

1991, № 2

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

КИЕВ — 1991

УДК 594.124—112(262.5)

С. А. Щербань, А. Я. Столбов

ДЫХАТЕЛЬНЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ТКАНЕВОГО ДЫХАНИЯ ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ГОДОВОГО ЦИКЛА

Изучение энергетического обмена у животных осуществляется в настоящее время в основном путем определения величины общего потребления кислорода целым организмом. Вместе с тем представляет интерес выявление субстратов окисления — источников метаболической энергии организма. Для этих целей используется дыхательный коэффициент (ДК), который представляет собой отношение объема выделенной углекислоты (V_{CO_2}) к объему поглощенного кислорода (V_{O_2}). Величина ДК указывает на характер окисляемых субстратов [4]. При полном окислении до CO_2 и H_2O она равна: для углеводов — 1,00, для жиров — 0,71 и 0,81 — для белков (при их неполном окислении). При промежуточных значениях ДК судить о природе окисления труднее: это могут быть белки, жиры и углеводы, используемые в энергетическом обмене в разных соотношениях.

Наряду с потреблением кислорода и другими физиолого-биохимическими показателями, ДК могут применяться в качестве индикаторов состояния отдельных организмов и популяций в целом. Особую значимость этот показатель приобретает при анализе годовых физиологических циклов. Однако при определении ДК на организменном уровне у морских животных приходится сталкиваться со значительными методическими трудностями. Они связаны с определением общего объема выделившейся углекислоты, которая в силу своих физико-химических свойств быстро связывается в забуференной морской среде. В связи с этим мы попытались определять ДК на тканевом уровне, используя для этих целей ткани, по которым можно судить о функциональном состоянии целого организма. Ранее подобные исследования проводились на некоторых тканях пресноводных видов рыб [1, 8, 9].

Объектом наших исследований служила черноморская мидия *M. galloprovincialis*, широко распространенная в донных биоценозах и являющаяся ценным объектом мариккультуры. Целью изучения было выявление субстратов окисления и определение их динамики в тканях на протяжении годового цикла. Динамику окисляемых субстратов сопоставляли с ростовыми процессами в соматической и генеративной тканях мидий разных размерных групп. Наряду с величинами ДК проанализированы уровни тканевого дыхания, отражающие интенсивность энергетических процессов у мидий.

Материал и методика исследований. В качестве материала взяты разноразмерные мидии (длиной 30, 50 и 70 мм) из биоценозов жестких грунтов в бухте Казачьей (район Севастополя). Опыты (74 серии) проводили с января 1987 г. по январь 1988 г. включительно в лабораторных условиях в отделе физиологии ИнБЮМ. Всего исследовано 504 экземпляра моллюсков. Температурные условия, при которых выдерживали мидий перед опытами, соответствовали температуре среды обитания в момент отлова. Измерение потребления кислорода тканями осу-

© ЩЕРБАНЬ С. А., СТОЛБОВ А. Я., 1991.

шествляли манометрически в аппарате Варбурга по стандартной методике [7].

Для оценки метаболических процессов были взяты две ткани: генеративная и соматическая (мантийный край). В среднюю пробу входил материал, полученный от 13 экз. моллюсков длиной 30 мм, 5 экз. длиной 50 мм и 2 экз. длиной 70 мм. Каждой пробе соответствовали 4—7 определений. Ткани гомогенизировали на холоду и отбирали навески по 300—400 мг. Их помещали в сосуды аппарата Варбурга, содержащие по 3 мл инкубационной среды (Кребс—Тироде) и по 0,3 мл поглотителя углекислоты (20 %-ный раствор КОН). Опыты проводили при температуре инкубации 23 °С в течение 30 минут. Поглощение кислорода рассчитывали с учетом показаний термобарометра по формуле: $Q = k \cdot h$, где Q — количество потребленного кислорода в мкл/г⁻¹·ч⁻¹; k — константа сосудов; h — разница уровней давления в манометрах в мм.

