

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМ. АКАД. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Океаногр.
И 889

ПРОВ 2010

ИССЛЕДОВАНИЯ
ЦЕНТРАЛЬНО-
АМЕРИКАНСКИХ
МОРЕЙ

Пров. 1934

(ПО МАТЕРИАЛАМ СОВЕТСКО-КУБИНСКОЙ
МОРСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ)

Выпуск I

Институт
биологии южных морей
Библиотека
№ 20418

«НАУКОВА ДУМКА» КИЕВ — 1966

ДЫХАНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ УСТРИЦ *CRASSOSTREA RHIZOPHORAE* GUILDING

Н. Н. ХМЕЛЕВА, Д. САНС

Институт биологии южных морей АН УССР

Институт океанологии АН Республики Куба

Устрицы *Crassostrea rhizophorae* распространены по всему побережью Кубы и являются важным промысловым объектом. В связи с тем, что в последние годы запасы этих моллюсков резко сократились, планируется массовое культивирование их в специальных хозяйствах. Для успешного

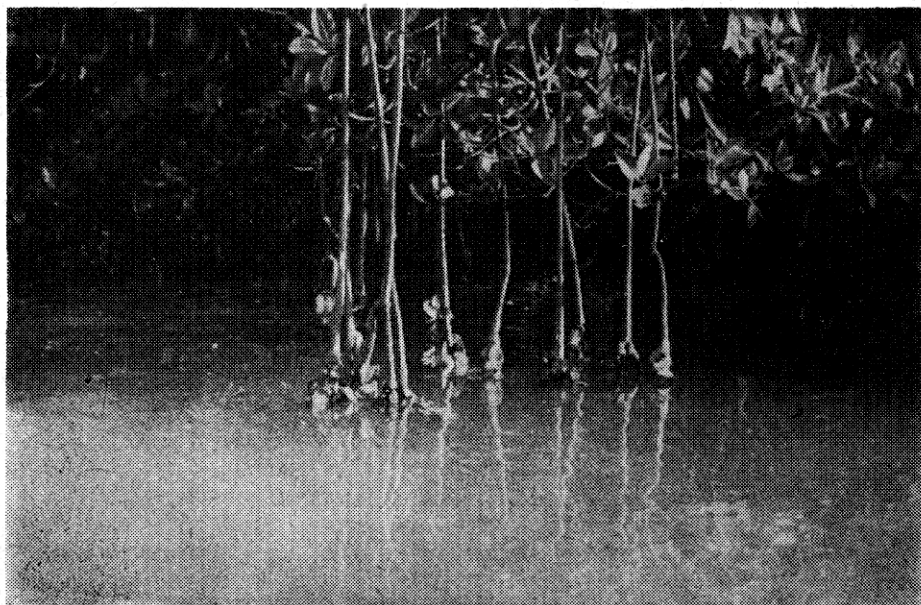


Рис. 1. *Crassostrea rhizophorae* на воздушных корнях мангров в бухте Ортигоза во время начала отлива.

решения данной задачи необходимо знать основные особенности условий обитания, биологии и физиологии устриц. В немногочисленных опубликованных до сих пор работах приведены лишь общие сведения по отдельным вопросам. Основное внимание уделено промыслу этих животных (Vilaró Diaz, 1886; Gomez de la Maza, 1933; Perez-Fanfante, 1954; Sánchez Roig, Gomez de la Maza, 1954).

Работы, посвященные изучению физиологии этого вида устриц, ранее не проводились, в связи с чем данная проблема была включена в Национальный план океанографических и рыбохозяйственных исследований Кубы.

Настоящая статья является итогом первого этапа исследований в этом направлении.

В естественных условиях *C. rhizophorae* живут, в основном прикрепляясь к ветвям и корням мангров (рис. 1, 2). Наиболее характерными местами их обитания являются бухты и прибрежные участки моря с притоком пресной воды.

Объектом изучения были устрицы из бухты Ортигоза (провинция Пинар-дель-Рио). Определяли интенсивность обмена устриц по скорости потребления кислорода и выясняли некоторые количественные особенности питания их водорослями. Эти данные необходимы для определения ряда важных параметров баланса вещества и энергии животных. Одновременно проводили и полевые гидробиологические исследования. Работа выполнялась в течение сентября 1964 — января 1965 гг.

Всего выполнено 56 гидробиологических станций, снято 15 площадок на определение численности, биомассы и соотношения возрастных групп, более чем на 3500 экз. устриц произведены линейные промеры, взвешивание и определение калорийности, поставлено свыше 150 опытов по интенсивности дыхания и вопросам питания устриц. В статье излагаются основные результаты, полученные при полевых и экспериментальных исследованиях.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ УСТРИЦ В БУХТЕ ОРТИГОЗА

Распределение гидробиологических станций в бухте Ортигоза показано на рис. 3. На каждой из станций определяли глубину, цветность воды, прозрачность, поверхностную освещенность (в люксах), температуру, pH, содержание в воде растворенного кислорода, соленость*, первичную продукцию, а также собирали планктон. На глубинах 0,6—1 м измерения производили на двух горизонтах (поверхностный и придонный); более 1 м — на трех-четырех горизонтах. Для отбора проб воды использовали 4-литровый пластмассовый горизонтальный батометр. Для измерения освещенности применяли люксметр типа Ю-16 с отдельным фотометром типа Ф-102.

Максимальная глубина в бухте Ортигоза достигает 3 м. Преобладающие глубины — менее 1 м. Амплитуда колебаний уровня воды в связи с приливо-отливными явлениями составляет максимально 60—64 см.

Устрицы поселяются на манграх в зоне литорали и в течение суток периодически оказываются вне воды. Время пребывания устриц на воздухе составляет 3—4 час четыре раза в сутки, или 10—12 час — непрерывно. Высота горизонта, населенного устрицами в бухте Ортигоза, достигает 30 см. Горизонт с максимальным количеством устриц равен 14—17 см. Он находится приблизительно в средней части приливно-отливной амплитуды. Все полевые данные получены при высоком уровне воды, когда устрицы были погружены в воду.

Цветность воды по шкале Фореля изменяется в зависимости от близости участков бухты к морю (XV — ст. 18) или к местам впадения ручья и реки (до XVII—XIX на ст. 25—30 и до XXI — на ст. 1—4). Цветность воды в прилежащих участках моря — V—VI.

Значительную часть времени при хороших метеорологических условиях прозрачность воды в бухте по диску Секки довольно высока и в мелковод-

* Соленость определяли Г. Кури и Е. Родригес в лаборатории гидрохимии Института океанологии АН Республики Куба.

