем эта зависимость имеет гиперболический (асимптотический) характер.

Таким образом, зависимость между K_2 от q_w мы сочли возможным описать гиперболической функцией Михаэлиса-Ментен, имеющей вид:

$$K_2 = K_{2max} \cdot \frac{q_w}{\alpha + q_w}$$

где K_{2max} – теоретически предельное (максимальное) значение K_2 , α – константа полунасыщения, при которой K_2 равен $\frac{1}{2} K_{2max}$ (рис. 6.7). Значения α и q_w составляли $0,004 \pm 0,00065$ и $0,67 \pm 0,023$, соответственно. С учетом СДДП значение K_2 снизится до 0,63.

Эти величины достаточно близки к материалам других авторов. Например, в работе Уолна [81] отмечено, что у личинок плоской устрицы значение K_2 варьирует в пределах 0,68-0,80. Близкое к этой величине максимальное значение K_2 равное 0,73 приведено в статьях других иностранных авторов [239; 240]. В этой связи следует отметить работу Кэллоу [243], который рассматривая эффективность роста многих гомо- и пойкилотермных животных, показал, что на начальных стадиях онтогенеза при благоприятных условиях K_2 может составлять от 0,6 до 0,7. Значения K_2 выше 0,6 приводятся и в работах других авторов.

В ранее указанной работе Габотта и Холланда [239] значения чистой эффективности роста в период личиночного развития у других видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков составляет от 62 до 73%. В то же время имеются работы, в которых приведены более низкие значения этого коэффициента, например, 0,45 [241]. В этой связи необходимо отметить работу Г. Г Винберга [237], который отмечал, что к работам, в которых K_2 выше 75 % следует относиться с осторожностью, поскольку такое значение является крайним вариантом этой величины.

Даже у бактерий, выращиваемых на специальных средах, рост идет с эффективностью, близкой к 0,6.

Таким образом, рассматривая энергетический баланс плоской устрицы можно сделать следующие выводы.

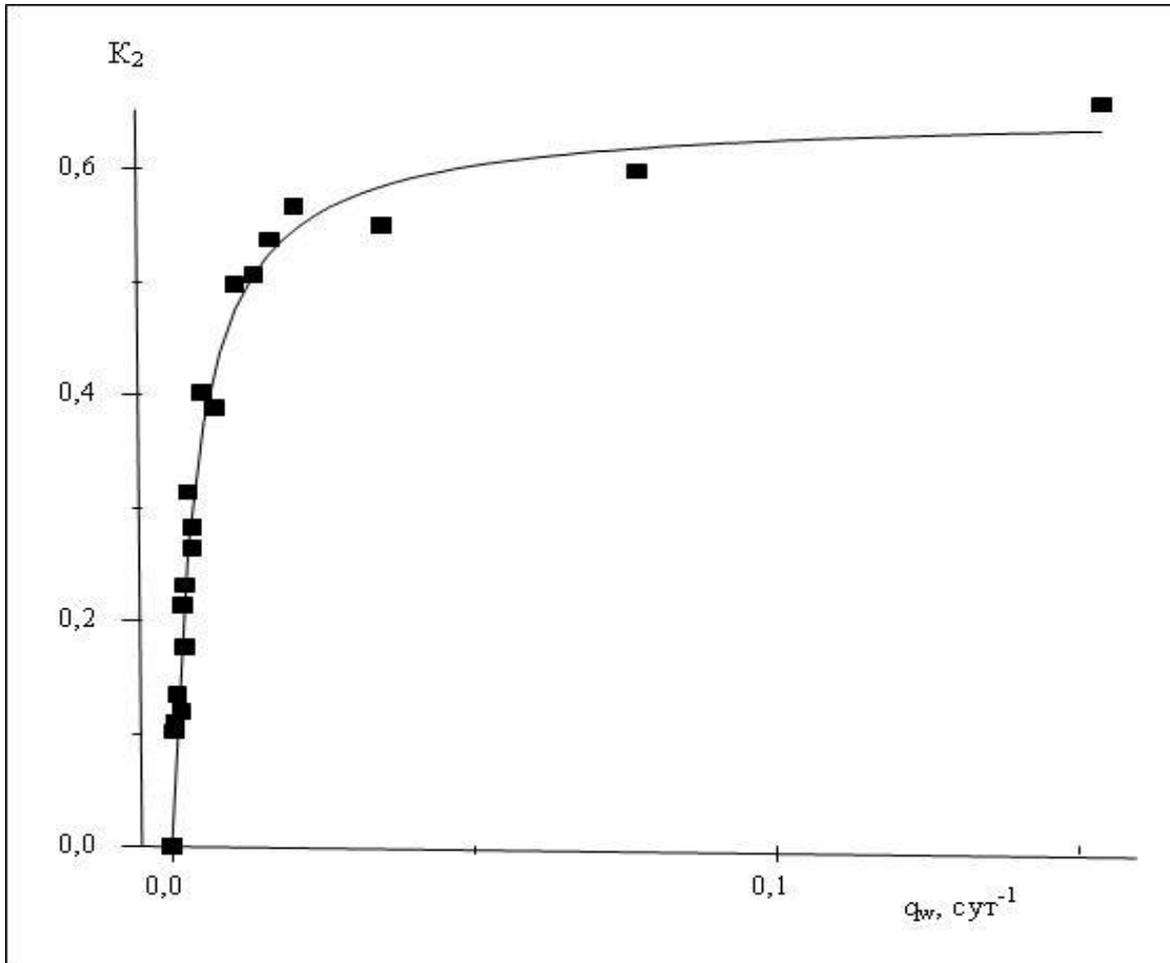


Рис. 6.7. Зависимость чистой эффективности роста (K_2) от удельной индивидуальной продукции (q_w) плоской устрицы.

В результате проведенных исследований определены энергетический бюджет и величины суточных рационов плоской устрицы в онтогенезе. В процессе роста плоской устрицы возрастают удельные кумулятивные траты энергии на метаболизм и генеративный рост, при одновременном снижении трат энергии на рост соматической ткани и синтез органического вещества раковины.

Дана количественная характеристика связи удельной скорости роста и удельных суточных рационов плоской устрицы в процессе роста. Максимальные

значения K_2 черноморской устрицы составляют 0,58, что сопоставимо со значениями этого коэффициента других видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков. В то же время обнаружено, что изменения чистой эффективности роста (K_2) плоской устрицы тесно коррелирует с температурой воды и массой тела и описываются уравнением множественной регрессии.

Материалы данного раздела опубликованы в следующих статьях:

Сытник Н.А. Энергетический бюджет и суточные рационы черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) : тезисы докладов : материалы VI Междунар. научно-практ. конф. молодых ученых, 21 - 24 сентября 2009 г., Понт Эвксинский / Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. – Севастополь : ИнБЮМ, 2009. – 120 с.

Сытник Н.А. Энергетический баланс и чистая эффективность роста устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник, А.П. Золотницкий // Морской экологический журнал. – 2010. - Т. 9, №1. – С. 63 – 70. (Личный вклад: сбор и обработка материала, участие в написании статьи).

Сытник Н.А. Энергетический бюджет и суточные рационы плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Научные записки Тернопольского национального университета. – 2010. – №. 3 (44). – С. 238 – 240.

Глава 7. АНАЛИЗ И ОБОБЩЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате проведенных исследований изучен гаметогенез и половой цикла у плоской устрицы. В ходе репродуктивного цикла выделено 6 стадий зрелости: 0 - индифферентного состояния (половой инертности), 1 - начало гаметогенеза; 2 - интенсивного гаметогенеза; 3 – преднерестового состояния; 4 – созревания и нереста; 5 - посленерестовой перестройки. Были проанализированы особенности прохождения полового цикла устриц в течение весенне-летнего и осенне-зимнего периоды развития гонад. Было обнаружено, что в весенне-летний период скорость развития гонад тесно коррелирует с температурой воды. На этом основании была рассчитана величина термальной константы развития или сумма градусо-дней (S), необходимая для развития оогоний до зрелых яиц, которую вычисляли по формуле [77; 197]:

$$S = \sum_{i=1}^n (t_i - t_0) ,$$

где $(t - t_0)$ - эффективная температура развития, t_0 – температура биологического нуля, ниже которой развитие гонад не происходит, n - число дней, необходимых для развития от оогоний до зрелых яиц, масса которого составляла $6,3 \cdot 10^{-4}$ мг. Расчеты, проведенные на основе собственных и литературных данных [77; 194; 200] показали, что величина S составляет 493-508 градусо-дней. Было обнаружено, что осенью при снижении температуры до 17-20 °С, в гонадах основной части популяции моллюсков начинается посленерестовая перестройка - атрезия не выметанных зрелых половых клеток и фагоцитоз некротической

клеточной массы (5-я стадия зрелости).

В октябре – начале ноября, при снижении температуры до 15 – 10 °С, наряду с процессами резорбции овариальных фолликулов, у устриц начинается новая волна гаметогенеза – в половых железах появляются ооциты генеративной фазы и половые клетки фазы начала и интенсивного трофоплазматического роста. Снижение температуры воды приводит к остановке гаметогенеза, и в декабре в половых железах начали развиваться процессы атрезии овариальных фолликулов. Сопоставление особенностей прохождения полового цикла плоской устрицы в Черном море показало, что его стадийность близка к фазам репродукции данного вида в других географических зонах, описанных другими авторами [137, 195, 196].

Таким образом, при создании определенных трофических и термических условий от производителей устриц можно получать потомство не только в весенне-летний, но и в осенне-зимний период.

Результаты исследований индивидуальная плодовитость показали, что у устриц возрастает с увеличением высоты и массы тела. Минимальное значение численности личинок, равное 0,13 млн. зарегистрировано у устрицы высотой 37 мм и общей (живой) массой 8,8 г, максимальное число личинок – 2,39 млн. у моллюска, размером 68 мм и массой 60,2 г.

Анализ экспериментальных данных показал, что связь плодовитости с высотой или массой моллюска аппроксимируется степенной функцией вида: $Y = a \cdot X^b$, где Y - плодовитость (млн. личинок·особь⁻¹), X - высота (мм) или масса (г) моллюска, a и b – коэффициенты. На основе полученных материалов по плодовитости, средней сырой массе яйца ($6,3 \cdot 10^{-4}$ мг) и его энергетическом эквивалента (5,1 дж мг⁻¹) была рассчитана зависимость между энергетическим содержанием яиц устриц и энергией заключенной в массе моллюска (W , дж экз.⁻¹), которая выражалась уравнением:

$$W_g = 0,172 \cdot W^{0,967 \pm 0,158}, n = 18, r = 0,80.$$

Для характеристики энергетического баланса особей большое значение имеет оценка скорости генеративной роста (продукции) (P_g , дж·сут.⁻¹) в разные периоды жизненного цикла устриц. Было обнаружено, что интегральные значения индивидуальной генеративной продукции устрицы в конце 1-го и 2-го цикла гаметогенеза составляли соответственно 1011 и 1842 дж, что обусловлено разновеликой средней массой моллюска на 1-м и 2-м годах жизни, различающихся почти в 2 раза.