В аппарате Варбурга поглощение кислорода тканями измеряли в двух сосудах: в одном из них углекислота поглощалась щелочью, а другой был контрольным. Объем выделившейся углекислоты определяли по формуле:

$$x \text{ CO}_2 = \left(h - \frac{h'k' \text{ O}_2}{k \text{ O}_2} \right) \cdot k \text{ CO}_2,$$

1. Величины дыхательных коэффициентов в соматической ткани черноморской мидии в раз

Размерные группы, мм	Зимний преднерестовый период			Весенне-летний репродуктивный период		
	I	II	III	IV	V	VI
30	0,99±0,007 (5)	1,01±0,014 (4)	0,96±0,023 (5)	0,96±0,011 (6)	0,94±0,010 (7)	0,98±0,006 (6)
50	0,96±0,007 (5)	0,94±0,025 (6)	1,00±0,014 (7)	0,93±0,012 (7)	0,96±0,010 (7)	0,98±0,019 (5)
70	0,95±0,003 (5)	0,98±0,016 (6)	0,97±0,011 (6)	0,90±0,016 (6)	0,96±0,009 (7)	0,99±0,005 (7)
Среднее (по месяцам)	0,96±0,013	0,97±0,023	0,97±0,013	0,93±0,020	0,96±0,006	0,98±0,003
Среднее (по периодам)	0,097±0,003			0,096±0,017		

* Здесь и в табл. 2 в скобках — количество определений; римскими цифрами обозначены месяцы года.

2. Величины дыхательных коэффициентов в генеративной ткани черноморской мидии в раз

Размерные группы, мм	Зимний преднерестовый период			Весенне-летний репродуктивный период		
	I	II	III	IV	V	VI
30	1,00±0,009 (4)	0,78±0,010 (4)	0,89±0,016 (5)	1,00±0,036 (4)	0,89±0,020 (5)	0,95±0,020 (6)
50	0,95±0,003 (5)	0,90±0,014 (4)	0,90±0,043 (5)	0,95±0,034 (6)	0,86±0,040 (5)	0,97±0,032 (6)
70	0,93±0,004 (4)	0,95±0,016 (4)	0,89±0,050 (5)	0,94±0,037 (7)	0,85±0,044 (5)	0,91±0,023 (7)
Средние (по месяцам)	0,96±0,023	0,87±0,058	0,89±0,003	0,96±0,020	0,87±0,013	0,94±0,020
Среднее (по периодам)	0,90±0,030			0,92±0,030		

Примечание. Тире означает, что у группы в данный период гонады отсутствовали; × — данные отсутствовали.

где $x \text{ CO}_2$ — метров (м) сосудов константа щелочи. В

Значения приведены значениям

При а физиологи продуктив продуктив первый — лученные тической т стабильны стовый пер мерных гр

ичные периоды го

Летний период р

VII V

0,79±0,071 0,79±

(4) (6)

0,82±0,003 0,82±

(5) (6)

— —

0,80±0,100 0,80±

0,80±0,000

яцы года.

ичные периоды го

Летний период р

VII V

0,94±0,023 0,94±

(4) (4)

0,01±0,030 1,01±

(6) (5)

× >

0,97±0,043 0,97±

0,97±0,000

данные отсутству

где $x\text{CO}_2$ — количество углекислоты в $\text{мкл/г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; h — показания манометров (мм) сосудов без щелочи; h' — показания манометров (мм) сосудов со щелочью; $k'\text{O}_2$ — константа сосудов без щелочи; $k\text{O}_2$ — константа сосудов со щелочью; $k\text{CO}_2$ — константа сосудов без щелочи. Весь полученный материал обработан статистически [5].

Результаты исследований и их обсуждение

Значения величин ДК в соматической и генеративной тканях мидий приведены в табл. 1 и 2, а их сезонная динамика (по среднемесячным значениям) — на рис. 1.

При анализе годового цикла мидий мы выделили четыре основных физиологических периода: зимний преднерестовый, весенне-летний репродуктивный, летний период соматического роста и осенне-зимний репродуктивный. Последний состоит условно из двух этапов нереста: первый — в сентябре, второй — в ноябре — декабре (см. табл. 2). Полученные соответственно этим периодам средние значения ДК в соматической ткани и гонадах имеют один порядок величин и относительно стабильны, особенно в зимний преднерестовый и весенне-летний нерестовый периоды. Эти два периода характеризуются также для всех размерных групп близкими значениями ДК (особенно это видно на сома-

ской мидии в раз

дуктивный период

VI

0,010 $0,98 \pm 0,006$
(6)
0,010 $0,98 \pm 0,019$
(5)
0,009 $0,99 \pm 0,005$
(7)
0,006 $0,98 \pm 0,003$
0,096 $\pm 0,017$

и обозначены ме

й мидии в раз

дуктивный период

VI

0,020 $0,95 \pm 0,020$
(6)
0,040 $0,97 \pm 0,032$
(6)
0,044 $0,91 \pm 0,023$
(7)
0,013 $0,94 \pm 0,020$
0,030

