

СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ И ПРОХОЖДЕНИЯ ПИЩЕВОГО КОМКА У *CARDIUM EDULE* (L.)

А. В. НЕЙФЕРТ

Институт биологии южных морей АН УССР

Из литературы по фильтрационной способности пластинчатожаберных моллюсков известен ряд способов определения скорости фильтрации и объема профильтрованной животным воды. По одному из способов (Galtsoff, 1926), герметизированное животное перекачивает по трубке воду из одного сосуда в другой, мерный. Второй способ этого же автора основан на измерении скорости движения окрашенной водяной капли внутри градуированной трубки, вставленной и закрепленной в сифоне моллюска. Установлено, что взрослые устрицы размером 75—100 мм (3—4 дюйма) при температуре 25°C профильтровывают до 3000 см³ воды в/час.

Гопкинс (Hopkins, 1933) определял двигательную и фильтрационную активность устриц, регистрируя ее через систему рычагов на кимографе. Наблюдения показали, что оптимальной температурой для расслабления аддуктора является 20°C, а для жаберных ресничек — 25—30°C.

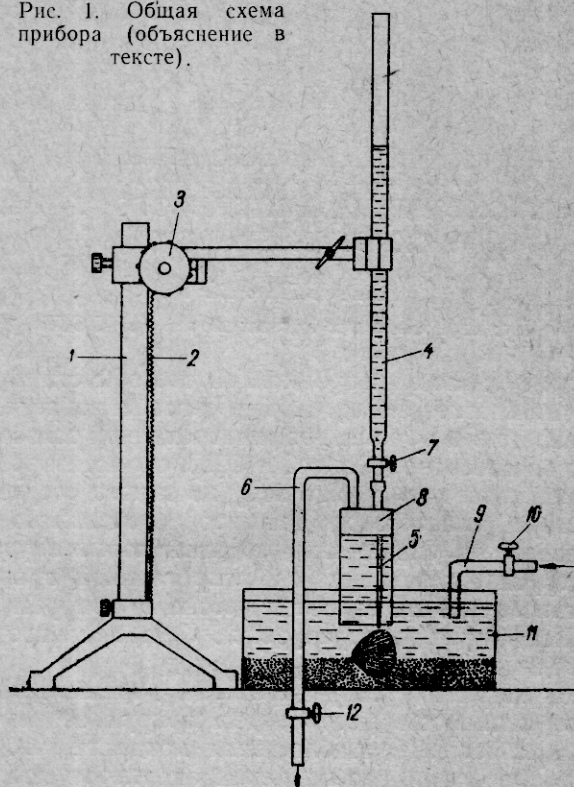
При изучении пояса фильтраторов моря К. Воскресенский (1948) определял скорость фильтрации у мидий по снижению концентрации суспензии, в которой находился моллюск.

Г. Мироновым (1948) описан способ определения скорости фильтрации у черноморских мидий, основанный на определении разницы между скоростью осаждения глиняной взвеси естественным путем и скоростью осаждения этой же взвеси при наличии в воде моллюска. Автор приводит и другой метод, основанный на моделировании струи воды, изгоняемой из сифона животного, скорость которой достигала 10—16,9 см/сек.

Г. Кондратьев (1963) изучал скорость фильтрации у перловиц и беззубок. Аналогично методике Г. Миронова он моделировал движение взвешенных в воде частиц от краев сифона до определенного указателя.

Другими авторами (Coughlan а. Ansell, 1964) разработан прямой метод определения скорости нагнетания у *Venus mercenaria* (Schumacher), основанный на измерении скорос-

Рис. 1. Общая схема прибора (объяснение в тексте).



ти замещения окружающей воды окрашенной водой, искусственно подведенной к животному.

Однако все эти способы имеют свои недостатки, которые затрудняют их использование. В одних случаях подопытные животные лишаются возможности нормально регулировать свою активность, в других — активность животного значительно искажается препятствиями физического характера — трением на механических узлах передачи сил, общим сопротивлением воды, силой тяжести. А при моделировании происходит наложение этих вредных эффектов и умножение их в результате погрешностей при моделировании струи воды, вытекающей из сифона животного. Некоторыми методами невозможно было воспользоваться по техническим причинам.