Таким образом, за один и тот же временной отрезок цикла гаметогенеза индивидуальная генеративная продукция возросла почти в 2 раза. В численном виде зависимость P_g от сухой массы тела на 1-м и 2-м годах жизни выражались соответственно следующими уравнениями:

$$P_{g1} = 54,1 \cdot W_c - 4,0, r = 0,96$$

$$P_{g2} = 211,6 \cdot W_c - 80,7, r = 0,94.$$

Анализ соотношений скоростей генеративного роста и соматического роста ($v = P_g/P_s$) показал, что, если значение v в течение 1-го цикла гаметогенеза варьировало от 14,1 до 17,2 %, в среднем составляя 15,1 %, то в течение 2-го цикла доля энергетических трат на генеративный обмен возросла до 32,2-39,6 % (среднее значение 37,1 %). Таким образом, в процессе индивидуального развития траты энергии на репродукцию значительно опережают траты энергии на рост соматических тканей.

Исследованы экологические закономерности дыхания и фильтрационного питания устриц. Анализ скорости потребления кислорода моллюсками (R , мл O_2 ·экз.⁻¹·час.⁻¹) в зависимости от сухой массы тела (без раковины) (W , г) в Керченском проливе и лимане Донузлав разные сезоны года показало, что, как и других видов гидробионтов эти показатели хорошо аппроксимируется степенной функцией:

$$R = R_1 \cdot W^k,$$

где R_1 и k – коэффициенты [49].

Обнаружено, что интенсивность дыхания (R_1) устриц заметно изменяется в зависимости от температуры воды – с ее возрастанием скорость потребления кислорода возрастала. Значения коэффициенты R_1 в лимане Донузлав при возрастании температуры от 11 до 23 °С возрастала соответственно от 0,291 до 725 мл O_2 час.⁻¹ экз.⁻¹, в Керченском проливе при повышении температуры от 6 до 19 °С скорость потребления кислорода возрастала от 0,112 до 0,475 мл O_2 ·час.⁻¹ экз.⁻¹.

Поскольку коэффициенты R_1 и k в уравнениях заметно различались, было использовано преобразование [134], позволяющее привести нормировку полученных данных: $R_{st} = [W_{st}/W_e]^m R_e$, где R_{st} и W_{st} – стандартизированное значение рациона и массы тела, R_e и W_e – экспериментальное значение рациона при данной массе, m – коэффициент регрессии, связывающий скорость потребления пищи с массой тела при данной температуре воды.

Полученные данные позволили дать сравнительную характеристику температурного коэффициента Q_{10} . В Керченском проливе при возрастании температуры воды с 6 до 13 °С его величина составляла 3,10, тогда как в интервале 13 – 19 °С его значение было значительно ниже - 2,12. В лимане Донузлав при повышении температуры от 11 до 18 °С величина Q_{10} составляла 2,41, а при ее возрастании с 18 до 23 °С интенсивность дыхания устриц хотя и увеличилась, но значения Q_{10} были меньше 2-х - 1,97.

Для характеристики влияния солености на интенсивность дыхания в указанных акваториях при одних и тех же температурах, но разной солености у устриц в Керченском проливе связь R/W с температурой воды была аппроксимированы экспоненциальной функцией, которая имела следующий вид: $R/W = 0,028 \cdot e^{0,097 \cdot T}$. На основе этого уравнения были определены значения R/W соответственно при температурах 11 и 18°С, т.е. при которых проводились опыты

в лимане Донузлав.

Расчеты показали, что при одинаковой температуре, но разной солености (в среднем на 3 ‰) значения R/W в лимане Донузлав были на 25,9 и 19,1% (в среднем 22,5%) были выше, чем в Керченском проливе. По-видимому, при переходе в воду с пониженной солености у плоской устрицы должны были произойти значительные изменения, приводящие к снижению барьеров проницаемости этого вида гидробионтов в Черном море.

Изучение фильтрационной активности показало, что у устриц размерной группы 33—35 мм ($W = 2,5-3,6$ г) при низких значениях плотности альгофлоры ($0,2 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) СФ устриц была незначительна и составляла $0,46 \text{ л}\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{экз.}^{-1}$. С повышением концентрации пищи до $1,2 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ СФ увеличивается, но при дальнейшем возрастании концентрации приводит к устойчивому снижению фильтрационной активности моллюсков. Зависимость СФ от концентрации пищи для этой размерной группы моллюсков удовлетворительно описывается уравнением, имеющим вид:

$$F = 1,04 \cdot K_o^{-0,52 \pm 0,051}, r = 0,95,$$

где F – скорость фильтрации ($\text{л}\cdot\text{час.}^{-1}\cdot\text{экз.}^{-1}$), K_o – начальная концентрация альгофлоры ($\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$), r – коэффициент корреляции. Аналогичный характер изменений СФ в зависимости от концентрации пищи наблюдался и у более крупных устриц, размером 53-57 мм ($W = 15,8-17,2$ г), что свидетельствует о возможности регулирования скорости потребления пищи.

Изучение скорости фильтрации устриц в зависимости от массы тела в исследованных районах показало, что, как и у других видов двустворчатых моллюсков [48; 138], эти показатели тесно связаны между собой хорошо аппроксимируется степенной функцией: $F = F_1 \cdot W^n$, где F – скорость потребления кислорода, $\text{л}\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{экз.}^{-1}$; W – сухая масса тела (без раковины), г; F_1 и n – коэффициенты. Наиболее низкая интенсивность фильтрации моллюсков (коэффициент F_1) наблюдалась при $10 \text{ }^\circ\text{C}$, с повышением температуры воды

происходило устойчивое возрастание ее значений. Максимальной величины коэффициент пропорциональности (F_1) моллюсков достигал при 23 °С. Однако дальнейшее повышение температуры до 27 °С привело к снижению скорости фильтрации устриц.

Используя указанное выше преобразование, были получены материалы для сравнения интенсивности фильтрации F/W у животных одинаковой массы. Анализ показал, что в Керченском проливе при увеличении температуры воды с 7 до 13 °С значение Q_{10} составляло 2,66, а в интервале температур 13 – 20 °С - 2,07. В лимане Донузлав в интервале 10 – 16 °С величина Q_{10} составляла 2,57, тогда как при возрастании температуры с 16 до 23 °С значения Q_{10} уменьшилось до 1,75. Последующее увеличение температуры до 27 °С привело к значительному снижению Q_{10} до 0,40. Обращает на себя внимание, что при низких значениях температуры воды ее изменение на одну и ту же величину сильнее отражается на интенсивности фильтрации, чем при более высоких. По-видимому, это обусловлено не только температурой, но и различным физиологическим состоянием моллюсков, в частности, их репродуктивной активностью.

Проведенные исследования указывают также на то, что в условиях пониженной солености вод Керченского пролива (13,9 – 15,1 ‰) интенсивность фильтрации устриц была заметно ниже, чем в лимане Донузлав. Для сравнения F/W в акваториях с разной соленостью полученные данные были преобразованы. Для устриц лимана Донузлав зависимость интенсивности фильтрации от температуры воды была аппроксимирована экспоненциальной функцией, которая в численной форме имела следующий вид:

$$F/W = 0,236 e^{0,075T}, r = 0,98.$$

Анализ показал, что при одинаковой температуре, но разной солености воды, в среднем отличающейся на 3,5 ‰ значения F/W лимане Донузлав на 15,8 - 33,0 % были выше, чем в Керченском проливе.

На основе полученных данных были рассчитаны суточные рационы устриц

(С). Было обнаружено, что при возрастании плотности корма (К) происходит увеличение величины рациона (при $K = 6,1 \text{ мг л}^{-1}$), после чего она колебалась возле некоторой средней величины. Показано, что экспериментальные данные по скорости потребления пищи одинаково хорошо описывается экспоненциальным уравнением В.С. Ивлева, в модификации Г.Г. Винберга и С.А. Анисимова [237].

$$C = C_{max} \cdot [1 - e^{-\beta(k-k_0)}]$$

где расчетные значения параметров R_{max} , β и k_0 были соответственно равны 2,96, -0,196 и -0,50. Кроме того, для этой цели была использована гиперболическая функция Михаэлиса-Ментен [170; 213]:

$$C = C_{max} \cdot \frac{K}{\alpha + K}$$

Расчетные значения C_{max} и α были соответственно равны 3,80 и 3,91. При этом оба уравнения достаточно хорошо передают экспериментальные данные.

Большое значение для процесса культивирования этого вида, особенно при моделировании его выращивания, имеет оценка удельных суточных рационов моллюсков. Используя формулу Стратмена [166], было определено, что калорийность 1 мг используемого в опытах фитопланктона составляло $2,9 \text{ дж} \cdot \text{мг}^{-1}$. На основе данных по фильтрационной активности, а также материалов по энергоёмкости отдельных частей тела была рассчитана величина относительных суточных рационов. Анализ показал, что в процессе индивидуального развития происходит устойчивое снижение величины удельного суточного рациона.

Наибольшее значение зарегистрировано на ранних стадиях онтогенеза – 23,9 %. С возрастанием массы тела и снижением температуры воды, C/W осенью составляет величину 4,7 %, а к зиме его значение становится равным всего лишь 0,82 %.

Весной, с возрастанием массы тела и температуры воды, значение

относительного рациона возрастает, однако его максимальные значения не превышают 5,3%. В общем виде зависимость C/W от массы тела можно описать степенной функцией:

$$C/W(\%) = 20,67 \cdot W^{-0,86}, \quad r = 0,74.$$

Анализ имеющихся данных показал, что величина суточных рационов после 5-месячной экспозиции составляют 1,5-2,0 % от суммарной энергетической массы тела.

В настоящей работе проанализированы ростовые показатели устриц в процессе трехлетнего выращивания. Поскольку рост различных видов двустворчатых моллюсков связан с изменением трех размеров — высоты, длины, высоты (толщины) нами изучена связь между различными частями тела по степенному уравнению: $Y = a \cdot X^b$, где a — коэффициент пропорциональности при $X = 1$, b — коэффициент регрессии (тангенс угла наклона). Анализ сопряженных изменений длины и высоты раковин, взятых у разноразмерных устриц, показал, что связь между этими показателями хорошо описывается уравнением:

$$L = 1,738 H^{0,834}, \quad r = 0,95.$$

Из уравнения видно, что рост раковины в длину отставал от роста устриц в высоту, поскольку коэффициент регрессии в нем заметно меньше единицы — 0,834. Зависимость высоты (H) от выпуклости (толщины, D) раковины у устриц лимана Донузлав выражалась следующим уравнением:

$$D = 0,224 H^{1,086}, \quad r = 0,93.$$

Таким образом, рост раковины устриц в ширину был изометричен с высотой моллюсков. Показано, что масса левой створки почти на 20 % тяжелее

массы правой створки.