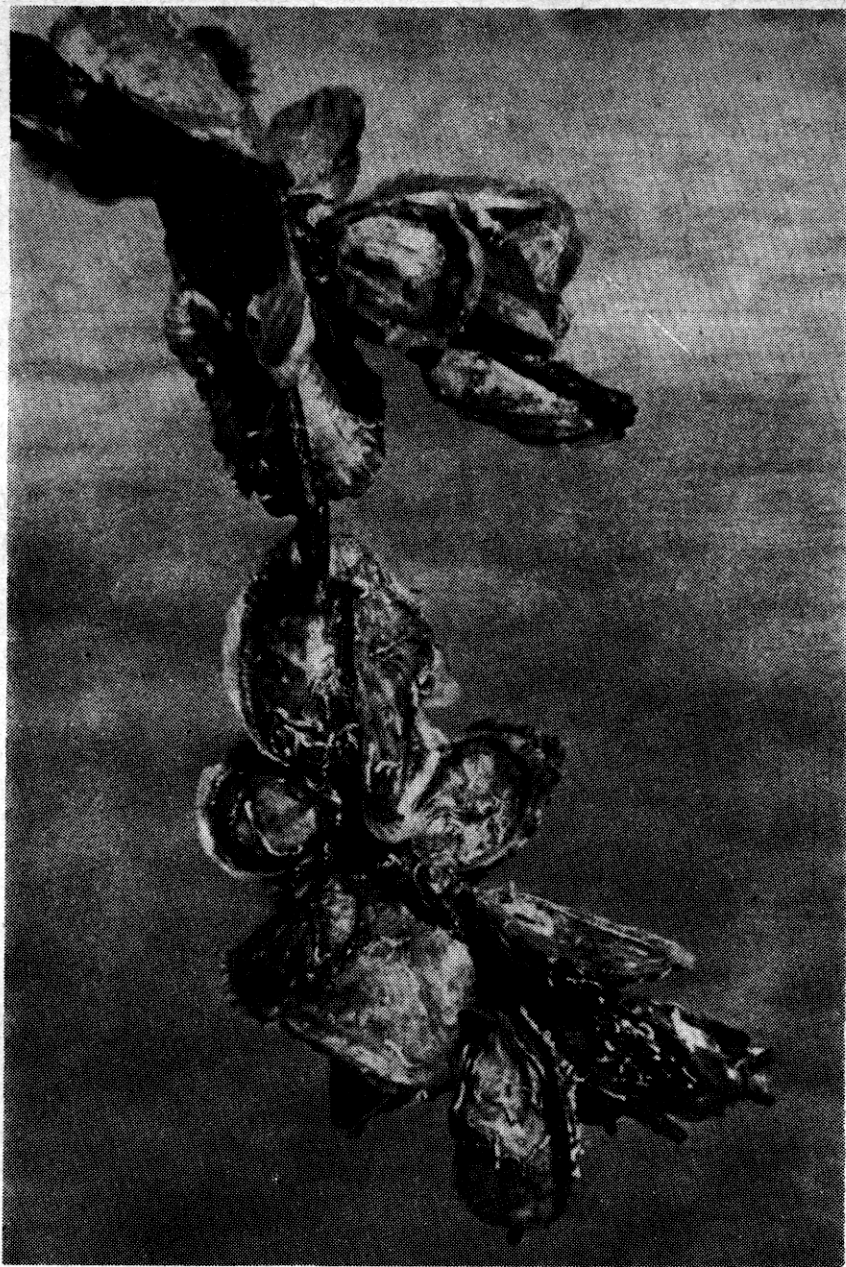


Рис. 2. *Crassostrea rhizophorae* на ветке мангров во время отлива.

ных участках доходит до дна. В период дождей и сильных ветров, при обильном выносе из реки аллохтонных веществ и взмучивании иловых отложений прозрачность может падать до нуля.

В бухту впадают река и ручей, которые заметно снижают соленость воды. Колебания солености обычно находятся в пределах $20\text{--}36\text{‰}$. В период дождей на глубине менее 1 м соленость может снижаться до $2\text{--}10\text{‰}$. В более глубоких местах наблюдается резкая вертикальная стратификация солености.

Снижение солености до 10‰ не оказывает заметного неблагоприятного действия на устриц в течение многих дней. Нахождение устриц в течение не-

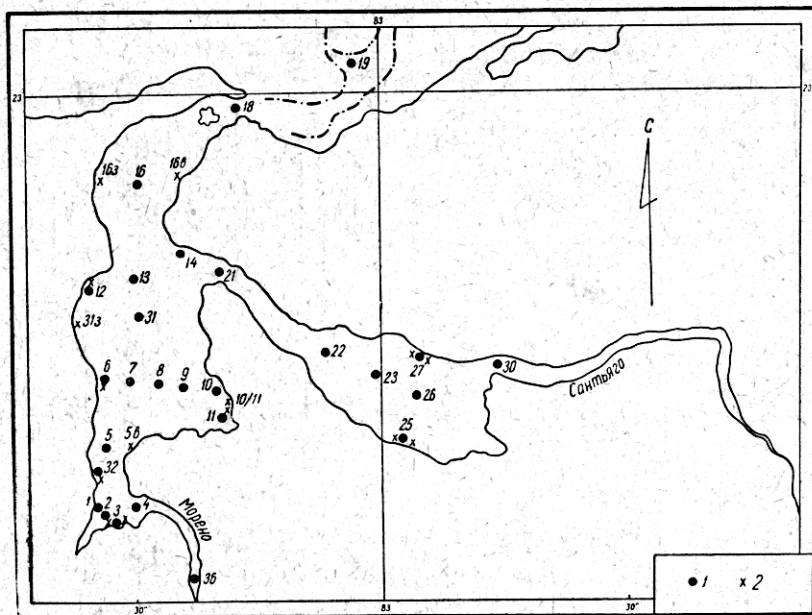


Рис. 3. Распределение станций в бухте Ортигоза:

1 — комплексные гидробиологические станции, 2 — станции по определению численности и биомассы устриц на 1 м^2 .

скольких дней при солености $4\text{--}6\text{‰}$ приводит к их массовой гибели (до 50%). Столь же губительным является и сильное взмучивание воды во время дождей. Последний фактор особенно губителен для личинок и молоди устриц.

В течение всего периода наблюдений температура воды колебалась от $23,7$ до 32°C . В манграх (в тени) колебания температуры были меньше и в среднем составили $24\text{--}26^\circ\text{C}$.

Содержание растворенного в воде кислорода было от 2,7 (придонный слой) до $8\text{ мл O}_2/\text{л}$ (поверхностный слой). В большинстве случаев оно находилось в пределах $4\text{--}5,5\text{ мл O}_2/\text{л}$. Следует отметить, что при штилевой погоде в манграх, непосредственно под скоплением устриц, за счет потребления ими кислорода его концентрация может снижаться до $0,6\text{ мл O}_2/\text{л}$.

Освещенность на поверхности воды в открытой части бухты максимально составляла 28 000 лк, в то время как в местах поселения устриц под манграми она не превышала 2800—5000 лк. Таким образом, устрицы постоянно находятся в условиях рассеянного света, что необходимо учитывать при сооружении коллекторов для их искусственного разведения.