Предлагаемая в настоящей статье методика определения скорости фильтрации *Cardium edule* (L.) имеет некоторые преимущества — животное остается в естественной обстановке и положении, не травмируется. Определение скорости фильтрации проводится путем регистрации двух параметров, непосредственно ее определяющих — объем воды и время, за которое эта вода была профильтрована. Отсутствует механический контакт с животным; используются только два непосредственных регистратора — секундомер и мениск жидкости в мерной бюретке. Прибор прост и удобен. Приспособление, использовавшееся для определения скорости фильтрации (рис. 1) состоит из штатива (1) с зубчатой рейкой (2), бюретки (4) на 25,0 мл с капиллярной насадкой (5) и окружающей ее рубашкой из прозрачной пленки (8), кристаллизатора (11) с проточной системой, в состав которой входят: трубка (9) для подведения морской воды и сливная трубка (6). Подводящая и сливная трубки снабжены вентилями (10, 12). Для регистрации потока насасывания брали морскую воду, подкрашенную кармином до розовой окраски. Вода после растворения кармина отстаивалась, затем ее профильтровывали, благодаря чему раствор освобождался от нерастворившихся частиц кармина. В кристаллизатор насыпали песок, на который в естественном положении помещали моллюска (рис. 1, 2) и сразу включали проточную систему. Бюретку заполняли подкрашенной водой. При помощи винта (3) капилляр бюретки подводился к бранхиальному сифону моллюска и закреплялся неподвижно на расстоянии 0,5—1,0 мм от его краев. Когда открывался вентиль бюретки (7), подкрашенная морская вода поступала в сифонную полость и увлекалась в мантийную полость, а из выводного сифона вскоре появлялась длинная узкая окрашенная струя отфильтрованной воды, которая подхватывалась током воды в рубашке и удалялась через сливную трубку. Благодаря этому окрашенная струя воды была постоянно видна на фоне чистой воды и белого экрана, что позволяло наблюдать за работой моллюска. Для проведения опыта необходимо было создать равновесие между объемом и скоростью всасывания воды моллюском и скоростью истечения окрашенной воды из капилляра бюретки. Это достигалось путем осторожного поворота вентиля бюретки. Признаком установившегося равновесия служит заметный холмик окрашенной воды над отверстием бранхиального сифона (рис. 2, 3а). Высота холмика над краями сифона колеблется, но он не расплывается. Из выводного сифона выходит сильная, ровная окрашенная струя отфильтрованной воды. Если же окрашенный холмик воды над бранхиальным отверстием исчезает, а выбрасываемая из выводного сифона струйка воды становится бледной по окраске, тонкой, иногда прерывистой (рис. 2, 1), это свидетельствует о недостатке по-

ступающей из капилляра воды. В этом случае следует больше открыть вентиль бюретки. Если же от бранхиального сифона начинает подыматься и расплываться венчик окрашенной воды (рис. 2, 2), а из выводного сифона бьет мощная, пульсирующая,

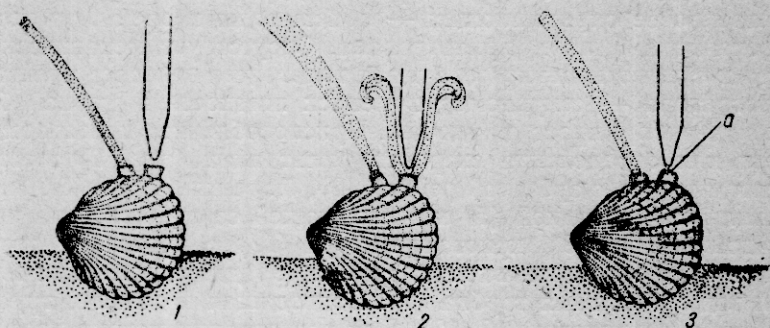


Рис. 2. Картина фильтрации *Cardium edule* в момент опыта (объяснение в тексте).

густо окрашенная струя воды, то это сигнализирует об избытке поступающей из бюретки воды.

В тот момент, когда равновесие установлено, делают первый отсчет по шкале бюретки и одновременно пускают секундомер. Через некоторое время снимают второе показание бюретки и секундомера после его остановки. Этим способом определяется количество профильтрованной воды за единицу времени, т. е. скорость фильтрации.