Зависимость массы и высоты устриц описывалась аллометрическим уравнением:

$$W = 6,9 \cdot 10^{-4} \cdot H^{2,62}, r = 0,98,$$

что свидетельствует об отчетливо выраженной отрицательной аллометрии. Анализ показал, что зависимость массы раковины от массы всего моллюска выражается степенной функцией: $W_r = 0,652 \cdot W^{1,022}$, $r = 0,98$. Удельный вес мягких тканей относительно массы целого моллюска по мере увеличения размеров устриц имеет отчетливую тенденцию к снижению:

$$W_m = 0,116 \cdot W^{0,926}, r = 0,97.$$

Полученные данные по относительному росту разных частей тела черноморской устрицы свидетельствуют, что в лимане Донузлав рост устриц в высоту происходит более интенсивно, а в ширину с меньшей скоростью, чем у моллюсков из заливов северо-западной части Черного моря. Скорость роста массы раковины у устриц лимана Донузлав несколько ниже, чем моллюсков из указанных заливов. Выявленные различия в относительном росте различных частей тела устриц в изученных районах могут быть обусловлены разными экологическими условиями этих акваторий.

Анализ изменений средней высоты устриц в течение 3-летнего периода выращивания показал, что ее линейный рост можно аппроксимировать уравнением Л. Берталанфи [169]:

$$H_t = H_{\infty} \cdot [1 - e^{-k \cdot (t - t_0)}],$$

где H_t – высота раковины моллюска во время t , H_{∞} – предельная (максимальная) высота устриц, k – удельная скорость роста, t_0 – возраст, при

котором высота моллюска равна нулю. Соответствующие параметры уравнения составляли 73,6, -0,049 и -0,052. Используя ранее полученные данные по связи высоты и массы тела устрицы можно определить коэффициенты кривой весового роста устрицы. Кроме того, кривая весового роста устрицы в зависимости от времени выращивания (t) аппроксимируется уравнением Гомпертца [169]:

$$W_t = W_0 \cdot e^{-\exp -r \cdot (t - a)},$$

где W_0 , r и a – коэффициенты, которые соответственно были равны 25,19, 0,212 и 14,30.

В то же время анализ данных показал и заметные различия в динамике скоростей линейного и весового роста устриц. Максимальные значения прироста длины ($P_{h \max}$) устриц наблюдались у сеголетков, а у двух- и трехлеток происходило устойчивое снижение этого показателя. Иная траектория наблюдалась для максимальных значений скоростей роста массы ($P_{w \max}$) моллюсков - у сеголетков $P_{w \max}$ была сравнительно невелика, у двухлеток она резко возрастала, а у трехлетних моллюсков она вновь снижалась.

Температура биологического нуля (остановка ростовых процессов) устрицы находится в диапазоне 11 – 12 °С, однако верхние значения температуры воды, для линейного и весового роста устриц несколько различались.

Наиболее благоприятной для линейного роста является температура близкая к 23-25 °С, тогда как оптимум активности весового роста проявляется при более низкой температуре, близкой к 21-23 °С. Показано, что асинхронность скоростей линейного и весового роста, имеющая место в летне-осенний период годового цикла, обусловлена как репродуктивной активностью моллюсков, так и разной чувствительностью соматической и генеративной тканей к температуре воды.

На основе данных по росту и изменению численности моллюсков в процессе выращивания были рассчитаны значения продукции и элиминации в популяции устриц процессе выращивания. Анализ имеющихся данных показал, что снижение численности устриц в процессе 3-летнего выращивания

удовлетворительно описывается экспоненциальной функцией:

$N_t = N_0 \cdot e^{-r \cdot t}$, где N_0 и N_t численность моллюсков соответственно в начале и во время t , r – удельная скорость снижения численности. Значение параметров уравнения N_0 и r были соответственно равны 528 экз.·м⁻² и 0,33 мес.⁻¹.

Полученные материалы позволили рассчитать соотношение продукции и элиминации в популяции устриц. На 1-м году жизни продукция моллюсков на коллекторах была сравнительно невысока и составляла 1261,7 г·м⁻², а доля ее элиминированной части составляла 24 %. На 2-м году жизни скорость продуцирования биомассы резко возросла до 5587 г·м⁻², причем абсолютная величина элиминированной биомассы также увеличилась до 1051,3 г·м⁻², но ее удельный вес в общей величине снизился до 18,8 %. На 3-м году выращивания популяции общая величина продукции по сравнению с предыдущим годом резко снизилась до 1441 г·м⁻².

По сравнению с предыдущим годом абсолютное значение элиминированной части также уменьшилось до 932 г·м⁻², но относительная ее доля в общей продукции резко возросла до 63,4 %. В то же время величина P/B -коэффициента в течение выращивания характеризовалась устойчивым отрицательным трендом – с 3,13 на 1-м до 0,24 – на 3-м году жизни. В то же время величина P/B -коэффициента в течение выращивания характеризовалась устойчивым отрицательным трендом – с 3,13 на 1-м до 0,24 – на 3-м году жизни. В общем виде зависимость P/B -коэффициента от времени выращивания (t , год) можно описать степенным уравнением вида :

$$P/B = 3,85 \cdot t^{-2,18}, r = 0,928.$$

Полученные данные позволили охарактеризовать величину энергетического баланса и эффективность трансформации энергии устрицы в онтогенезе. В результате имеющихся данных была проанализирована динамика отдельных составляющих энергетического бюджета устрицы в процессе трехлетнего выращивания, которая показала, что их изменения происходят в соответствии с

общими закономерностями, установленными для этого и других видов моллюсков [14; 125; 240]. Траты энергии на рост (P , дж·сут.⁻¹) сначала возрастали и, достигнув максимума на 2-м году жизни, начинали снижаться, т.е. кривая имеет куполовидный характер и описывается полиномом 2-й степени. Вместе с тем, ее значения были подвержены значительным флуктуациям в течение года, тесно коррелирующие с температурой воды.

В онтогенезе, с возрастом и увеличением массы тела, происходило возрастание трат на энергетический обмен и величины ассимилированной пищи, хотя на отдельных участках кривых наблюдались периоды заметного снижения и увеличения значений этих показателей, связанные с изменением температуры воды. На основе имеющихся данных была определена зависимость скорости потребления пищи (суточного рациона) в виде функции массы тела и температуры воды:

$$C = - 120,77 + 9,28 \cdot W + 10,36 \cdot T, RQ = 0,828.$$

С учетом специфического динамического действия пищи (СДДП) [231; 232] суточные расходы энергии исследуемого вида в среднем могут быть выше приведенных экспериментальных материалов не более чем на 10%.

Кроме того, нами изучены интегральные (кумулятивные) значения отдельных составляющих балансового уравнения в исследованные периоды онтогенеза. Анализ показал, что в конце 1-го года жизни удельные траты (%) на энергетический обмен (метаболизм) составляли 35,8 %, на прирост соматический (мягкой) ткани и органического вещества раковины – соответственно 20,7 и 12,5 %, а на генеративную продукцию – 1,4. В то же время на 2-м году жизни траты на обмен возросли до 48,1 %, на генеративный обмен они увеличились до 2,7 %. Траты на рост соматической ткани и синтез органического вещества раковины уменьшились, соответственно до 12,1 и 7,7 % .

Полученные данные позволили охарактеризовать эффективность трансформации вещества и энергии в процессе выращивания устриц. Показано,

что максимальное значение чистой эффективности роста (K_2) в процессе индивидуального развития было на ранних стадиях онтогенеза – 0,58, после чего наблюдался устойчивый отрицательный тренд. Обнаружено, что изменения K_2 устриц в определяющей степени зависят от 2-х параметров - массы тела и температуры воды. Таким образом, динамику чистой эффективности роста можно представить в виде функции указанных этих переменных: $K_2 = -0,029 - 8,3 \cdot 10^{-6} \cdot W + 0,198 \cdot T$, $n = 24$, $RQ = 0,766$, где RQ – объединенный коэффициент корреляции. Теоретическая кривая изменений K_2 с достаточно высокой степени аппроксимации передает эмпирические данные, хотя на отдельных участках наблюдаются заметные отклонения от расчетных значений, обусловленные изменениями скорости роста моллюсков в онтогенезе. Полученные данные также позволяют оценить максимальные значения K_2 плоской устрицы в онтогенезе [209, 242]. Анализ показал, что максимальные значения можно K_2 можно описать гиперболической функцией вида:

$$K_2 = K_{2\max} \cdot \frac{q_w}{\alpha + q_w}$$

Соответствующие значения K_2 и q_w составляли соответственно 0,67 и 0,004. С учетом СДДП устриц теоретически максимальное значение $K_{2\max}$ снизится до 0,63.

Таким образом, в ходе диссертационной работы были получены новые данные по функциональной экологии плоской устрицы в онтогенезе. Представлены новые данные по гаметогенезу, репродуктивному циклу, плодовитости и скорости генеративного роста плоской устрицы в Черном море. Впервые дана количественная характеристика влияния важнейших экологических факторов – температуры и солености воды на интенсивность дыхания плоской устрицы. Выявлены количественные закономерности фильтрационного питания устриц - влияние концентрации пищи, массы тела, температуры и солености на интенсивность фильтрации и величину рациона моллюсков. Охарактеризованы

особенности аллометрического роста и скоростей линейного и весового роста в онтогенезе, определена величина продукции и P/B -коэффициента в процессе 3-летнего выращивания. Впервые проанализированы количественные значения энергетического бюджета и получены новые данные по эффективности использования пищи на рост (K_2) плоской устрицы в Черном море.

Полученные в ходе исследований материалы вошли составной частью в подготовленную ЮгНИРО «Инструкцию по культивированию черноморской и тихоокеанской устриц в Черном море» (2007 г.). Материалы по росту, размножению, питанию и дыханию позволяют рассчитать величины суточных рационов, необходимые для оптимизации выращивания устриц в замкнутых рециркуляционных системах и при формировании маточных стад. Полученные данные позволяют прогнозировать возможный урожай и величину элиминации в популяции моллюсков в процессе выращивания. Результаты работы могут быть также использованы при преподавании учебных дисциплин «Специальная аквакультура», «Экологическая физиология и биохимия гидробионтов».

Естественно, что полученные данные далеко не исчерпывают всех научных проблем марикультуры устриц. Они ставят ряд новых задач, решение которых позволит более полно разработать вопросы расширенного воспроизводства данного вида. К наиболее интересным и важным в теоретическом и практическом отношении вопросам можно отнести такие, как выявление экологических закономерностей динамики численности личинок устриц и прогнозирование сроков их массового оседания на коллекторы. Большое значение для марикультуры плоской устрицы имеет исследование особенностей пространственной, временной и структурно-функциональной организации друз моллюсков.