утствовали; X —

личные периоды годового цикла *

Летний период роста		Осенне-зимний репродуктивный период					
VII	VIII	1-й этап	2-й этап	3-й этап			I
		IX	X	XI	XII		
$0,79 \pm 0,071$ (4)	$0,79 \pm 0,071$ (4)	$0,99 \pm 0,012$ (4)	$0,61 \pm 0,010$ (5)	$1,06 \pm 0,051$ (7)	—		$1,06 \pm 0,037$ (7)
$0,82 \pm 0,003$ (5)	$0,82 \pm 0,002$ (5)	$0,92 \pm 0,037$ (7)	$0,63 \pm 0,013$ (5)	$0,90 \pm 0,022$ (5)	$1,04 \pm 0,032$ (7)		$1,05 \pm 0,029$ (7)
—	—	$1,00 \pm 0,005$ (5)	$0,92 \pm 0,036$ (5)	$1,01 \pm 0,028$ (5)	$1,06 \pm 0,030$ (6)		$1,03 \pm 0,030$ (5)
$0,80 \pm 0,100$	$0,80 \pm 0,010$	$0,97 \pm 0,027$	$0,72 \pm 0,100$	$0,98 \pm 0,058$	$1,05 \pm 0,012$		$1,05 \pm 0,017$
$0,80 \pm 0,000$		$0,97 \pm 0,027$	$0,72 \pm 0,100$	$1,03 \pm 0,023$			

сяцы года.

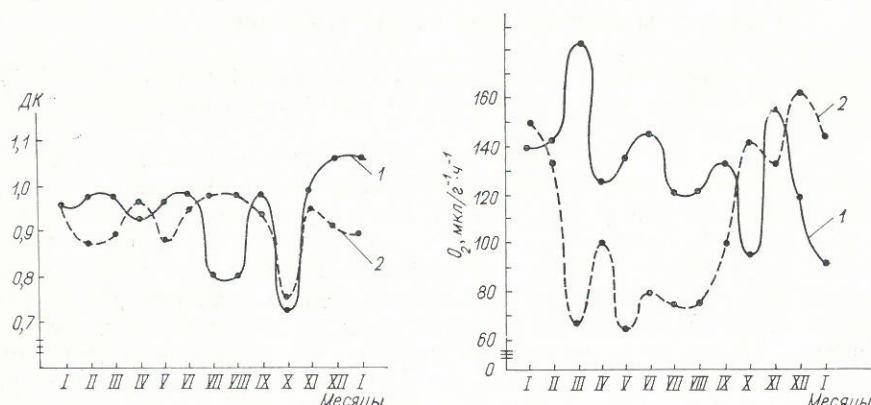
личные периоды годового цикла

Летний период роста		Осенне-зимний репродуктивный период					
VII	VIII	1-й этап	2-й этап	3-й этап			I
		XI	X	XI	XII		
$0,94 \pm 0,023$ (4)	$0,94 \pm 0,023$ (4)	$0,83 \pm 0,009$ (4)	$0,91 \pm 0,024$ (4)	—	—		$0,86 \pm 0,046$ (6)
$1,01 \pm 0,030$ (6)	$1,01 \pm 0,030$ (5)	$0,95 \pm 0,04$ (7)	$0,67 \pm 0,051$ (5)	$0,94 \pm 0,29$ (6)	$0,81 \pm 0,025$ (6)		$0,98 \pm 0,020$ (6)
X	X	$1,01 \pm 0,026$ (4)	$0,65 \pm 0,021$ (5)	$0,94 \pm 0,029$ (5)	$1,02 \pm 0,007$ (6)		$0,83 \pm 0,035$ (6)
$0,97 \pm 0,043$	$0,97 \pm 0,043$	$0,93 \pm 0,061$	$0,74 \pm 0,088$	$0,94 \pm 0,000$	$0,91 \pm 0,013$		$0,89 \pm 0,051$
$0,97 \pm 0,000$		$0,93 \pm 0,061$	$0,74 \pm 0,088$	$0,91 \pm 0,017$			

данные отсутствуют.

тической ткани), что позволяет сделать заключение о сходстве субстратов окисления у различных групп мидий.

Полученные значения ДК для соматической ткани в зимний преднерестовый и весенне-летний нерестовый периоды равны 0,96—0,97, что свидетельствует о преимущественном использовании углеводных субстратов. В генеративной ткани в эти же периоды ДК в среднем



1. Сезонная динамика дыхательных коэффициентов соматической (1) и генеративной (2) тканей мидии *M. galloprovincialis*.

2. Сезонная динамика интенсивности потребления кислорода соматической (1) и генеративной (2) тканями мидии *M. galloprovincialis*.

равны 0,90—0,92, что говорит об использовании смешанных энергетических субстратов (белков и углеводов).