Реакция моллюсков на струю воды, вытекающую из капилляра, непостоянна: они или безразличны к ней, или несколько втягивают сифоны, но не закрывают их. Реже моллюски вытягивают бранхиальный сифон по направлению к капилляру так, чтобы его конец находился внутри сифональной полости. Для этого они иногда даже несколько приподнимаются из песка, а раковину раскрывают шире. В отдельных случаях подопытные моллюски совсем отказывались принимать поступающую воду. Во время опыта животные бурно реагируют на малейшее превышение объема поступающей из капилляра воды, начинают часто захлопывать створки и с силой выгоняют окрашенную воду через оба сифона. Таким образом, моллюск во время опыта является индикатором избыточного количества вытекающей из капилляра воды. Такая методика позволяет много раз подряд использовать одного и того же моллюска.

Опыты по фильтрационной активности *C. edule* проводились в мае и ноябре. Всего проведено 1385 измерений скорости фильтрации. Подопытные моллюски были размером 13,1—

21,2 мм. Средняя скорость фильтрации для этих животных составляет 99,4 мл/час (табл. 1) при температуре воды 17—18°C, для крупных моллюсков длиной 21,2 мм — 246,4 мл/час. Близкую к этой скорость фильтрации отмечал Кондратьев (1963) для *Unio* и *Anodonta* таких же размеров. Для *Sphaerium rivicola* (L a m.) длиной 19 мм установлена скорость фильтрации

Таблица 1
Средняя скорость фильтрации у *C. edule* разного размера

Отношение длины к толщине	Средняя скорость фильтрации, мл		
	в сутки	за 1 час	в 1 мин
13,1 : 9,1	1583,3	65,97	1,10
14,8 : 10,5	1155,9	48,16	0,80
15,5 : 11,2	2924,0	121,83	2,03
16,6 : 11,2	2259,1	94,13	1,57
17,6 : 12,0	2147,2	89,47	1,49
18,4 : 13,3	2076,4	86,52	1,44
19,5 : 13,7	1480,6	61,69	1,03
20,4 : 14,3	1918,1	79,92	1,33
21,2 : 16,8	5914,4	246,43	4,1
Среднее	2384,3	99,4	1,66

100, мл/час (Алимов, 1965). Процесс фильтрации непрерывен, но неравномерен — за резким подъемом следует глубокий спад интенсивности. Период этих колебаний — 10—15 мин. То же самое отмечал Г. Миронов в своих наблюдениях над мидиями. У животных размером 15—19 мм в течение дня происходит плавное нарастание максимальной скорости фильтрации до 15 час. (рис. 3), когда она достигает более 375 мл/час, после чего следует резкое снижение активности моллюска. Крупнее формы, имеющие раковину длиной 21,3 мм, более активны по сравнению с мелкими моллюсками. Утром с 9 до 10 час скорость фильтрации воды достигает 667 мл/час и удерживается на этом уровне почти до 14 час. Максимальная скорость фильтрации, равная в среднем 810 мл/час, приходится на 15 час. Наибольшая индивидуальная скорость фильтрации составляет 1218,5 мл/час. К концу дня интенсивность насыщения воды быстро падает и остальное время суток держится примерно на утреннем уровне. У моллюсков размерами менее 20 мм абсолютная величина скорости фильтрации различается слабо, что отмечали и другие авторы у иных пластинчатожаберных. Относительная же скорость фильтрации, т. е. количество воды, профильтрованное в единицу времени и отнесенное к весу моллюс-

ка без раковины, находится в обратной зависимости от размеров животного (табл. 2).

Как видно из табл. 2, закономерность эта нарушается у самых крупных моллюсков длиной 21 мм, которые отличаются

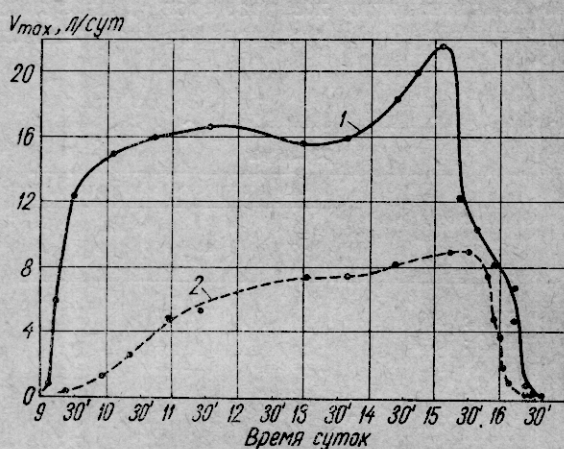


Рис. 3. Кривые максимальной скорости фильтрации *C. edule* разных размеров:

1 — длина раковины 20—24,3 мм, 2 — длина раковины 15—19 мм.