Представляет большой интерес характер информационных (сенсорных или метаболических) связей, обеспечивающих управление популяционной структурой; генетический полиморфизм в популяциях и его роль в продукционных процессах; а также влияние культивирования устриц на

интенсивность и экстенсивность инвазии, бактериальную контаминацию и ряд других важных вопросов.

ВЫВОДЫ

На основе проведенных исследований представлена характеристика основных функций, обеспечивающих процессы жизнедеятельности плоской устрицы в онтогенезе под влиянием различных экологических факторов. Исследованы процессы размножения, дыхания, питания, роста и продукции и энергетического баланса плоской устрицы Черного моря при воздействии на них температуры, солености, концентрации пищи и сезонных изменений массы тела. Результаты приведенных исследований позволяют сформулировать следующие основные выводы:

1. В репродуктивном цикле самок черноморской устрицы выделено 6 стадий зрелости гонад. Термальная константа развития (S), необходимая для развития половых клеток устриц от оогоний до зрелого яйца составляет 493-508 градусо-дней. Полученные данные свидетельствуют о возможности получение зрелых половых клеток не только в весенний сезон естественного нереста, но и в осенне-зимний период.

2. Индивидуальная плодовитость плоской устрицы в Черном море варьирует в пределах от 0,13 до 2,39 млн. лич.·экз.⁻¹; ее связь с сухой массой тела выражается степенной функцией с коэффициентом регрессии близким к единице. Показано, что среднее значение гамето-соматического индекса составляет около 17 % от энергоемкости массы тела. С возрастом скорость роста соматической продукции снижается, тогда как скорость генеративного роста возрастает.

3. Скорость потребления кислорода моллюсками тесно связана с массой тела и описывается уравнением степенной функции. Значение Q_{10} наиболее значительно в интервале температуры воды 6-13 °С - 3,10, с её повышением

величина Q_{10} снижается, составляя 1,97 – 2,14. При уменьшении солености в среднем на 3 ‰ интенсивность дыхания устриц снижается на 22,5 %.

4. Наиболее высокая фильтрационную активность устриц наблюдается при концентрации альгофлоры 1,2-2,3 мг·л⁻¹, при ее последующем возрастании скорость фильтрации у моллюсков устойчиво снижается. Максимальное значение интенсивности фильтрации устриц обнаружено при 23-25 °С. Интенсивность фильтрации устриц зависит от солености воды – при ее снижении на 3,5 ‰ фильтрационная активность моллюсков в среднем уменьшается на 21,5 %.

5. Рост устриц в высоту происходит более интенсивно, а в высоту с меньшей скоростью, чем у моллюсков из заливов северо-западной части Черного моря. Выявлена асинхронность изменений скоростей линейного и весового роста устриц в отдельные периоды годового жизненного цикла, которая обусловлена репродуктивной активностью моллюсков и разной чувствительностью соматической и генеративной тканей к температуре воды.

6. Наибольшие значения продукции и элиминации в популяции устриц отмечены на 2-м году жизни, после чего величина продукции снижается, при одновременном возрастании биомассы элиминированных моллюсков. Средние значения P/B -коэффициента составляют 2,49, но в процессе 3-летнего выращивания характеризуются устойчивым снижением с 3,13 до 0,24.

7. В процессе онтогенеза у плоской устрицы происходит возрастание удельных кумулятивных затрат энергии на метаболизм и генеративный рост, при одновременном снижении затрат энергии на рост соматической ткани и синтез органического вещества раковины. Максимальное значение чистой эффективности роста (коэффициент K_2) составляет на ранних стадиях онтогенеза – 68 %, после чего происходит его устойчивое снижение.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины / Ю.П. Зайцев // Гидробиол. журнал. - 1992. - Т. 28, в. 4. - С. 3-18.
2. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Черного моря./ Зайцев Ю. П. - Одесса: Эвен, 2006. -224 с.
3. Александров Б.Г. Экологические последствия антропогенного преобразования прибрежной зоны Черного моря в XX веке / Б. Г. Александров // Исследование береговой зоны морей. — Киев: Карбон-Лтд, 2001. — С. 25—34.
4. Black Sea Biological Diversity Ukraine / Compiled by Yu. P. Zaitsev B.C. Alexandrov. - New York: Unit. Nat. Publ., 1998. - 351 p.
5. Зайцев Ю. П. Морские гидробиологические исследования национальной академии наук Украины в 90-е годы XX столетия. Шельф и приморские водоемы Черного моря / Ю.П. Зайцев // Гидробиол. журн. - 1998. - Т. 34, в. 6. - С. 3-21.
6. Александров Б. Г. Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем черного моря / Б.Г. Александров – К.: Наукова думка, 1990. - 343 с.
7. Black Sea trans boundary diagnostic analysis // GEF, Black Sea Environmental Programme. — New York: Unit. Nat. Publ. - 1997. — 142 p.
8. Black Sea Pollution Assessment / Eds. by L. D. Mee, G. Topping — New York: Unit. Nat. Publ. - 1998. - 380 p.
9. Ackefors H. Introduction to the General Principles of Aquaculture/ H. Ackefors, J. V. Huner, M. Konikoff. - Food production Press, 1994. – 173 p.

10. Gosling E. M. Bivalve mollusks: Biology, Ecology and Culture / E.M. Gosling – Fishing News Books, 2003. – 456 p.
11. Stickney R. R. Encyclopedia of Aquaculture. - New York: Wiley, 2000. – 1064 p.
12. Lucas J. S. Aquaculture: farming aquatic animals and plants / Lucas J. S., Clegg J., P. C. Southgate // Fishing News Books, - 2003. – 512 p.
13. Stickney R. R. Aquaculture: an introductory. - New York: Wiley, 2009 – 336 p.
14. Newell K. C. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review/ K. C. Newell // J. Shellfish Res., 2004. - Vol. 23, N. 1. – P. 51-61.
15. Voultziadou E. Bivalve mollusc exploitation in Mediterranean coastal communities: an historical approach / E. Voultziadou, D. Koutsoubas, M Achparakm.// J. Biol. Res. Thessaloniki – 2009 – v. 12: - P. 1-11.
16. Милашевич К. О. Моллюски русских морей. Т. 1. Моллюски Черного и Азовского морей / К. О. Милашевич // Фауна России и сопредельных стран. - Петроград, 1916. – 312 с.
17. Никитин В.Н. Устрицы Черного моря и их промысловое значение / В.Н. Никитин // Рыбн. хоз-во. – 1940. - № 10. - С. 15-16.
18. Бекман М. Ю. Фауна моллюсков Черного моря около Карадага / М. Ю. Бекман // Тр. Карад. биол. станц. - 1940. - Вып. 5. - С. 5-22.
19. Невеская Л.А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология / Л.А. Невеская // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. – 1965. - Т. 105. – С. 116-121.
20. Fishery and Aquaculture Statistics // FAO of the United Nations. Rome, 2010. – 74 p.
21. Самсония К. П. Влияние кислородного режима и мутности среды на выживание устриц/ К. П. Самсония // Тр. Тбил. Госуниверситета. – Тбилиси: 1956. - Т. 31. - С. 34-39.

22. Кракатица Т. Ф. Биология черноморской устрицы *Ostrea edulis* в связи с вопросами ее воспроизводства / Т.Ф. Каракатица // Биол. осн. морс. аквакультуры. - 1976. - В. 2 – 79 с.

23. Куликова Н.И. Основные итоги исследований ЮгНИРО в области марикультуры / Н. И. Куликова, А. П. Золотницкий, А. А.Солодовников // Тр. ЮгНИРО. - 1997. - Т. 43. - С. 68-86.

24. Биологические основы марикультуры/ [Ред. Л. А. Душкина]. - М.: ВНИРО, 1998. – 317 с.

25. Кракатица Т.Ф. Временная инструкция по биотехнике культивирования устриц в полуциклических хозяйствах северо-западной части Черного моря / Т.Ф. Каракатица - М: ВНИРО.– 1979. - 18 с.

26. Кракатица Т.Ф. Устрицы (*Ostrea edulis*) / Т.Ф. Каракатица // Сырьевые ресурсы Черного моря / Т.Ф. Кракатица - М.: Пищ. пром-сть. - 1979. - С. 261-275.

27. Домаскин В.В. Биологические основы и биотехника культивирования устриц в Джарылгачском заливе / Домаскин В.В // Матер. Всес. совещ. по морской аквакультуре. – Керчь, 1976. - С. 43-45.

28. Кракатица Т.Ф. Сокращение ареала и уменьшение численности устриц в Егорлыцком заливе / Т.Ф. Каракатица // Моллюски. Основные результаты их изучения. - Л.: Наука, 1979. - С. 112-114.

29. Губанов В. В. Болезни культивируемых моллюсков / В. В. Губанов // М.: Обзор информ. ЦНИИТЭИРХ. Сер. Марикультура, 1987. - в. 1. - 41 с.

30. Губанов В.В. Влияние раковинной болезни на состояние естественных популяций устриц *Ostrea edulis* и их культивирование в Черном море: автореф. дисс... на соискание учен. степ. канд. биол. наук.: спец. 03.00.17. «Гидробиология» / В.В. Губанов – Севастополь, 1990. - 21 с.

31. Мачкевский В. К. Эпизоотическая ситуация в прибрежной зоне Севастополя в связи с задачами культивирования мидии и устриц / В. К. Мачкевский // Экология моря. -2001. - т 56. - Р. 51-55

32. Пиркова А.В. Пораженность черноморских устриц раковинной болезнью: меры профилактики и селекция на устойчивость к заболеванию / А.В.

Пиркова // Вісник Житом. держ. універс. ім. Івана Франка– 2002. – т. 10. - Р. 72-74.

33. Монин В. Л. О температурной стимуляции нереста черноморской устрицы *Ostrea edulis* L./ В.Л. Монин // Эколого-физиологические основы аквакультуры на Черном море. - М.: ВНИРО. - 1981.— Т. 122. - С. 106-112.

34. Монин В.Л. Биологические основы разведения черноморской устрицы *Ostrea edulis* L.: автореф. дисс. автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук: спец. 03.00.17 «Гидробиология» / В.Л. Монин.— Севастополь, 1990. – 24 с.

35. Хребтова Т.В. Питание и пищевые потребности личинок промысловых моллюсков Черного моря в условиях культивирования: автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук: спец. 03.00.17 «Гидробиология» / Т. В. Хребтова. – М: ВНИРО, 1986. - 24 с.

36. Спекторова Л.В. Выращивание молодежи черноморских устриц “заводским” методом / Л.В. Спекторова, А.В. Фролов, С.Л. Паньков, С.А. Панькова // Рыбн. хоз-во. - 1991. - № 12. – С. 37-39.

37. Супрунович А.В. Культивируемые беспозвоночные / А.В. Супрунович, Ю.Н. Макаров. - К.: Наукова думка, 1990. – С. 264.