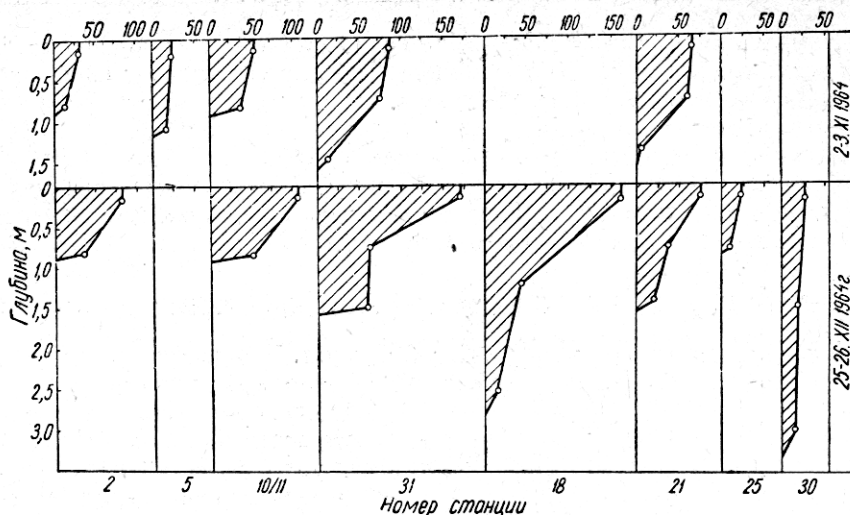


Рис. 4. Первичная продукция планктона в бухте Ортигоза (в мг С/м^3 в сутки).

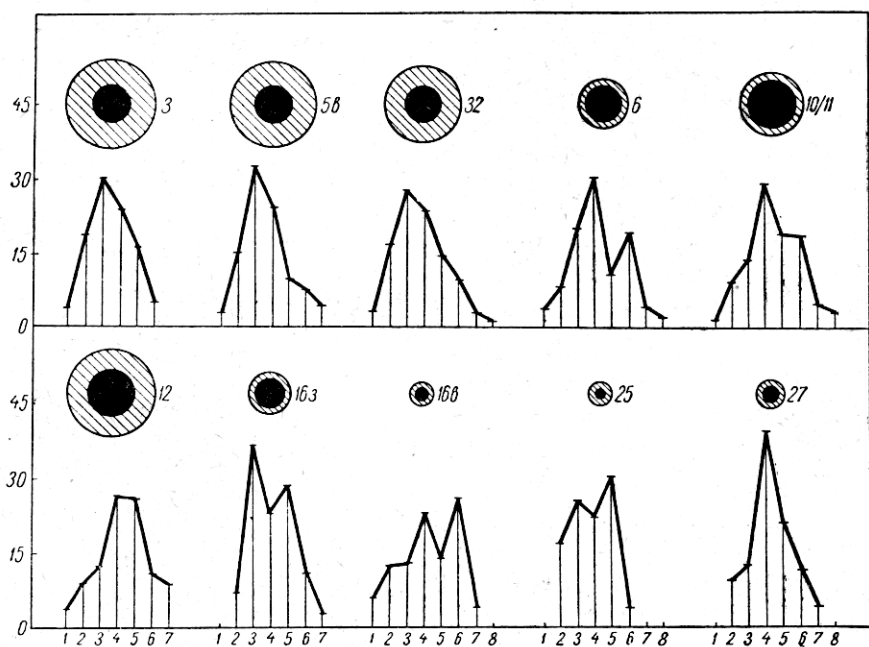


Рис. 5. Численность, биомасса и соотношение размерных групп устриц на 1 м^2 : по оси ординат — процент данной размерной группы от общего числа устриц на 1 м^2 ; по оси абсцисс — порядковые номера размерных групп: 1 — 0,4—1,0 см; 2 — 1,0—2,0; 3 — 2,0—3,0; 4 — 3,0—4,0; 5 — 4,0—5,0; 6 — 5,0—6,0; 7 — 6,0—7,0; 8 — 7,0—8,0 см; заштрихованные круги — численность устриц на 1 м^2 ; масштаб: 1 см диаметра круга — 170 экз.; черные круги — биомасса (в кг/м^2); масштаб: 1 см диаметра круга — 0,170 кг; цифры при кругах означают номера станций.

Немалую роль в питании устриц играют планктонные водоросли. В период исследований в фитопланктоне преобладали диатомовые, сине-зеленые, перидиниевые и жгутиковые водоросли, характерные для прибрежных вод Кубы. При опреснении бухты наблюдались кратковременные вспышки в развитии эвгленовых и изредка протококковых.

Величины первичной продукции планктона, полученные радиоуглеродным методом (Винберг и др., 1960), были выше средних для тропических вод и составляли в основном 50—150 мг С/м² в сутки (рис. 4).

РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КАЛОРИЙНОСТЬ УСТРИЦ

На пятнадцати станциях (см. рис. 3, 5, табл. 1) были определены численность, биомасса и соотношение различных размерных групп устриц на единице площади. Максимальная биомасса достигала 2,1 кг/м² (371 экз.), минимальная — 0,3 кг/м² (44 экз.) и отмечалась в местах сильного колебания солености, главным образом на участке, подверженном опреснению водами реки.

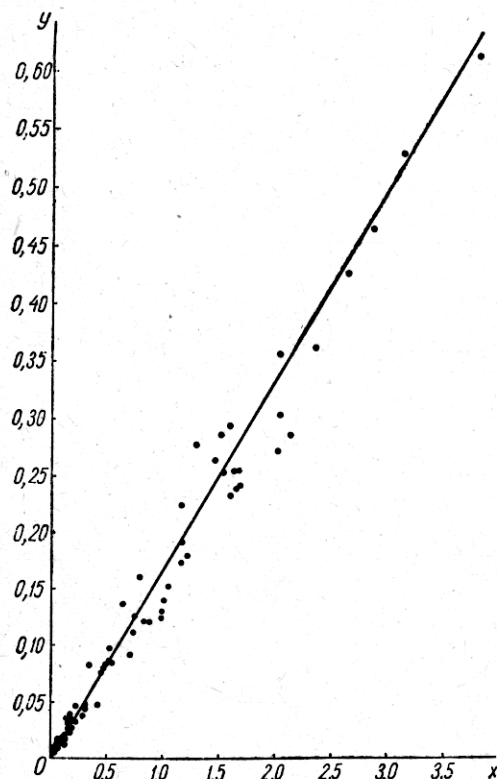


Рис. 6. Соотношение сырого (x) и сухого (y) веса тела устриц (в г).

Таблица 1
Количество и биомасса
устриц на 1 м² в бухте
Ортигоза (на ветвях
мангров)

Дата	Номер станции	Количество устриц	Общий вес, кг
6.XI	3	310	1,10
5.XI	31	283	1,63
6.XI	10/11	371	2,10
10.XI	25	44	0,28
10.XI	27	61	0,60

В популяции устриц преобладают размерные группы в 2—3 см и 3—4 см. Половой зрелости устрицы достигают при размерах 3—3,5 см. Максимальные размеры их в бухте Ортигоза — 7—8 см; максимальный сырой вес тела (без створок) — 3,6 г. Такого размера и веса устрицы достигают на Кубе через 7—8 месяцев (Sánchez Roig, Gomez de la Maza, 1954).

Нами было определено соотношение между сырым и сухим весом тела устриц (рис. 6). Полученные данные обработаны статистически, и выведено уравнение регрессии, отражающее зависимость сухого веса от сырого:

$$y = 0,1736x - 0,0008, \quad (1)$$

где y — сухой вес, x — сырой вес устриц.

На рис. 6 приведены опытные данные и теоретическая линия регрессии. В среднем соотношение сырого к сухому весу оказалось равным 6. Аналогичным образом (рис. 7) получено уравнение по соотношению общего (со створками) и сырого веса тела устриц:

$$x = 0,1355z - 0,0010, \quad (2)$$

где x — сырой вес тела устриц, z — общий вес устриц. В среднем сырой вес тела устриц составляет $\frac{1}{8}$ их общего веса.