высокой абсолютной и относительной скоростями фильтрации. Возможно, это связано с половозрелостью моллюсков. Все опыты проводились при температуре 14—20°C. Наиболее высо-

Таблица 2

Относительная скорость фильтрации у *C. edule*

Длина раковины, мм	Вес моллюска без раковины, мг	Скорость фильтрации, мл/сутки	Отношение скорости фильтрации к весу, мл/сутки	Число опытов
13,5	74,2	2664	35,9	96
14,8	80,9	2400	29,6	180
17,1	111,0	2752	24,8	304
18,9	378,0	2808	7,4	206
19,3	361,0	2794	7,8	118
20,6	453,4	1400	3,1	196
21,2	645,6	21600	33,5	285

кие показатели скорости фильтрации отмечены при температуре 15—17°C.

Наряду с определением скорости фильтрации одновременно определяли прохождение пищи по разнице во времени

между началом фильтрации и временем появления первого окрашенного кармином фекального комочка. Определение скорости переваривания пищи проводилось и в специальных опытах; животных помещали в сосуды с подкрашенной кармином водой, откуда через 5—10 мин их пересаживали в сосуды с обычной морской водой. Регистрировалось время выброса первого фекального комка. Для учета количества химуса в желудке и кишечнике моллюсков на фиксированном материале определялись размеры и вес пищеварительной системы. С этой целью было вскрыто 55 экземпляров *C. edule*, взятых с глубины 0,5—2 м в бухте Стрелецкой (у Севастополя). Для препаровки брали *C. edule* длиной 14—32 мм, в среднем 22,0 мм, при соответствующем им весе 77,1—1224,0 мг, в среднем 650,6 мг. Длина кишечника этих моллюсков изменяется от 44,6 мм до 153,1 мм — в среднем равняется 96,4 мм, т. е. превышает длину раковины в 3,8—4,4 раза. Вес кишечника составляет в среднем 4,2%, желудка и пищевода — 1,7, кристаллического стелевка — 2,8% от общего веса моллюска без раковины. Содержание химуса в пищеварительном тракте составляет 1,8—5,5%, в среднем 3,4% общего веса моллюска без раковины. Для определения степени заполненности кишечника было принято отношение длины химусного столбика l_x к общей длине кишечника l_k : $\frac{l_x}{l_k} = \text{КН}$, где КН — коэффициент наполнения, в среднем равный 0,6, с колебаниями 0,10—0,84. Индекс наполнения — отношение веса химуса к весу моллюска без раковины, выраженное в продецимилле, в среднем равно для *C. edule* 289⁰/₀₀₀. Колебания индексов наполнения у отдельных особей значительны — от 30 до 589⁰/₀₀₀. Для сравнения приведены данные Е. Турпаевой:

	⁰ / ₀₀₀
<i>Группа глотающих</i>	3200
<i>Yoldia hyperborea</i> (Loven.)	270
<i>Leda pernula</i> (Müll.)	220
<i>Macoma calcarea</i> (Chemn.)	120
<i>Ascidia</i> sp.	78
<i>Cardium ciliatum</i> (Fabr.)	60
<i>Pecten islandicus</i> (Müll.)	56

Время прохождения химуса через пищеварительный тракт составляет в среднем 1 час 15 мин при температуре 18—20°C, а при более низкой или высокой температуре — 1 час 42 мин. Таким образом, средняя скорость переваривания пищи составляет 1 час 31 мин. Близкие к нашим результатам получены Мироновым (1948) для мидий такого же размера, скорость прохождения пищи у которых равнялась 1,5—2 час. Зависимости скорости прохождения пищи от величины моллюска уста-

новить не удалсь. Ниже приводим данные количества химуса при полной дефекации в зависимости от длины раковины у *C. edule*:

Длина раковины, мм	14,7	15,4—16,6	17,5	18,5—19,6	20,4—21,2
Количество химуса, мг	1,3	4,1	6,9	8,9	11,2
Длина раковины, мм	22,4—23,6	24,5—25,4	26,5—27,6	28,4—29,5	30,3—31,5
Количество химуса, мг	16	9	16,8	25,0	48,7