38. Ладыгина Л.В Микроводоросли как кормовые объекты личинок мидий и устриц.: автореф. дисс. автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук: спец. 03.00.17 «Гидробиология» / Л. В. Ладыгина // – Севастополь, 2007. – 24 с.

39. Пиркова А. В. Воспроизводство черноморской устрицы *Ostrea edulis* L. как исчезающего вида / А.В. Пиркова, Л.В. Ладыгина, В.И. Холодов // Рыбн. хоз. Украины. - 2002. - №. 3-4. - С. 8-12.

40. Холодов В.И. Выращивание мидий и устриц в Черном море. Практическое руководство / В. И. Холодов, А. В. Пиркова, Л. В. Ладыгина // – Институт биологии южных морей НАНУ (ред. акад. В.Н. Еремеев). – Севастополь, 2010. – 422 с.

41. Бардач Дж. Аквакультура / Дж. Бардач, У. Макларни, Дж. Ритер // М.: "Пищевая промышленность», 1978. - 291 с.
42. Милн П.Х. Морские хозяйства в прибрежных водах / П.Х. Милн. – М.: Пищевая промышленность. 1978. –197 с.
43. Морская аквакультура / [П. А. Моисеев, А. Ф. Карпевич, О. Д. Романычева, Е. И. Блинова, Н. Е. Сальников]. - М.: Агропромиздат, 1985. - 253 с.
44. Хайлов К. М. Возможны ли экологические принципы аквакультуры. // В сб.: Биологические основы аквакультуры в морях Европейской части СССР. – М.: Наука. 1985. – С. 40-54.
45. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных / Г.Г. Винберг // Усп. совр. биол. - 1966. - № 6. - С. 274-293.
46. Винберг Г. Г. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды / Г.Г. Винберг // Методы определения продукции водных животных. – Минск, 1968. - С. 45-78.
47. Винберг Г. Г., Анисимов С.И. Математическая модель водной экосистемы / Г. Г. Винберг, С.И. Анисимов //Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. – М.: Наука, 1966. – С. 213-233.
48. Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов / А. Ф. Карпевич - М.: Пищевая промышленность, 1975. – 405 с.
49. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков./ А.Ф. Алимов - Л.: Наука, 1981. – 248 с.
50. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию / А. Ф. Алимов - Л.: Наука, 1989. - 178 с.
51. Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб / Г. Е. Шульман - М.: Пищевая промышленность, 1972. - 368 с.
52. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: приспособление и среда / К. Шмидт-Ниельсен. - М.: Мир, 1982. – 800 с.
53. Эффективность роста гидробионтов / [Ред. Г.Г. Винберг].– Гомель: 1986. - С. 20 - 62.

54. Шилов И. А. Физиологическая экология животных / И. А. Шилов. – М.: Высшая школа, 1985. - 328 с.
55. Душкина Л. А. Марикультура как самостоятельное направление и одно из звеньев аквакультуры / Л.А. Душкина // Биологические основы марикультуры. - М.: ВНИРО, 1998. - С. 7-56.
56. Монин В. Л. Гаметогенез черноморских устриц / В.Л. Монин, О.Ю. Кудинский // Рыбн. хоз-во. - 1984. - № 12. – С. 30-31
57. Монин В. Л. Половая структура и величина индивидуальной плодовитости черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) и устрицы (*Ostrea edulis* L.) / В.Л. Монин, А.П. Золотницкий // IV Всесоюзн. конф. по пром. беспозв. - Севастополь, апрель 1986 г. Ч. 2 : тезисы докл. - М., 1986. – С. 261-262.
58. Орленко А.Н. Соотношение полов, гаметогенез и репродуктивный цикл устрицы (*Ostrea edulis* L.) / А.Н. Орленко, А.П. Золотницкий // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных: тезисы докл. III Всес. конф. – Владивосток, 1988. – С. 110-109.
59. Золотницкий А.П. Исследование фильтрационного питания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / А.П. Золотницкий, Л.С. Крук // Тез. докл. III съезда океанол. - Л.: Наука, 1987. - Ч. II. - С. 23-30.
60. Золотницкий А.П. Интенсивность дыхания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / А.П. Золотницкий, В.В. Тимофеев // В сб.: Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. - Л.: Наука. – 1987. - С. 273-274.
61. Переладов М.В. Современное состояние популяции черноморской устрицы / М. В. Переладов // Тр. ВНИРО. - 2005. - т. 144. - С. 254-274.
62. Yunge C. M. Oysters / C. M. Yunge // Collins Cleartype Press, London, 1960. –209 p.
63. Korringa P. Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. / P. Korringa // Arch. Neerl. Zool. 10. – 1941. - P.1-249.

64. Korringa P. Relations between the moon and periodicity in breeding throughout the geographical ranges of *Ostrea edulis*. / P. Korringa // Ann. Bio. - 1947. - Vol. 33. - P. 1-17.
65. Korringa P. Farming the flat oysters of the genus *Ostrea*/ P. Korringa // Amsterdam etc. Elsevier, 1976 — P. 3—321.
66. Cole H. A. Primary sex-phases in *Ostrea edulis* / H. A. Cole // Quart. J. Microsc. Sci. – 1942. - Vol. 83. - P. 317-356
67. Coe W. E. Sexual differentiation in Mollusks. 1 – Pelecypoda / W. E. Coe // Quart. Rev. Biol. - 1943. - Vol. 18 (2). - P 154-164.
68. Andrews J. D. Pelecypoda: Ostreidae. Reproduction of Marine Invertebrates / [J. D. Andrews, A. C. Giese, J. S. Pearse, eds.] // Academic Press. - 1979. – Vol. 5. – P. 293-341.
69. Moor B. Organogenesis. / [B. Moor, N H. Verdonk, J A. Biggelaar van den, A S. Tompa (Eds)]//. Academic Press, New York. - 1983. – Vol. 3, 123-177.
70. Raven C. P. Development. In: Physiology of Mollusca / K. M. Wilbur, C. M. Yonge, (Eds.) // Academic Press, N.-Y.-London, 1964. – Vol. 1, Ch. 5. – P. 65 – 195.
71. Loosanoff, V. L. Gametogenesis and spawning of the European oyster, *Ostrea edulis*, in waters of Maine / V. L. Loosanoff // Biol. Bull. - 1962. - Vol. 122. - P. 86-94.
72. Loosanoff V. L. Rearing of bivalve mollusks / V. L. Loosanoff, H. C. Davis // Mar. Biol. – 1963. - Vol. 1. - P. 1-136.
73. Perusko, G. H. A study of the gonads of *Ostrea edulis* L. in relation to its spawning cycle in the North Adriatic / G. H. Perusko // Thalassia Jugosl. - 1967. - V.3. - P. 5-10.
74. Kamphausen, L. M. The reproductive processes of a wild population of the European at oyster *Ostrea edulis* in the Solent, UK. / L. M. Kamphausen// A thesis submitted in partial fulfillment for the degree of Doctor of Philosophy. - Faculty of Natural and Environmental Sciences School of Ocean and Earth Science. - 2012. – - 139 p.

75. Lucas A. Sex differentiation and juvenile sexuality in bivalves mollusks. // *Pabbl. Staz. Zool. Napoli*. 39 Suppl. – 1975. - P. 532-541.
76. Мотавкин П.А. Гистофизиология нервной системы и регуляция размножения у двустворчатых моллюсков / П.А. Мотавкин, А.А. Вараскин – М.: Наука. 1983. – 208 с.
77. Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих / В. Л. Касьянов. – Л: Наука, 1989. - 161 с.
78. Mann R. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures / R. Mann // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* - 1979. - Vol. 59: - P. 95—110.
79. Mietti N. Studi sull'attivita riproduttiva di *Ostrea edulis* L. in medio Adriatico e prove di reperimento di seme selvatico / N. Mietti, G. Prioli, F. Fiori, N. Tontini // *Biol. Mar. Mediterr.* - 2002. - Vol. 9, № 1. - p. 145-153.
80. Cole H. A. The fecundity of *Ostrea edulis* / H. A. Cole // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* – 1941. - v. 25 - p. 243-260.
81. Walne P. R. Culture of Bivalve Molluscs. Fifty Years Experience at Conway / P. R. Walne. - Fishing News (Books), Surrey, England, 1974. –173 p.
82. Пиркова А. В. Сравнительная характеристика личинок двух видов черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L., 1758 и *O. lamellosa* Brocchi, 1814; сем. Ostreidae), выращенных в питомнике / А. В. Пиркова, Л. В. Ладыгина // *Экология моря*. - 2001. - в. 55. - С. 40-44.
83. Waller T. R. Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster *Ostrea edulis* Linne. / T. R. Waller // *Smithsonian Contrib. Zool.* - 1981. – Vol. 328. – 70 p.
84. Монин В.Л. Личиночное развитие некоторых двустворчатых моллюсков Черного моря / В.Л. Монин, О.Б. Моница, Т.В. Хребтова // *Моллюски, результаты и перспективы их исследований : тезисы докл. VIII Всес. совещ. по моллюскам*. - Л.: Наука. – 1987. – С. 353-355.

85. Захваткина К.А. Личинки двустворчатых моллюсков Севастопольского района Черного моря / К. А. Захваткина // Тр. Севастопольской биол. станции АН УССР. – 1959. - Т. 11. – С. 108-152.
86. Orton J. H. Observations and experiments on sex-change in the European oyster (*Ostrea edulis*). Part 5. A simultaneous study of spawning in 1927 in two distinct geographic localities. //Mem. Mus. Hist. Natl. Belg. - 1936. - V.3. - P. 997-1056.
87. Orton, J. H. Observation and experiments on sex-change in the European oyster (*Ostrea edulis*). Part 1. The change from female to male. / J. H.Orton //J. Mar. Biol. Assoc. U.K. - 1927. - V. 14. - P. 967—1045.
88. Orton, J. H. Observations and experiments on sex-change in the European oyster (*Ostrea edulis*). Part 2. On the gonad of egg-spawning individuals. / J. H. Orton, C. J. Amirthalingham // Mar. Biol. Assoc. U.K. - 1931. - V.17. - P.315-324.
89. Orton, J. H. Observation and experiments on sex-change in the European oyster (*Ostrea edulis*). Part 3. On the fate of the un spawned ova. Part 4. On the change from male to female / Orton, J. H. // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. - 1933. - V.19. - P. 1—55.
90. Cole H. A. The fate of the larval organs in the metamorphosis of *Ostrea edulis*. / H. A. Cole // J. Mar. Biol. Assoc. U K. – 1938. - vol. 22, No.2. - p. 469-484.
91. Rees C. B. The identification and classification of lamellibranches larvae / C. B. Rees // Hull Bull. Mar. Ecol. - 1950. - vol. 3, No. 19. - P. 73-104.
92. Acarli, S. Larvae Development Stages of the European Flat Oyster (*Ostrea edulis*) / S. Acarli, A. Lök // Isr. J. Aquaculture. – 2009. - 61(2). – P.114-120.
93. Uyan, O. A Study on the Possibilities of Obtaining Larva From Native Flat Oysters (*Ostrea edulis* L.) Living in the Black Sea and Larval Metamorphosis Stage / O. Uyan, O. Aral // Turk. J. Zool. - 2000 – Vol. 24 – P. 343-350
94. Lök, A. Preliminary study of settlement of flat oyster spat (*Ostrea edulis* L.) on oyster and mussel shell collectors/ A. Lok, S. Acarli // Isr. J. Aquac. – 2006. - Vol. 58, No. 2, - P. 105-115.