На основании предварительных расчетов можно указать, что при закрытых створках вода, остающаяся между ними, составляет около 180% сырого веса тела, или 20% общего веса моллюсков. Вес створок устриц в 5—6 раз выше сырого веса их тела и составляет 60% общего веса моллюсков.

В табл. 2 приведены результаты определения калорийности устриц, полученные методом прямой калориметрии с помощью калориметрической установки УК-2 (Дроздов, 1962). Здесь же даны величины калорийности, рассчитанные по химическому составу на основе литературных данных. В последнем случае использовались следующие коэффициенты калорийности:

для белков — 5,65, жиров — 9,45, углеводов — 4,10 ккал/г сухого вещества (Остапеня, Сергеев, 1963).

Калорийность различных размерных групп устриц колебалась от 4,35 до 5,24 ккал/г сухого вещества. Зольность составляла 3—10% сухого веса мягких частей моллюсков. Как видно из табл. 2, калорийность размерных групп от 2,9 до 6 см (сухой вес 0,07—0,27 г) в пересчете на сухое беззольное вещество выражается довольно близкими величинами. Обращает на себя внимание пониженная калорийность устриц с размерами 3,8 см (сухой вес 0,1 г). Как указывалось выше, устрицы длиной 3—3,5 см достигают

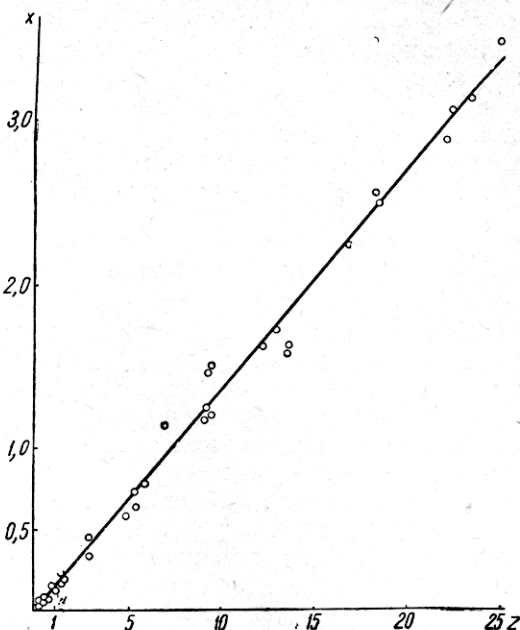


Рис. 7. Соотношение общего (z) и сырого веса (x) тела устриц (в г).

Таблица 2
Калорийность *Crassostrea rhizophorae*

Размер уст- риц, см	Сухой вес, г	Зола, % от сухого веса	Ккал/г		Автор
			сухого вещества	сухого беззоль- ного ве- щества	
2,9	0,069	2,90	5,24	5,39	Остапеня, Хмелева, 1964
3,8	0,104	9,49	4,35	4,81	
4,3	0,156	8,83	4,80	5,26	
5,4	0,263	9,90	4,99	5,54	
6,0	0,274	8,93	4,91	5,39	
6,0	—	8,90	5,03 *	5,52 *	Sánchez Roig, Gomez de la
6,0	—	7,60	4,22 *	5,11 *	Maza, 1954
8,5	2,400	10,0	4,60 *	5,10 *	Medcof, 1961 (<i>O. virginica</i>)
9,9	2,700	13,3	4,93 *	5,66 *	Nicolic, 1963 (<i>O. edulis</i>)

* Калорийность рассчитана по химическому составу.

половой зрелости и приступают к активному размножению. С выбросом половых продуктов происходит потеря накопленной энергии, что, очевидно, и сказывается на общей калорийности животных последующей размерной группы (3,5—4,0 см). В дальнейшем калорийность устриц снова повышается. Вполне удовлетворительной оказалась сходимость величин калорийности устриц старших возрастных групп, полученных нами прямым методом и рассчитанных по химическому составу (табл. 2).

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА УСТРИЦАМИ

Как указывалось, в естественных условиях устрицы ежедневно находятся длительное время вне воды, а также в ряде случаев подвергаются воздействию различной солености. В связи с этим определение дыхания производили сразу после максимального пребывания устриц без воды и после максимального нахождения их в воде (с 9 до 12 час). Были также проведены две серии опытов при солености 10 и 30‰. Предполагалось, что эти крайние условия оказывают влияние на уровень дыхания устриц.

Экспериментальные условия были максимально приближены к естественным. Для постановки опытов использовали воду из мест обитания устриц. Соблюдали периодичность пребывания устриц на воздухе и в воде, характерную для естественных условий в данный период. Между опытами устриц в специальном садке возвращали в зону их обитания в бухте. Ритм жизнедеятельности животных ничем не нарушался. Опыты по определению дыхания после максимального срока пребывания животных вне воды и в воде проводили на одних и тех же устрицах. Разрыва во времени между сериями опытов не было.

Определение дыхания производили методом закрытых сосудов. Створки устриц перед опытом тщательно очищали и покрывали тонким слоем парафина, чтобы исключить потребление кислорода посторонними органическими частицами и избавиться от пузырьков воздуха, которые могут задерживаться на неровной поверхности створок. Параллельно ставили контроль с водой без устриц с одними створками животных, залитыми тонким слоем парафина. Эксперименты на одном и том же материале повторяли дважды.

Опыты проводили при температуре 23—25,6° С. Во всех сериях изучали зависимость дыхания от веса тела устриц. Сухой вес мягких частей тела подопытных животных был в пределах 1—600 мг, сырой вес соответственно — 5 мг — 3,5 г. Общий вес устриц со створками составлял 0,05—25 г. Длина животных колебалась от 1 до 8 см.

Результаты опытов представлены на рис. 8, где экспериментальные точки отложены в системе логарифмических координат. Полученные данные приведены по кривой Крога (Винберг, 1956) к температуре 25° С, близкой к среднегодовой для прикубинских вод. Обработка результатов методом наименьших квадратов позволила установить зависимость дыхания от веса тела животных, выражающуюся уравнением параболы:

$$Q = aW^k, \quad (3)$$

где Q — потребление кислорода (в мл/экз · час), W — сырой или сухой вес тела животных (в г), a и k — эмпирические коэффициенты.