Летний период роста характеризуется участием в энергетическом обмене белков (ДК для соматической ткани равен 0,8). Интенсивный белковый биосинтез, связанный с соматическим ростом, наряду с повышенным использованием белка в энергетическом катаболизме свидетельствует также о высоком уровне белкового обмена в соматической ткани мидий в этот период. Генеративная ткань имеет высокие значения ДК (0,97), что указывает на углеводный тип энергетического обмена.

Летний пик соматического роста сменяется резким снижением ростовых процессов в соматической ткани в осенне-зимний репродуктивный период. Энергетический обмен — углеводного типа, со значениями ДК в пределах 0,97—1,03. На важную метаболическую и функциональную роль углеводов (гликогена) у мидий в связи с нерестовым периодом указывалось ранее в работах С. А. Горомосовой с соавторами [2, 3].

В октябре, однако, наблюдается резкое снижение ДК до величины 0,72, свидетельствующее об использовании в качестве энергетического субстрата жира. Возможно, его расщепление необходимо для поддержания положительного жирового баланса гонадотропной ткани, так как продукты неполного липолиза входят в состав пластического материала гонад [3].

В гонадах же во время размножения происходит интенсивное потребление углеводов. На это указывают ДК, полученные у двух размерных групп (50 и 70 мм) в период растянутого осенне-зимнего нереста (сентябрь — ДК=0,95 и 1,01; ноябрь — ДК=0,94 и 0,98). В это же время у мелких моллюсков интенсивно используются белки. ДК у них равны: 0,83 в сентябре и 0,86 в январе. Сроки размножения самых мелких и более крупных моллюсков часто не совпадают и могут сдвигаться относительно друг друга в пределах одного и того же нерестового периода. Однако и во время нереста, по данным некоторых авторов [2, 3], углеводный баланс мидий может оставаться положительным прежде всего за счет притока постоянно синтезируемых полисахаридов.

Данн
рис. 2. Д
182,97, д
величины
матическ
приходят
процессо
может ск
на развит
мальные
риод, ког
их переку

3. Значение размерных

Месяцы
Январь
Февраль
Март
Апрель
Май
Июнь
Июль
Август
Сентябрь
Октябрь
Ноябрь
Декабрь
Январь

Примеч
ответств

В
ния сом
высоким
размер

Получе
новного
леводы
предне

Данные по тканевому дыханию (Q) представлены в табл. 3 и на рис. 2. Для соматической ткани интервал значений составлял 92,18—182,97, для генеративной — 64,78—161,58 мкл/г $\cdot$ ч $^{-1}$. Максимальные величины Q в генеративной ткани получены в декабре и январе, в соматической — в марте. Минимальные значения Q в генеративной ткани приходятся на весенне-летний период, характеризующийся окончанием процессов нереста и относительным покоем. По-видимому, в это время может сказаться ингибирующее влияние высокой летней температуры на развитие и функционирование гонад. Для соматической ткани минимальные величины этого показателя зафиксированы в октябре в период, когда происходит перераспределение энергетических субстратов, их переключение на репродуктивные процессы.

3. Значение величин тканевого дыхания у *M. galloprovincialis* различных размерных групп, мкл O_2 /г $\cdot$ ч $^{-1}$

Месяцы	Ткани	30 мм	50 мм	70 мм	Средние значения
Январь	С	113,41	183,91	124,74	140,68 $\pm$ 24,11
	Г	183,51	150,67	121,44	151,33 $\pm$ 21,22
Февраль	С	194,40	108,86	127,87	143,71 $\pm$ 29,25
	Г	116,66	143,85	141,06	133,85 $\pm$ 9,29
Март	С	178,49	257,01	113,43	182,97 $\pm$ 49,10
	Г	64,15	73,13	63,51	66,93 $\pm$ 3,29
Апрель	С	157,14	102,07	88,95	126,33 $\pm$ 23,32
	Г	96,05	82,93	119,01	99,33 $\pm$ 12,34
Май	С	—	160,11	112,21	136,16 $\pm$ 30,06
	Г	—	—	64,78	64,78 $\pm$ 0,00
Июнь	С	138,05	176,70	110,98	145,79 $\pm$ 22,47
	Г	74,67	72,87	90,06	79,20 $\pm$ 5,87
Июль	С	118,10	121,31	124,80	121,40 $\pm$ 2,29
	Г	50,77	114,91	59,70	75,12 $\pm$ 18,88
Август	С	118,10	121,31	124,80	121,40 $\pm$ 2,29
	Г	50,77	114,91	59,70	75,12 $\pm$ 18,88
Сентябрь	С	124,63	110,47	166,17	133,75 $\pm$ 19,05
	Г	69,16	109,20	120,70	99,68 $\pm$ 17,62
Октябрь	С	103,68	128,40	51,66	94,58 $\pm$ 26,24
	Г	137,39	211,39	76,34	141,70 $\pm$ 46,19
Ноябрь	С	240,43	146,33	78,38	155,04 $\pm$ 15,42
	Г	—	128,14	137,79	132,96 $\pm$ 6,05
Декабрь	С	—	94,86	144,66	119,76 $\pm$ 31,25
	Г	—	139,84	183,33	161,58 $\pm$ 27,29
Январь	С	111,79	87,67	57,48	92,18 $\pm$ 18,57
	Г	131,56	227,67	75,44	144,89 $\pm$ 52,06