95. Yolokolu, S. A preliminary study on gonadal development and sex ratio of oysters (*Ostrea edulis* Linnaeus, 1758). / S. Yolokolu, A. Lok // J. Fish. Aquat. Sci. - 2000. – Vol. 17 (1-2). – P. 137-148.
96. Child, A. R. Comparative low temperature tolerance of small juvenile European, *Ostrea edulis* L. and Pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg / A. R. Child, I. Laing // Aquaculture Research. – 2008. – Vol. 29, № 2. - P. 103 – 113.
97. Roedstroem P. R. M. Survival and feeding activity of oyster spat (*Ostrea edulis* L.) as a function of temperature and salinity with implications for culture policies on the Swedish west coast / P. R. M. Roedstroem, P. R Jonsson // J. Shellfish. Res. - 2000. - Vol. 19, № 2. - P. 799-808.
98. Robert R. Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the European flat oyster *Ostrea edulis* / R. Robert, E. His, A. Dinet // Mar. Biol. – 1988. - Vol. 97, № 1. - P. 5-100.
99. Davis H. C. Survival and growth of larvae of the European oyster, *Ostrea edulis*, at lowered salinities/ H. C. Davis, A.D. Ansell // Biol. Bull. – 1962. – Vol. 122. - P. 33-39.
100. Loosanoff V. L. Rearing of bivalve molluscs. Advances in Marine Biology/ V. L. Loosanoff, H. C. Davis [In: Russell, F. S. (Eds.)] // Academic Press, London. - 1963. - Vol. 1. - P. 1-136.
101. Tritar S. Effects of bacterial films on the settlement of the oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758) and the scallop *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) / S. Tritar, D. Prieur, R. Weiner // J. Shellfish Res. - 1992. – Vol. 11, № 2. – P. 325– 330.
102. Кракатица Т.Ф. Опыт искусственного выращивания устриц в Егорлыцком заливе Черного моря / Т.Ф. Каракатица // Гидробиол. журн., 1968. - т. 4. - С. 34-38.
103. Кракатица Т.Ф. Рост черноморских устриц *Ostrea taurica* Кгун. в садках опытного устричного хозяйства / Т.Ф. Каракатица // Тр. АзЧерНИРО, 1968. - вып. 27. - С. 112-120.

104. Золотницкий А.П. Рост спата черноморской устрицы, полученного в искусственных условиях / А.П. Золотницкий, В.Л. Монин // Рыбное хоз-во. – 1988. - № 9. - С. 51-53.
105. Cole H. A. The problem of stunted growth in oysters / H. A. Cole, G. D. Waugh // J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. – 1959. - Vol. 24. - P. 355-365.
106. Askew C.G. The growth of oysters, *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas* in Emsworth harbors / C.G. Askew // Aquaculture – 1972. - Vol. 11. - P. 237-259.
107. Sunderlin, J.B. Growth of European oyster, *Ostrea edulis* Linne, in the stocroix artificial upwelling mariculture system and in natural waters / J.B. Sunderlin, W. J. Tobias, O. A. Roels // Proc. Nat. Shellfish. Ass. - 1976. - Vol. 65. – P. 43-48.
108. Laing I. Relative growth and growth efficiency of *Ostrea edulis* L. spat fed various algal diets / I. Laing, P. F. Millican // Aquaculture. - 1986. –V. 54. – P. 245-262.
109. Spenser B. E. The growth and survival of experimental batches of hatchery rearing spat of *Ostrea edulis* and *C. gigas* Thunberg / B. E. Spenser, C. J. Gough // Aquaculture. – 1978. – V.13, № 4. - P. 293-312.
110. Grant J. Resuspension and growth of *Ostrea edulis*: a field experiment / J. Grant, C. T. Enright, A. O. Griswold // Mar. Biol. - 1990. – Vol. 104. - P. 51-59.
111. Lubrano L. S. Growth tests of *Ostrea edulis* near offshore cage aquaculture / L. S. Lubrano, A. Fabbrocini, S. Rispoli, G. Sansone // Biol. Mar. Mediterr. - 1999. - Vol. 6, № 1. - P. 325-327.
112. Carnegie R. B. Growth and mortality of *Ostrea edulis* at two sites on the Damariscotta river estuary, Maine, USA / R. B. Carnegie, B.J. Barber // World Aquacult. Soc. - 2001. - Vol. 32, № 2. - P. 221-227.
113. Silva P.M. Growth and mortality of different *Ostrea edulis* stocks cultured in the Ria de Arousa (Galicia, NW Spain) / P.M. Silva, A. Villalba, J. Fuentes // J. Shellfish Res. - 2003. - Vol. 22, №. 1. - p. 326-332.
114. Самсония К. П. Питание черноморских устриц/ К. П. Самсония // Тр. Тбил. Гос. Университета. – Тбилиси, 1948. - Т. 31. - С. 17-24.

115. Yunge C. M. Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*/C. M. Yunge //J. Mar. Biol. Assoc. U K. -1926 - Vol. 14. No. 2. - P. 295-386.

116. Jorgensen C. B. Biology of suspension feeding / C. B. Jorgensen. – Oxford etc: Pergamum Press, 1966. – 357 p.

117. Hopkins A. E. Experiments on the feeding behaviors of the oyster *Ostrea gigas* /A. E Hopkins.// J. Exp. Zool. – 1933 - Vol. 64. № 3. - P. 469-494.

118. Shumway S. E. Particle selection, inception and absorption filter-feeding bivalves / S.E. Shumway, T. L. Cucci, K. C. Newell, C. M. Yentsch // J. Exp. Mar. Biol. - 1985. – Vol. 91, № 5. – P. 77-92.

119. Brown M. R. Nutritional value of microalgae for aquaculture / [Cruz-Suarez, L. E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Gaxiola-Cortes, M. G., Simoes, N. (Eds.)]. Avances en Nutricion Acuicola VI. / M. R. Brown // Memorias del VI Simposium Internacional de Nutricion Acuicola. 3 al 6 de Septiembre del 2002. - Cancun, Quintana Roo, Mexico. - 2002. – P. 281-292..

120. Gonzalez R. A. Ingestion rate, assimilation and absorption efficiency of four microalgae species in *Ostrea edulis* (L.) broodstock / R. A. Gonzalez, L. David, I. Queau, L. Lebrun, R. Robert // Marine molluscs in a changing environment - 2nd Mar. Moll. Physiol. Conf. Brest, France, September 1-4. - 2008. - 114 p.

121. Samain F. Nutrition et reproduction des bivalves / F. Samain, C. Saout, P. Soudant, J. R. Le Coz, C. Segueineau, C. Quere, J.P. Connan, M. Mazuret, P. Miner, M. L. Muzellec, Y. Marty, J. Moal, Y. M. Paulet, R. Robert // La reproduction naturedly et controlee des bivalves captives en France: rapport de Groupe de Travail Ifremer/Nantes. France, 14 et 15 Novembre 1995. - 1997. - P. 137-148.

122. Сорокин Ю.И. О механизме потребления растворенных органических веществ водными беспозвоночными/ Ю.И. Сорокин // Журн. общ. биол. - 1977. - Т. 38. - С. 185-197.

123. Монин В.Л. Фильтрационная активность черноморской устрицы и устриц / В.Л. Монин, Л.С. Крук, Т.В. Хребтова // Биол. шельф. зон Мирового океана. – Владивосток. – 1982. – Ч. 1. – С. 152-153.

124. Montserrat P. Recent advances in oyster biology / P. Montserrat // *Quart. Rev. Biol.* - 1952. – Vol. 27. - P. 266-308, P. 339-365.
125. Winter E. J. A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves / E. J. Winter // *Haliotis*– 1976. – Vol. 7. - P. 71-87.
126. Beiras R. Short-term and long-term alterations in the energy budget of young oyster *Ostrea edulis* L. in response to temperature change/ R. Beiras // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* – 1995. – Vol. 186, № 2. - P. 221-236.
127. Dame R. F. Energy flow in an intertidal oyster population / R. F. Dame -- *Est. Coastal Mar. Sci.* - 1976. - Vol. 4. – P. 243-253.
128. Newell R. C. The influence of temperature on the maintenance of metabolic energy balance in marine invertebrates / R. C. Newell, G. M. Branch // *Adv. mar. Biol.* – 1980. - Vol. 17. – P. 329-396
129. Rodhouse P. G. A note on the energy budget for an oyster population in a temperate estuary / P. G. Rodhouse // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1979. - Vol. 37. – P. 205-212.
130. Lucas A. Bioenergetics of aquatic animals /A. Lucas - Taylor & Francis, 1996 – 169 p.
131. Kennedy R.J. A survey of the current status of the flat oyster *Ostrea edulis* in Strangford Lough, northern Ireland, with a view to the restoration of its oyster beds/ R. J. Kennedy, D. Roberts // *Biol. Envir.: Proc. Royal Irish Academy.* – 1999. - Vol. 99, № 2. – P. 79–88.
132. Deslous Paoli J.-M. Feeding and digestion with bivalves. - Nutrition in marine aquaculture / J.-M. Deslous-Paoli - FAO-Medrap., A. Bruno (ed.). Eusbon, 1986 – P. 145-198.
133. Riisgard H. U. On measurement of filtration rates in bivalves – the stony road to reliable data: review and interpretation / H. U. Riisgard // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2001. - V. 211. – P. 275 - 291.
134. Hutchison S. Quantification of the physiological responses of the European flat oyster *Ostrea edulis* L. to temperature and salinity/ Hutchison S., L. E. Hawkins // *J. Moll. Stud.* - 1992. – Vol. 58. - P.215-226.

135. Buxton C.D. Response Surface Analysis of the Combined Effects of Exposure and Acclimation Temperatures on Filtration, Oxygen Consumption and Scope for Growth in the Oyster *Ostrea edulis* / C. D. Buxton, B.C. Newell, J. G. Field // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1981. – V. 6. - P. 73 - 82.

136. Самсония К. П. Влияние величины солености на выживание черноморских устриц (*Ostrea taurica* Krin. / К. П. Самсония // Тр. Тбил. Госуниверситета. – Тбилиси, 1952. - Т. 31. - С. 48-53.