Для всех серий опытов были рассчитаны частные уравнения зависимости дыхания от веса тела устриц. Полученные в них коэффициенты оказались

довольно близкими. Коэффициент k был близок к 1 (в среднем 0,98), коэффициент a составлял в среднем 3,03. Из этого следует, что во всем исследованном размерном диапазоне животных потребление кислорода на единицу веса тела практически одинаково и составляет 3,03 мл O_2 /г сухого веса в час при 25°C. Это позволило нам нанести все экспериментальные точки на один график

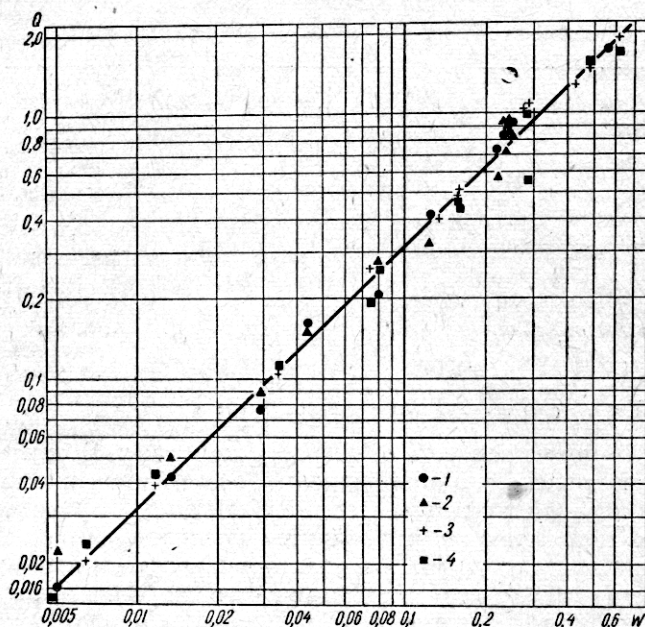


Рис. 8. Зависимость дыхания от веса тела устриц при 25°C:

1 — соленость воды 10‰, перед опытом устрицы 10 час находились вне воды; 2 — соленость воды 10‰, перед опытом устрицы 8 час находились в воде; 3 — соленость воды 30‰, перед опытом устрицы находились 12 час вне воды; 4 — соленость воды 30‰, перед опытом устрицы находились 12 час в воде.

(рис. 8) и по уравнению построить единую теоретическую прямую, отражающую зависимость дыхания от веса тела устриц. Таким образом, в численной форме указанное уравнение параболы может быть записано следующим образом:

$$Q_{25} = 3,03W^{0,98}. \quad (4)$$

Проведенные опыты показали, что характерная для естественных условий продолжительность пребывания в воде и на воздухе существенного влияния на дыхание устриц не оказывает.

Аналогичные результаты получены и при воздействии различной солености. Таким образом, понижение солености в бухте до 10‰ не вызывает существенных сдвигов в скорости потребления кислорода устрицами.

Эти факты указывают на хорошую приспособленность исследованных животных к резким изменениям важных факторов окружающей среды и большую стабильность их метаболизма в этих условиях.

В связи с полученными данными представляет интерес анализ величины коэффициента k . Этот коэффициент представляет интерес анализ величин

морских и пресноводных двустворчатых моллюсков очень высок и практически близок к 1 (табл. 3).

Таблица 3

Численные значения коэффициентов a и k для двустворчатых моллюсков при Q , выраженном в мл O_2 /экз.·час и температуре $20^\circ C$

Вид моллюска	a	k	W^*	Автор и год
<i>Dreissensia polymorpha</i>	0,22	1,05	0,003—2,70	Wesemeier, 1960
<i>D. polymorpha</i>	0,29	0,70	0,01—0,30	Ludwig, Krywienczyk, 1950
<i>Anadonta cygnea</i>	0,14	0,93	0,03—60,00	Wesemeier, 1960
<i>Unio pictorum</i>	0,06	1,10	4,05—10,40	» »
<i>Musculium lacustris</i>	0,06	0,94	0,002—0,030	» »
<i>Mytilus edulis</i>	—	1,00	—	Krüger, 1950
<i>M. edulis</i>	0,25	0,95	0,004—0,400	Zeuthen, 1953
<i>M. galloprovinciales</i>	0,15	0,81	0,03—7,00	Виленина, 1965
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	0,33	0,98	0,005—3,50	Хмелева, Санс (настоящее со-общение)

* Сырой вес (в г) тела моллюсков, использованных в опыте.

Величина k может зависеть от возраста животных. В опытах с *Mytilus edulis* было установлено, что коэффициент k , равный практически 1, характерен лишь для животных с сырым весом от 0,004 до 0,4 г. У более молодых и более старших моллюсков он был значительно ниже (Zeuthen, 1953).

Мы исследовали вес устриц в широком диапазоне, однако не получили изломов теоретической кривой, которые указывали бы на различие коэффициента k у разновозрастных групп.

Существенное значение в определении величины k придается степени организации, интеграции нервной, дыхательной и кровеносной систем животных (Wesemeier, 1960; Brand, 1948). Этот вопрос в настоящее время еще обсуждается и до конца не решен (Винберг, Беляцкая 1959; Wesemeier, 1960; Brand и др., 1948). На основании имеющихся данных можно допустить, что коэффициент k , близкий к 1, характерен для наименее интегрированных животных, у которых дыхание приближается к тканевому. Как показали Берталанффи и Пирозинский (Bertalanffy, Pyrozynski, 1953), интенсивность дыхания различных тканей в процессе роста животных практически остается постоянной, что и определяет высокое значение k . В данном случае с этим фактом мы встречаемся у большинства двустворчатых моллюсков, степень интеграции которых не является высокой, и значительно реже у брюхоногих, где k чаще всего находится в пределах 0,65—0,85. Такие значения k характерны для ракообразных, рыб и других групп животных.

По классификации Берталанффи (Bertalanffy, 1951, 1953), кислородный обмен исследованных устриц может быть отнесен ко второму типу, когда дыхание пропорционально массе (весу) животных и интенсивность обмена постоянна.

Уровень энергетического обмена определяется значением параметра a .

На основании уравнений (1)—(4) и кривой Круга мы рассчитали потребление кислорода на сырой вес мягких частей тела и общий вес устриц со створками при $20^\circ C$, что дает возможность сопоставить полученные данные с литературными для ряда видов моллюсков и других беспозвоночных.

При расчете на сырой вес коэффициент a составляет $0,328 \text{ мл O}_2 / \text{г}$ в час, на общий вес — $0,044 \text{ мл O}_2 / \text{г}$ в час. Таким образом, величина a у *C. rhizophorae* оказалась высокой ($0,328 \text{ мл O}_2 / \text{г}$ сырого веса в час при 20°C), хотя распространено мнение о низком уровне обмена у моллюсков. В известной степени довольно высокий уровень обмена у устриц может быть определен большой скоростью их роста в сравнительно теплых прикубинских водах (среднегодовая температура воды составляет 24°C). Если, например, североамериканские виды устриц достигают максимальных размеров через два-три года, то *C. rhizophorae* у побережья Кубы вырастает до этих же пределов через 7—8 месяцев (Sánchez Roig, Gomez de la Maza, 1954).

Голтсофф и Виппл (Galtsoff, Whipple, 1930) указывают, что интенсивность дыхания взрослых североамериканских устриц в 2 раза ниже, чем у *C. rhizophorae* того же размера.

На интенсивность дыхания моллюсков может оказывать влияние их физиологическое состояние, особенно состояние сытости. Одинаковое по длительности время голодания может различным образом отражаться на интенсивности дыхания молоди и взрослых животных (Bertalanffy, Müller, 1943). По данным Веземейера (Wesemeier, 1960), при 2—3-недельном недостаточном питании потребление кислорода *Anadonta* снижалось в 2 раза. Сам автор считает полученные им для всех моллюсков величины уровня обмена заниженными, поскольку перед опытами животных две недели держивали для температурной акклимации при голодном режиме питания. Учитывая это обстоятельство, значения a , приведенные Веземейером, увеличатся приблизительно до $0,1—0,35 \text{ мл O}_2 / \text{г}$ сырого веса в час при 20°C . Аналогичное явление отмечают Г. Г. Винберг и Ю. Г. Беляцкая (1959). Для 10 видов брюхоногих моллюсков ими получены значения a в пределах $0,05—0,31 \text{ мл O}_2 / \text{г}$ сырого веса в час при 20°C . Однако автор склонен считать, что коэффициент a , равный $0,31$, более правильно отражает средний уровень обмена этих моллюсков в природе, так как данная величина получена на свежих особях, взятых из водоема непосредственно перед опытами.