Примечание. 1 — С — соматическая ткань; Г — гонады; 2 — число наблюдений соответствующее числу наблюдений по ДК.

В целом, на протяжении годового цикла уровень тканевого дыхания соматической ткани по сравнению с генеративной отличается более высокими значениями. Не выявлена зависимость между показателем и размерно-весовой структурой популяции.

Закключение

Полученные значения ДК свидетельствуют о том, что в качестве основного источника метаболической энергии у мидий используются углеводы. В то же время в отдельные периоды годового цикла (зимний преднерестовый и осенне-зимний нерестовый) в генеративной ткани

наблюдается смешанный (белково-углеводный) тип энергетического обмена. Преимущественное использование белка в катаболических процессах характерно для летнего периода интенсивного соматического роста. Жир как энергетический субстрат у мидий используется крайне редко, в основном на начальных этапах формирования гонадотропной ткани.

Средние величины ДК рассматриваемых тканей у всех трех размерных групп мидий имеют незначительные различия, за исключением осеннего репродуктивного периода (сентябрь, октябрь), характеризующегося порционным выметом и несовпадением в сроках размножения у разных размерных групп.

Дыхательные коэффициенты на протяжении годового цикла не имеют выраженной тканевой специфичности.

Интенсивность дыхания в обеих тканях низкая. Потребление кислорода соматической тканью по сравнению с генеративной несколько выше и более стабильно на протяжении годового цикла. Тканевое дыхание в генеративной ткани имеет выраженный сезонный ритм с максимумом в холодное и минимумом в летнее время года. Низкие значения интенсивности тканевого потребления кислорода, очевидно, связаны с неподвижным образом жизни и фильтрационным типом питания.

*

Dynamics of the respiratory coefficient (RC) in the somatic and generative tissues of *M. galloprovincialis*, different size groups for an annual cycle has been studied, that has permitted revealing oxidation substrates. The obtained values of RC testify to the primary use of carbohydrates as a source of metabolic energy. It is stated that for a greater part of the annual cycle RC has no pronounced tissue differences. Average values of RC in all three size groups of mussels (30, 50 and 70 mm) had insignificant differences except for the autumn reproductive period characterized by the portion ejection of reproductive products and by discrepancy of the reproduction periods of different size groups. The levels of tissue respiration Q are analyzed. Respiration intensity in both tissues is low ($64.78-182.00 \mu\text{l O}_2/\text{h}^{-1}$).

*

1. Аликин Ю. С., Матюхин В. А., Столбов А. Я. Некоторые закономерности активного обмена и механизмы его обеспечения у рыб // Журн. общ. биологии.— 1982.— 12, № 2.— С. 219—226.
2. Горомосова С. А., Таможняя В. А. Сезонная динамика ферментов переаминирования в тканях черноморских мидий // Биология моря (Владивосток).— 1980.— № 2.— С. 62—68.
3. Горомосова С. А., Шапиро А. З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий.— М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1984.— 118 с.
4. Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии.— Т. 1.— М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950.— 383 с.
5. Плохинский Н. А. Биометрия.— Новосибирск: Изд-во Сибирского отд. АН СССР, 1961.— 364 с.
6. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. Т. 1.— М.: Мир, 1967.— 606 с.
7. Умбрейт В. В., Буррис Р. Х., Штауффер Дж. Ф. Манометрические методы изучения тканевого обмена.— М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1951.— 359 с.
8. Kutty M. N. Influence of ambient oxygen on the swimming performance of gold fish, and rainbow trout // Canad. G. Zoology.— 1967.— 46.— P. 647—653.
9. Kutty M. N. Respiratory quotients in Goldfish and rainbow trout // G. Fish. Res. Bg. Canada.— 1968.— 25 (8).— P. 1689—1728.

Институт биологии южных морей АН УССР,
Севастополь

Поступила 07.12.88