137. Laing I. Effect of Food Supply on Oyster Spat fall / I. Laing // Aquaculture. - 1995. – Vol. 131. P. 315-324.

138. Loosanoff V. L. Delaying of Spawning of Lamellibranches by low Temperature. / V. L. Loosanoff, H. C. Davis // J. Mar. Res. - 1951. – 10. - P. 197 – 202.

139. Haure J. Influence of Temperature on Clearance and Oxygen Consumption Rates of the Flat Oyster *Ostrea edulis*: Determination of Allometric Coefficients / J. Haure, C. Penisson, S. Bougrier, J.P. Baud // Aquaculture. – 1998 - V 169 – P. 211–224.

140. Galtsoff P. S. The American oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin / P.S. Galtsoff - Fish. and wildlife service, 1964. - V. 64 - – 456 p.

141. Kennedy V. S. Breach Maryland's Oysters: Research and Management / V. S. Kennedy, L. Linda //- University of Maryland, 2006. – 298 p.

142. Laing I. Feasibility study of native oyster (*Ostrea edulis*) stock regeneration in the United Kingdom / I. Laing, P. Walker, A. Areal. // Native Oyster Stock Regeneration. - A Review of Biological, Technical and Economic Feasibility. - 2005. - 97 p.

143. Laing I. Research on shellfish cultivation. A synopsis of research funded by the Department for Environment, Food and Rural Affairs (Defra) between 1990 and 2003 FAO / [I. Laing, D. N. Lees, D. J. Page, K. Henshilwood] // Cultured Aquatic Species Information Programme: *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1758). - 2009. – P. 1-73.

144. Helm M.M. Hatchery Culture of Bivalves / M.M. Helm, N. Bourne// FAO, Rome, 2004. - 168 p.

145. Culloty S. C. *Bonamia ostreae* in the native oyster *Ostrea edulis*: a review / S. C. Culloty, M. F. Mulcahy // Mar. Environ. Health Series. – 2007. - No 29. - 36 p.

146. Dare P. J. The susceptibility of seed oysters of *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea gigas* Thunberg to natural infestation by the copepod *Mytilicola intestinalis* Steuer / Dare // Aquaculture – 1982. - Vol. 26. - P. 201-211.

147. Grizel H. Impact de *Marteilia refringens* et *Bonamia ostreae* sur l'ostréiculture bretonne / H. Grizel // Cons. Int. Explor. Mer. – 1983. - G. 9 – 30 p.

148. Herbach B. Sur une affection parasitaire de la glande digestive de l'huître plate *Ostrea edulis* Linné. Rev / B. Herbach // Trav. Inst. Pêches Marit. - 35 (2). – 1971. - p. 79–87.

149. Hervio D. Establishment of an experimental infection protocol for the flat oyster, *Ostrea edulis*, with the intrahemocytic protozoan parasite, *Bonamia ostreae*, application in the selection of parasite-resistant oysters / D. Hervio, E. Bachere, V. Boulo, N. Cochenec, V. Vuillemin, Y. Le Coguc, G. Cailletaux, G. Mazurie, E. Mialhe // Aquaculture– 1995. - V. 132. – P. 183-194.

150. Lallias D. Genetic linkage mapping in the blue mussel *Mytilus edulis* and the European flat oyster *Ostrea edulis*, and the search for Quantitative Trait Loci of resistance to a disease in *O. edulis* / D. Lallias // Ph. D thesis presented by University of Wales, 2007. – 321 p.

151. Martin A.G. Selecting flat oysters, *Ostrea edulis*, for survival against the *Bonamia ostreae*: assessment of the resistance of first selected generation / A.G. Martin, A. Gerard, N. Cochenec, A. Langlade.// Bord. Aquac. - 1993. – Vol. 18. - P. 545-554.

152. Renault T. C. Genomics and mollusc pathogens: trends and perspective / T. C. Renault // JVCS – 2008. - Vol. 1, No. 2. – P. 36-46.

153. Renault T. Appearance and spread of diseases among bivalve molluscs in the northern hemisphere in relation to international trade / T. Renault // Rev. sci. tech. 08 int. Epiz. - 1996. - 15 (2). - P. 551-561

154. Панов Б. Н. Инвестиционный проект «Донузлавмарикультура» / Б.Н. Панов, Б.Г. Троценко, А.А. Солодовников, В.Г. Крючков // Тр. Крымской АН.

Концепция развития Западного Крыма (Спецвыпуск). – Симферополь, 2006. – С. 58-64.

155. Концепция развития Западного Крыма // Труды Крымской АН. – Симферополь, 2006. – 87 с.

156. Троценко Б. Г. Проблемы и перспективы развития аквакультуры в Крыму / Б.Г. Троценко, А.А.Солодовников // Рыбн. хоз-во Украины. – 2006. – № 5/6. –С. 41-46.

157. Скарлато О.А. Класс двустворчатые моллюски – *Bivalvia* / О.А. Скарлато, Я.И. Старобогатов // Определитель фауны Черного и Азовского морей. – К.: Наукова думка, 1972. – Т. 3. – С. 178-249.

158. Определитель фауны Черного и Азовского морей / Под ред. Мордухай – Болтовского Ф.Д. - К.: Наукова думка, 1968. - Т. 1. - 436 с.; Т. 2, 1969. – 532 с.; Т. 3, 1972. – 336 с.

159. Ромейс В. Микроскопическая техника /В. Ромейс.– М.: Иностранная лит-ра, 1953.– 718 с.

160. Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия / Р. Лилли – М.: Мир, 1969. - 646 с.

161. Пирс Э. Гистохимия / Э. Пирс. – М.: Иност. лит-ра, 1962. - 263 с.

162. Методы определения продукции водных животных [Ред. Г.Г. Винберг]. – Минск: Выш. школа, 1968. – 245 с.

163. Рекомендации по определению биохимического состава различных форм органического вещества в морских водах / С.П. Агапова // М.: ВНИРО, 1983. – 36 с.

164. Piatt T. Caloric content of phytoplankton / T. Piatt, V. Irwin // Limnol. Oceanogr. - 1973. – Vol. 18. - P. 306-310.

165. Веселов Е.А. Методы изучения газообмена у рыб и водных беспозвоночных / Е. А. Веселов // Жизнь пресных вод СССР – М.-Л. Из-во АН СССР – 1959.. – т.4. – С. 19-26.

166. Жадин В.И. Методы гидробиологических исследования/ В.И. Жадин. – М.: Высшая школа, 1960.-187 с..

167. Парсонс Т.Р. Биологическая океанография / Т.Р. Парсонс, М. Такахаша, Б. Харгрейв// М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. - 432 с.
168. Цихон-Луконина Е.Н. Трофология водных моллюсков / Е.Н. Цихон-Луконина. - М.: Наука, 1987. - 143 с.
169. Методы изучения двустворчатых моллюсков / Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1990. - Т. 219. - 208 с.
170. Мина М.В. Рост животных. Анализ на уровне организма / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль - М.: Наука, 1976. - 291 с.
171. Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов / Заика В.Е. – К.: Наукова думка, 1983. - 206 с.
172. Заика В. Е. Балансовая теория роста животных / В.Е. Заика - Киев: Наукова думка, 1985. – 191 с.
173. Плохинский Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – Новосибирск: Изво СО АН СССР, 1960. – 364 с.
174. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1986. - 343 с.
175. Ена В.Г. Физико-географическое районирование Крымского полуострова. - Вестник МГУ, сер. География, - М.: 1960. - №2. - С. 33-43.
176. Самышев Э.З. Структура и функционирование сообществ планктона и бентоса оз. Донузлав в условиях антропогенного загрязнения и оценка перспектив его рыбохозяйственного использования / Э.З. Самышев, Л.Г. Сеничкина, Н.Г. Сергеева, Т.В. Михайлова, Т.М. Панкратова // Сб. науч. трудов МГИ НАН Украины. - Севастополь. – 2001. - С. 301-325.
177. Ена В.Г. Заповедные ландшафты Крыма/ В.Г. Ена. – Симферополь: Таврия, 1983. – 108 с.
178. Грезе В. Н. Азовское море. Природа Украинской ССР. Моря и внутренние воды / В. Н.Грезе // - К.: Наукова думка, 1987. — С. 30—47.
179. Вель И.П. Климатический Атлас Крыма / И.П. Вель. - Симферополь: Таврия-плюс, 2000.-119 с.
180. Маратов М.В. Краткий очерк геологического строения Крымского полуострова / М.В. Маратов. - М.: Гостехгеолиздат, 1960.-208 с.

181. Ена В.Г. В. Заповедные ландшафты Тавриды / В.Г. Ена, Ал. В. Ена, Ан. В. Ена. -Симферополь: Бизнес-Информ, 2004. - 424 с.
182. Олиферов А.Н., Реки и озера Крыма / А.Н. Олиферов, З. В. Тимченко// - Симферополь: Доля, - 2005.-216 с.
183. Минеральные ресурсы Крыма и прилегающих акваторий Черного и Азовского морей / А. Я. Хмара., А.Н. Хлебников, В.Д. Иванов, П.И. Дякович, Н.Н. Капинос.// Атлас. - Симферополь: Совет министров АРК. - 2001. - 80 с.
184. Азовское море. / Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР [Под ред. Н.П. Гонтарева и др.] - СПб: Гидрометеоздат, - 1991. - Том V. - 237 с.
185. Альтман Л. П. Об изменчивости уровня и уклонах водной поверхности в Керченском проливе / Л. П. Альтман //Сб. трудов БГМО ЧАМ. – 1966. – В. 4. – С. 49-74
186. Вижевский В.И. Биологические основы промышленного культивирования устрицы (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в различных районах Черного моря: дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.17 / В.И. Вижевский. – Владивосток, 1990. - 174 с.
187. Альтман Э. Н. Исследование водообмена между Черным и Азовским морями / Э.Н.Альтман //Сб. работ ЛЮМ ГОИН.– 1972.– 10, №11.– С. 3-47.
188. Альтман Э. Н.. Структура течений Керченского пролива / Э. Н. Альтман // Вопросы гидрологии южных морей, 1975. – 156 с.
189. Альтман Э. Н. К вопросу об изменчивости расходов воды в Керченском проливе (по натурным наблюдениям) / Э.Н. Альтман // Тр. ГОИН.– 1976.– вып. 132.– С. 17-28.
190. Панов Б.Н. Гидробиологические предпосылки распределения взвешенного органического вещества и личинок мидий в Керченском проливе / Б.Н. Панов, И.Н. Трибрат, В.И. Вижевский // Экология моря (Киев). – 1988. – В. 29. – С. 46-48.
191. Еремеев В. Н. Океанографические условия и экологические проблемы Керченского пролива / В. Н. Еремеев, В. А. Иванов, Ю. П. Ильин // Морс. экол. ж-л. – 2003. - Т. 2, № 3. – С. 28-39.