Шперк (Spärk, 1936), изучая метаболизм 30 видов арктических, бореальных и средиземноморских моллюсков, для ряда из них в зависимости от экологии вида получил величины потребления кислорода, равные $0,2—0,35 \text{ мл O}_2 / \text{г}$ сырого веса в час при 20°C .

Таким образом, высокий уровень обмена у *C. rhizophorae* не является исключением для моллюсков и может считаться реальным для исследованных природных условий.

НЕКОТОРЫЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ УСТРИЦ

Устрицы относятся к животным-фильтраторам. Свои пищевые потребности они удовлетворяют за счет взвешенного в воде органического материала. Основной пищей им служат водоросли. Для оценки расхода вещества и энергии на рост животного и на его энергетические потребности необходимо знать количество потребленного корма за единицу времени и особенно долю усвоенной пищи.

В литературе сведений об усвояемости пищи водными беспозвоночными мало, а для устриц они вообще отсутствуют.

С помощью радиоуглеродной методики (Сорокин, Мешков, 1959; Khmeleva, 1965) и счетно-весовым методом мы определили величины потребления

и усвояемости устрицами двух видов водорослей: из диатомовых — *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. и из протококковых — *Ankistrodesmus braunii* Grunth. *S. costatum* является естественной пищей устриц. В течение всего сезона работы этот вид постоянно входил в состав фитопланктона бухты Ортигоза, а в течение декабря вызвал «цветение». Количество его доходило до 6,5—9 млн. клеток в 1 л, биомасса — до 6 мг/л. *A. braunii* был испытан как возможный дополнительный корм при культивировании устриц. Температура воды в опыте была 25—26° С, соленость — 25—30‰. Эксперименты ставили с несколькими концентрациями водорослей — близкими

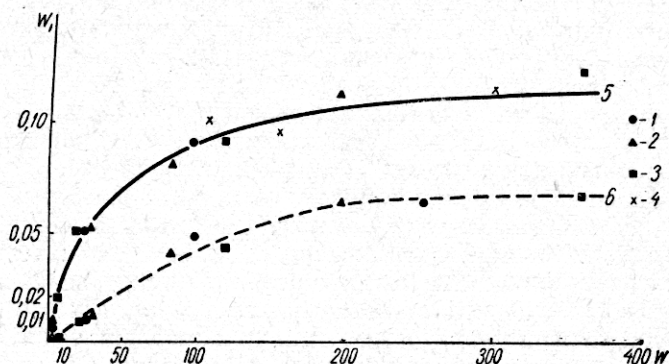


Рис. 9. Зависимость потребления и усвоения водорослей *Ankistrodesmus braunii* от их концентрации в воде и весе тела устриц:

W_1 — сухой вес водорослей (в мг), W — сухой вес тела устриц (в мг). 1 — концентрация водорослей в среде — 4,4 мг/л, 2 — 17 мг/л, 3 — 40 мг/л, 4 — 45 мг/л сырого веса, 5 — потребление в 1 час, 6 — усвоение в 1 час.

к естественным и значительно более высокими. Исследовали устриц с размерами 1—7 см и сухим весом тела 2,7—356 мг.

Во всех опытах наблюдалось образование большого количества псевдофекалий. Это означает, что скорость формирования пищевого комка значительно выше, чем скорость прохождения его через пищеварительный тракт. По мнению ряда авторов, образование псевдофекалий зависит от выделения слизи (mucous) по краям мантии. На выделение слизи и образование псевдофекалий влияет количество и качество отфильтрованной пищи. Слизь способствует поступлению пищи в ротовое отверстие (Ginitie, 1941; Jorgensen, 1949; Bellantine a. Morton, 1956; Loosanoff, Engle, 1947; Yonge, 1960).

Скорость образования псевдофекалий у *C. rhizophorae* зависела от концентрации водорослей, а их форма и плотность — от вида последних. При высоких концентрациях водорослей первый выброс псевдофекалий наступал через несколько минут после начала фильтрации. С понижением концентрации время их появления отодвигалось. При низкой биомассе водорослей (0,4 мг/л), обычной для естественных условий, псевдофекалии не образовывались.

Кривые на рис. 9 отражают зависимость потребления и усвоения протококковых водорослей (*A. braunii*) от их концентрации в воде и от веса тела устриц. С увеличением сухого веса тела устриц до 100 мг их рацион значительно возрастает. У устриц с сухим весом выше 200 мг величина потребления пищи практически не изменяется.

Количество потребляемой пищи устрицами одного размера оказалось очень близким даже при изменении концентрации водорослей в 10 раз. Суточный рацион при питании *A. braunii* составляет 0,4—5,0% сухого веса тела моллюсков. Процент ассимилированной пищи в зависимости от веса тела остается в близких пределах (0,3—2,5). В расчете на единицу веса суточный рацион находится в обратной зависимости от индивидуального веса устриц (табл. 4).

Характер зависимости величин усвоения протококковых от их концентрации и веса устриц оказался аналогичным потреблению этих водорослей (см. рис. 9). У мелких и средних устриц (до 100 мг сухого веса) степень усвоения была 8—30%. Усвояемость протококковых крупными устрицами составляла 54—68%. Количество усвоенной пищи на единицу веса оказалось довольно близким для всех размерных групп (от 2,6 до 356 мг сухого веса), т. е. 3,0—5,3 мг сухого веса пищи на 1 г сухого веса тела устриц.

Потребление *S. costatum* при всех испытанных концентрациях (10—135 млн/л) возрастало с увеличением размеров устриц. Суточный рацион был выше, чем при питании *A. braunii*, и составлял в среднем 75% веса тела. Усвоенное количество этого вида пищи находилось в пределах 5—22%

веса тела. Отмечена также тенденция понижения величин суточного рациона на единицу веса у крупных устриц. Однако количество усвоенной пищи в расчете на единицу веса с изменением последнего остается приблизительно в тех же пределах (табл. 5).

Усвояемость этого вида водорослей составляла 6—35% потребленного объема. Диатомовые хуже усваивались самыми молодыми устрицами (6—9%). В несколько раз выше был коэффициент усвояемости у взрослых животных (0,35, или 35%). Процент ассимиляции *S. costatum* мало зависел от количества потребленных водорослей при различной их концентрации в среде. Это свидетельствует о том, что абсолютные величины усвоенного корма повышались пропорционально возрастанию количества потребленной пищи.