Количество химуса за одну полную дефекацию у моллюсков длиной 14,7—31,5 мм изменяется от 1,3 до 48,7 мг, что в среднем составляет 14,8 мг. Следовательно, один экземпляр *C. edule* длиной 22 мм откладывает на грунт до 234,0 мг фекальной массы в сутки, обогащая грунт биогенными веществами в радиусе 10—150 мм. Основываясь на этих данных, можно ориентировочно судить о роли *C. edule* в грунтообразовании в некоторых районах Черного моря. Воспользуемся для этого цифрами численности *C. edule* в Черном море, приведенными Миловидовой в настоящем сборнике. Численность *C. edule* в Туапсинской бухте составляет 20 экз/м². В Стрелецкой бухте, по нашим данным, на илистом дне с большим количеством ракушки при глубине 2 м численность его не превышает 30 экз/м². Количество фекальной массы, выделяемой за год популяциями *C. edule* в указанных районах, будет составлять соответственно 1220 и 1830 г/м².

В содержимом кишечника вскрытых моллюсков были обнаружены диатомовые водоросли: *Achnanthes*, *Cocconeis*, *Coscinodiscus*, *Grammatophora*, *Licmophora*, *Melosira*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Rhabdonema*, *Rhizosolenia*, *Synedra* и др. Кроме диатомовых водорослей, в химусе изредка встречались гарпактициды, моллюски (*Divaricella* sp., *Rissoa* sp.). Размеры водорослей и животных не превышали 40μ. Но основную массу составлял детрит с примесью минеральных частиц. Наличие в химусе диатомовых водорослей, ракообразных, моллюсков, а также непосредственные наблюдения за животными в аквариуме указывают на то, что *C. edule* при фильтрации может активно взмучивать поверхностный слой грунта. Это подтверждают также наблюдения Н. Романовой (1963).

ВЫВОДЫ

1. Средняя скорость фильтрации *C. edule* размером 13—21 мм составляет 99,4 мл/час. Эту величину следует считать несколько заниженной, так как при применяемой методике в момент вытекания подкрашенной воды из капилляра моллюском захватывается и какое-то количество окружающей его воды.

2. Максимальная скорость фильтрации *C. edule*, равная в среднем 810 мл/час, приходится на 15 час.

3. Содержание химуса в пищеварительном тракте составляет в среднем 3,4% общего веса моллюска без раковины (или 14,8 мг). В состав химуса входят детрит, диатомовые водоросли, минеральные частицы, изредка мелкие животные, размер которых не превышает 40μ. Скорость прохождения химуса через пищеварительный тракт составляет в среднем 1 час 31 мин.

4. За сутки один моллюск длиной 22 мм откладывает на грунт до 234 мг фекальной массы.

5. Разработанную методику можно применять только к неподвижным или малоподвижным животным с короткими сифонами.

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А. Ф. О скорости фильтрации моллюсков рода *Sphaerium*. — В кн.: Вопросы теоретической и прикладной малакологии. Тез. докл., сб. II, 1965.

Воскресенский К. А. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря. — В кн.: Тр. Гос. океаногр. ин-та, 6 (18), 1948.

Кондратьев Г. П. Влияние температуры на фильтрацию пресноводных ракушек. — В кн.: Научные доклады высшей школы, 3, 1963.

Миловидова Н. Ю. Донные биоценозы бухт северо-восточной части Черного моря. — В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. К., 1967.

Мионов Г. Н. Фильтрационная работа и питание мидий Черного моря. — В кн.: Тр. Севаст. биол. ст., 6, 1948.

Романова Н. Н. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных северного Каспия. — В кн.: Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 13, 1963.

Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. — В кн.: Тр. Ин-та океанологии, 7, 1953.

Coughla J. a. Ansell A. A direct method for determining the pumping rate of siphonate Bivalves. — J. du conseil, 29, 2, 1964.

Galtsoff P. S. New methods to measure the rate of flow produced by the gills of oysters and other molluscs. — Science, 63, 1926.

Hopkins A. E. Experiments on the feeding behavior of the oyster *Ostrea gigas*. — J. Exp. Zoöl., 64, 3, 1933.