192. Лоция Черного моря / Гидрографическое управление МО СССР, 1968. – 440 с.
193. Шапиро Н.Б. К теории течений в Керченском проливе / Н.Б.Шапиро // научные основы комплексного использования природных ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2004.– в. 11. – С. 320-331.
194. Hrs-Brenko M. Observations sur l'huître (*Ostrea edulis*) du canal Lim Adriatique du nord. / M. Hrs-Brenko // Rapp. Comm. int. Mer. Medit. - 1969. – Vol. 19 (5). - P. 855-857.
195. Hrs-Brenko M. Croissance de l'huître (*Ostrea edulis* L.) et de la moule (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) dans les parcs de culture de l'Adriatique. / M. Hrs-Brenko, Z. Filić // Nord. Etud. Rev. CGPM. - 1973. - Vol. (52). – P. 35 -45.
196. Silva P. M. Differences in gametogenic cycle among strains of the European flat oyster *Ostrea edulis* and relationship between gametogenesis and bonamiosis / P.M. Silva, J. Fuentes, A. Villalba // Aquaculture. - 2009. – Vol. 287, № 3-4. - P. 253-265.
197. Shpigel M. Gametogenesis of the European flat oyster (*Ostrea edulis*) and Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in farm water in Israel / M. Shpigel // Aquaculture. - 1989. – Vol. 80. - P. 343-349.
198. Wilson J. H. Gametogenesis and breeding of *Ostrea edulis* on the west coast of Ireland / J. H. Wilson, J. Simons // Aquaculture. – 1985. - № 46. – P. 307—321
199. Cano J. Influence of environmental parameters on reproduction of the European flat oyster (*Ostrea edulis* L.) in a coastal lagoon (Mar Menor, southeastern Spain) / J. Cano, M. J. Rosique, J. Rocamora // J. Moll. Stud. - 1997. - Vol. 63, №2. - P. 187-196.
200. Равен Х. Оогенез. Накопление морфогенетической информации / Х. Равен. – М: Мир, 1964. – 306 с.
201. Mietti N. Studi sull'attivitа riproduttiva di *Ostrea edulis* L. in medio Adriatico e prove di reperimento di seme selvatico / N. Mietti, G. Prioli, F. Fiori, N. Tontini // Biol. Mar. Mediterr. - 2002. - Vol. 9, № 1, P. 145-153.

202. Sastry A. N. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. / A. N. Sastry // In Physiology and Ecology Estuarine Organisms (Ed. F. J. Vernberg). - Columbia – Carolina, 1975. – P.279-299.

203. Walne P. R. Observations on the fertility of the oyster (*Ostrea edulis*) / P. R. Walne // J. Mar. Biol. Ass. U.K. - 1964. – Vol. 44. - P. 293-310

204. Цейтлин В. Б. Генеративная продукция водных животных / В.Б. Цейтлин // Океанология. - 1988. - т. 28. - В. 3. - С. 493-497.

205. Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных / И.В. Ивлева – К: Наукова думка, 1981. - 232 с.

206. Николаев А.Я. Биологическая химия. / А. Я. Николаев. – М: Мед. инф. аген-во, 2004. – 565 с.

207. Ленинджер А. Основы биохимии / А. Ленинджер – М: Мир, 1985. – в 3-х томах. – Р.

208. Bayne B. L. Physiological energetics of marine mollusks. The Mollusca / [B. L. Bayne, R. C. Newell // In: Wilburg, K. M., Saleuddin, A.S.M. (Eds.)]. - Acad. Press-London, 1983. - Vol. 4. – P. 407-415.

209. Buxton C.D. Response surface analysis of the combined effects of exposure and acclimation temperatures on filtration, oxygen consumption and scope for growth in the oyster *Ostrea edulis* / C. D. Buxton, B.C. Newell, J. G. Field // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1981. - Vol.6. - p.73 - 82.

210. Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии. // Журн. общ. биол. - Т. № 1. – 1983. - С. 31-42.

211. Золотницкий А.П. Исследование фильтрационного питания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / А.П. Золотницкий, Л.С. Крук // Тез. докл. III съезда океанол. - Л.: Наука, 1987. - Ч. II. - С. 23-

212. Walne P. R. The influence of current speed, body size and water temperatures on the filtration rate of five species of bivalves. / P. R. Walne. // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. - 1972. – 52. - P. 345-374.

213. Hemmingsen A. M. The relation of standart (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms / A. M. Hemmingsen// Rep. Stenool. memor. Hospital, Copench., 1960. - Vol. 4. - P. 7—58.

214. Федоров В.Д. Экология / Федоров В.Д., Т.Г. Гильманов// М.: Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.

215. Миронов Г.Н. Фильтрационная работа и питание мидий Черного моря/ Г.Н. Миронов // Тр. Севаст. биол. станции АН УССР. - 1948. - Т. 6. - С. 338-352.

216. Newell K. C. Adjustment of the Components of Energy Balance in Response to Temperature Change in *Ostrea edulis* / K. C. Newell, L. G. Johnson L. H. Kofoed // Ecologia (Berl.). - 1981. – Vol. 7, № 30. - P. 97-110.

217. Rodhouse P. G. Energy transformations by the oyster *Ostrea edulis* L. in a temperature estuary / P. G. Rodhouse // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1978. – Vol. 34, № 1. – P. 1-22.

218. Winter J. E. Quempillen estuary, an experimental oyster cultivation station in southern chili, energy balance in *Ostrea chilensis* / J. E. Winter, M. A. Acevedo, J. H. Navarro. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1984. – Vol. 20. - P. 151 - 164.

219. Calabrese A. Tolerance and requirement of embryonic and larvae of bivalve molluscs / A. Calabrese, H. C. Davis // Helg. W. Meer. - 1970. - Vol. 20. – P. 553-564.

220. Stickney R. R. Aquaculture: an introductory. - New York: Wiley, 2009 – 336 p.

221. Кракатица Т. Ф. Связь между весом и линейными размерами у черноморских устриц / Т. Ф. Кракатица, А. Г. Патлай // Изв. АН СССР, сер. биол. - 1975. -№ 3 – P. 428-438.

222. Козинцев А.Ф., Усс Ю.А., Нехорошев М.В. Органическое вещество раковин черноморских устриц и устриц, их сходство и различие / А.Ф. Козинцев, Ю.А. Усс, М.В. Нехорошев // Докл. АН УССР. – 1989. - №4. – С. 62-65.

223. Иванов А.И. Изучение роста устриц (*Ostrea taurica* Кгуп.) в Черном море / А.И. Иванов // Океанология. – 1966. -т. 6, в. 5. - С. 869-876.

224. Виленкина М.Н. Дыхание тканей некоторых беспозвоночных: автореф. дисс. автореф. дисс... на соискание учен. степ. канд. биол. наук.: спец. 03.00.17. «Гидробиология» / М.Н. Виленкина - М.: ВНИРО, 1965. – 16 с.
225. Виленкин Б.Я. Дыхание водных беспозвоночных / Б.Я. Виленкин, М.Н. Виленкина // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. - М.: ВИНТИ, 1976. – 143 с.
226. Орленко А.М. Ріст і продуктивність чорноморської устриці (*Ostrea edulis* L.) в Каркінітській затоці / А.М. Орленко // Современное состояние рыбного хозяйства: проблемы и пути решения. – Мат. межд. науч.-пед. конф. – Херсон, 2008. – С. 100-102.
227. Ивлев В.С. О превращении энергии при росте беспозвоночных / В.С. Ивлев // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1938. – Т. 47, №4. - С. 267-277.
228. Межжерин В.А. Концепция энергетического баланса в современной экологии / В.А. Межжерин // Экология. - 1987. - № 5. - С. 15-22.
229. Горомосова С. А. Сезонные изменения химического состава черноморской устрицы / С.А. Горомосова // Гидробиол. журн. – 1968. - Т. 4, № 3. - С. 74-76.
230. Smaal A. C. Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes / A. C. Smaal, A. P. Vonck, M. Bakker. // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1997. – Vol. 77, № 3. – P. 817 – 838.
231. Soletchnik P. Evaluation du bilan energetique de l'huitre creuse, *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oleron (France). / P. Soletchnik, P. Gouletquer, M. Heral, D. Razet, P. Geairon // Aquat. Living ressour. Vivantes. Aquat. – 1996. – Vol. 9, № 1. – P. 65 – 73.
232. Stephen M. S. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response / M. S. Stephen // J. Comp. Physiol. - 2008. – Vol. 179, N 1. – P. 1 – 56.
233. Gaffney P. M. Growth, condition and specific dynamic action in the mussel *Mytilus edulis* recovering from starvation / P. M. Gaffney, W. J Diehl // Mar. Biol. – 1986. – Vol. 93, № 3. – P. 401 – 409.

234. Bayne B. L. An apparent specific dynamic action in *Mytilus edulis* L. / B. L. Bayne, C. Scullard // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1977. – Vol. 57. – P. 371 – 378.
235. Morton B. S. The diurnal rhythm and tidal rhythm of feeding and digestion in *Ostrea edulis* / B.S. Morton // Biol. J. Linn. Soc. – 1971. – Vol. 3. - P. 329-342.
236. Palmer J. D. Tidal rhythms: the clock control of the rhythmic physiology of marine organisms / J. D. Palmer // Biol. Rev. – 2008. - Vol. 48 № 3. - P. 377 – 418.
237. Винберг Г.Г. Эффективность роста и продукции водных животных / Г.Г. Винберг // Эффективность роста гидробионтов. – Гомель, 1986. - С. 20 - 62.
238. Robinson W. E. Variability of tubule types within the digestive glands of *Mercenaria mercenaria* (L.), *Ostrea edulis* L., and *Mytilus edulis* L. / W. E. Robinson, M. R. Penningtonb, R. W. Langton // J. Exp. Mar. Biol. Ecol.- Vol. 54, № 3, 5 1981, - P. 265-276.
239. Gabbot P. A. Growth and metabolism of *Ostrea edulis* larvae / P. A. Gabbot, D. L. Holland // Nature. - 1973. - V. 3. - P. 475-478.
240. Holland D. L. Biochemical changes in fed and starved oysters, *Ostrea edulis* L. during larval development, metamorphosis and early growth. / D. L. Holland, B. E. Spencer // J. Mar. Bio. Assoc. U.K. - 1973. – Vol. 53. – P. 287-298.
241. Labarta U., Fernández-Reiriza M. J., Pérez-Camacho A. Energy, biochemical substrates and growth in the larval development, metamorphosis and postlarvae of *Ostrea edulis* (L.) //J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1999. -V. 238, № 2. - P. 225 – 242.
242. Clarke A. Temperature, latitude and reproductive effort / A. Clarke // Mar. Ecol. Prog. Series. - 1987. - Vol. 38. № 1. - P. 89-99.
243. Calow P. Ecology, evolution and energetics: a study in metabolic adaptation / P. Calow // Adv. Ecol. Res. - 1977. – Vol. 10. – P. 1 – 60.