Таблица 4
Зависимость суточного рациона от веса тела устриц при питании протококковыми водорослями (*A. braunii*)

Номер животного	Сухой вес тела, мг	Суточный рацион		
		мг сухого веса пищи на 1 экз.	% от веса тела	мг сухого веса пищи на 1 г сухого веса тела
275	2,6	0,11	4,3	43,0
282	3,0	0,10	4,0	40,0
277	5,2	0,26	5,0	50,0
466	20,0	0,62	3,1	31,0
488	27,0	0,60	2,2	22,0
320	30,5	0,63	2,1	21,0
421	73,0	0,96	1,3	13,0
353	100,0	1,04	1,0	10,4
417	110,0	1,20	1,1	11,0
377	121,0	1,10	0,5	5,2
389	163,0	1,12	0,7	7,2
358	200,0	1,32	0,66	6,6
487	256,0	1,11	0,5	5,0
493	300,0	1,22	0,4	4,0
490	356,0	1,40	0,4	4,0

Таблица 5
Зависимость потребления и усвоения *S. costatum* * от веса устриц

Номер животного го	Сухой вес уст- риц, мг	Потребленная пища		Усвоенная пища	
		мг сухого веса в сутки			
		на 1 экз.	на 1 г су- хого веса тела	на 1 экз.	на 1 г су- хого веса тела
203	1,6	3,1	1940,0	0,19	118,8
460	3,1	6,5	2100,0	0,43	139,0
463	4,6	6,2	1348,0	0,50	110,0
470	14,4	11,7	812,3	1,88	130,6
469	34,6	29,0	838,1	5,03	142,4
465	85,0	49,5	582,3	10,60	124,7
408	123,5	55,1	446,1	13,50	109,2
496	172,2	91,2	529,0	21,47	124,1
489	190,5	77,1	405,0	17,64	90,0
500	304,0	81,1	266,7	27,80	90,0

* Биомасса водорослей 60—80 г сырого веса на 1 м³.

При равной биомассе водорослей в среде (18—19 мг сырого веса на 1 л) потребление *S. costatum* оказалось в 8—17 раз выше, чем при питании *A. braunii*. Однако в пересчете на энергию усвоенного органического вещества водорослей эта разница сокращается до 3—6 раз в связи с различной усвояемостью и калорийностью этих водорослей.

Не исключено, что указанное различие в потреблении связано с неодинаковой формой и размерами клеток водорослей. Клетки *A. braunii* мелкие (ширина в центральной части 4—6μ, длина — 18—22μ). Они могут легко проходить с током воды через фильтрующий аппарат, не задерживаясь на нем. Клетки *S. costatum* имеют иную форму и соединены в цепочки, что может играть положительную роль в их задержке на фильтрационном аппарате. Аналогичные результаты были получены ранее для других двусторчатых моллюсков (Loosanoff, Engle, 1947; Jorgensen, 1949; Jorgensen, Goldberg, 1953; Ginitie, 1941; Rice, Smith, 1958; и др.). Возможно, на величине потребления *A. braunii* и *S. costatum* сказывается в какой-то мере и различное влияние этих водорослей на образование мантийной слизи, способствующей процессу питания, о чем уже упоминалось.

ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ЭНЕРГИИ УСТРИЦ

На основе полученных данных по дыханию, потреблению пищи, ее усвоению и калорийности были рассчитаны энергетические потребности устриц и степень их обеспеченности при питании водорослями. Все использованные для расчетов величины переведены с помощью соответствующих коэффициентов в количество энергии. Калорийность диатомовых водорослей (*S. costatum*) была близка к 2 ккал/г сухого веса при содержании 60% золы. Калорийность протококковых (*A. braunii*) составляла 5,3 ккал/г сухого веса, зольность — 2%.

Для выражения в калориях величин дыхания устриц применяли общепринятое соотношение: $1 \text{ мл } O_2 = 4,83 \text{ ккал}$; при расчете баланса энергии использовали уравнение $P = T + \Pi + H$ (где P — общее количество пищи, потребленное животным, T — затраты энергии на дыхание, Π — энергия, идущая на прирост, H — энергия неусвоенной пищи). В результате оказалось, что питание водорослями *A. braunii* при испытанных концентрациях — 4,5—40,0 г сырого веса на 1 м³ — энергетических потребностей устриц не удовлетворяет. Затраты энергии на дыхание обеспечиваются ассимилированной пищей только на 10—20%.

При потреблении *S. costatum* энергетические затраты устриц при сходной биомассе водорослей удовлетворяются в значительной мере. При концентрации водорослей в среде 5—20 г сырого веса на 1 м³ ассимилированная пища покрывает 30—85% затрат энергии на дыхание. При более высоких концентрациях расходы энергии на дыхание обеспечиваются полностью. В этом случае на него идет в среднем 50—60% ассимилированной энергии, остальная часть остается для расходов на другие физиологические процессы. В табл. 6 приведены основные параметры уравнения баланса энергии для одного из серии опытов. Однако для естественных условий исследованного района столь высокая биомасса водорослей не характерна. При той средней биомассе фитопланктона и первичной продукции органического вещества, которые обычно наблюдаются в прибрежных участках моря и бухтах, энергетические расходы устриц далеко не всегда могут быть удовлетворены полностью. Возможно, более эффективно потребляемыми и усвояемыми окажутся дру-

гие виды водорослей, в частности жгутиковые, лишенные твердой оболочки. Естественно предположить, что существенным дополнительным источником питания устриц может служить детрит, бактерии, мелкие простейшие.

Таблица 6

Суточный баланс энергии устриц при питании *S. costatum*

Номер животного	Сухой вес, мг	Суточный рацион (P), кал	Количество неусвоенной пищи (H), кал	Количество усвоенной пищи (A), кал	Затраты на дыхание (T), кал	Расход энергии на прирост (П), кал	Коэффициент использования энергии на прирост (K ₂)
203	1,6	6,3	5,92	0,38	0,23	0,15	0,40
460	3,1	13,0	12,14	0,86	0,50	0,36	0,42
463	4,6	12,4	11,40	1,00	0,60	0,40	0,40
470	14,4	23,4	19,64	3,76	2,01	1,75	0,46
469	34,6	58,0	47,94	10,06	5,36	4,70	0,47
465	85,0	99,0	77,80	21,20	12,32	8,88	0,42
408	123,0	110,2	83,20	27,00	17,82	9,18	0,40
496	172,2	182,4	139,46	42,94	24,88	18,06	0,42
489	190,5	154,2	118,92	35,28	28,55	8,73	0,22
500	304,0	162,2	106,2	55,60	45,11	10,50	0,19

* Биомасса водорослей — 60—80 г сырого веса на 1 м³.

Используя полевые и экспериментальные результаты, мы рассчитали возможный промысловый выход устриц при их культивировании с 1 м² поверхности обрастания под 1 м² поверхности воды. Субстрат для оседания личинок устриц должен быть погружен в воду на глубину приблизительно средней части приливо-отливной амплитуды. Если биомасса устриц на манграх в бухте Ортигоза составляет 1,7 кг/м², то в условиях культуры их можно собрать до 35 кг/м². При средней численности 250 устриц на 1 м² и соотношении размерных групп, характерном для бухты Ортигоза, общий сырой вес моллюсков на этой площади может составить 3,6 кг органической массы. Сухой вес соответственно будет равным 600 г. На дыхание всех устриц понадобится 1800 мл O₂/час при 25°С, или 8,7 ккал/час. Для обеспечения расхода энергии только на энергетический обмен потребуется более 1,6 г сухого органического вещества при калорийности последнего не менее 5 ккал/г. С учетом коэффициента усвояемости пищи в среднем 0,3 это количество увеличится соответственно до 4,5 г/час. На пластический обмен, размножение и другие физиологические процессы необходимо будет еще не менее 1,5—2,0 г/час сухого органического вещества. Если принять, что устрицы получают необходимую энергию только за счет водорослей, то для получения указанного количества пищи при биомассе фитопланктона 150 мг сухого веса на 1 м³ им предстоит отфильтровать более 30 м³ воды. Рассчитанный нами объем фильтрации воды устрицами вполне реален и находится в соответствии с литературными данными.

Изложенные выше результаты показывают, что устрицы, образуя в биоценозе мангровых зарослей зону фильтрации, играют существенную роль в трансформации вещества и энергии. Полученные данные также могут быть использованы при культивировании и интродукции *S. rhizophorae* в новые районы.

Литература

- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во БГУ, Минск.
- Винберг Г. Г., Беляцкая Ю. Г. 1959. Соотношение интенсивности обмена и веса тела у пресноводных брюхоногих моллюсков. — Зоол. журн., 38, 8.
- Винберг Г. Г., Кобленц-Мишке О. И., Хмелева Н. Н. и др. 1960. Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Изд-во БГУ, Минск.
- Виленина М. 1965. Дыхание тканей некоторых морских беспозвоночных. Автореф. дисс., М.
- Дроздов Б. Н. 1962. Калориметр для определения теплоты сгорания топлива. Учпедгиз, М.
- Остапеня А. П., Сергеев А. И. 1963. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных. — Вопр. ихтиол., 3, 1 (26).
- Сорокин Ю. И., Мешков А. Н. 1959. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных. — В кн.: Тр. Ин-та биол. водохр., 3(6).
- Bellantine D., Morton I. E. 1956. Filtering, feeding and digestion in the lamellibranch, *Lasaea rubra*. — J. Mar. Biol. Ass., 35, 1. London.
- Bertalanffy L., Müller J. 1943. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. VIII. Die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körpergröße und der Zusammenhang von Stoffwechseltypen und Wachstumstypen. — Riv. Biol., 35, 1.
- Bertalanffy L. 1951. Metabolic types and growth types. — Amer. Nat., 85.
- Bertalanffy L., Krywienczyk J. 1953. The surface rule in crustaceans. — Amer. Nat., 88.
- Bertalanffy L., Pyrozynski W. 1953. Tissue respiration, growth and basal metabolism. — Biol. Bull., 105, 2.
- Brand T., Nolan M. O., Mann E. R. 1948. Observation on the respiration of *Australorbis glabratus* and some other aquatic snails. — Biol. Bull. 95, 2.
- Galtsoff P., Whipple D. 1930. Oxygen consumption of normal and green oysters. — Bull. Bureau Fish., 46, 1094.
- Ginitie G. E. 1941. On the method of feeding of four polycypods. — Biol. Bull., 80, 1.
- Gomez de la Maza Federico. 1933. Ostriculture y Mejoramiento del Ostion Cubano. — Revista de Agric., 3.
- Jorgensen C. B. 1949. The rate of feeding by *Mytilus* in different kinds of suspensions. — J. Mar. Biol. Ass., 28, 2. London.
- Jorgensen C. B., Goldberg E. D. 1953. Particle filtration in some ascidians and lamellibranchs. — Biol. Bull., 105, 3.
- Khmeleva N. N. 1965. Empleo del método del C^{14} en el estudio de la alimentación de invertebrados de agua. — Publ. Acad. Sienc. de Cuba.
- Krüger F. 1958. Größenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs einheimischer Grillen. — Biol. Zbl., 77.
- Loosanoff V. L., Engle I. B. 1947. Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters (*O. virginica*). — Fish. Bull., 51, 42.
- Ludwig W., Krywienczyk J. 1950. Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. III. Mitteilung. Der Sauerstoffverbrauch von Muscheln in Abhängigkeit von der Körpergröße. — Zs. vergl. Physiol., 32.
- Medcof J. C. 1961. Oyster Farming in the Maritimes. — Bull. Fish. research of Canada, 131.
- Nicolić M., Marincović. 1963. Rast kamenice *Ostrea edulis* L. prije i za vrijeme fertilizacije mora u limskom kanalu, istra od 1957 do 1960. — Thalassia Jugos., 11, 4.
- Perez-Fanfante I. 1954. El Ostion Cubano. — Contribucion, 3, del CIP.
- Rice T. R., Smith R. 1958. Filtering rates of the hard clam (*Venus mercenaria*) determined with radioactive phytoplankton. — Fish. Bull., 58, 129.
- Sánchez Roig M., Gomez de la Maza F. 1954. El Ostion Cubano. — Folleto de divulgacion, 1.
- Spärck R. 1936. On the relation between metabolism and temperature in some marine Lamellibranchs, and its zoogeographical significance. — Hgl. Danske, Vedensk., Selsk., Biol. Medd., 12, 5.
- Vilaró Díaz. 1886. Instrucciones para el Establecimiento de las Industrias Ostícolas en el Litoral Cubano. Habana.

- Wesemeier H. 1960. Untersuchungen über die Stoffwechselreduktion ein intra- und interspezifischer vergleich an 17 Molluskenarten.— Zs. vergl. Physiol., 43, 1.
 Yonge C. M. 1960. Oysters. Collins. London.
 Zeuthen E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms.— Quart. Rev. Biol., 28, 1.

LA RESPIRACION Y ALGUNAS PARTICULARIDADES EN LA ALIMENTACION DE LA OSTRAS *CRASSOSTREA RHIZOPHORAE* GUILDING

N. N. IMELIOVA, D. SANS

Instituto Biológico de los mares del Sur, AC de la RSS de Ucrania
 Instituto de Oceanología, AC de la República de Cuba

Resumen

Fue investigada la distribución natural de la ostra en los mangles en la bahía de Ortigosa. Fue dada la característica hidrobiológica de la región en trabajo. La altura del horizonte donde se encuentra la ostra es de 30 cm; la cantidad 44—371 ejemplares/m²; biomasa 0,3—2,1 kg/m²; el tamaño mayor de una ostra 7—8 cm en estado crudo, el peso 3,6 gr, caloricidad — 4,35—5,24 Kcal/gr de sustancia seca. Fue calculada la ecuación de dependencia entre peso seco (y) del cuerpo de ostra, del peso crudo (x): $y = 0,1736 x - 0,0008$ y del peso crudo del total con la valva (z): $x = 0,1355 - 0,0010$. Fue demostrada una buena adaptación de las ostras a bruscos cambios en los factores del medio ambiente (a la salinidad, a la existencia de los moluscos fuera del agua) y una gran estabilidad de su metabolismo. La dependencia de la respiración Q (ml O₂/ ejemplar. en una hora) del peso seco (W) de los animales en 25°C se expresa en la siguiente ecuación $Q = 3,03 W^{0,98}$.

La intensidad de respiración de la ostra fue recalculada en peso crudo y general del cuerpo de la ostra. Fue determinada la cantidad de consumo y asimilación de algas marinas por las ostras *Ankistrodesmus braunii* y *Skeletonema costatum* en sus diferentes concentraciones en el medio. La ración de alimento de *A. braunii* tomada por un día constituyó en término medio 3% de peso del cuerpo, con una alimentación de *S. costatum* — 75%. Con el aumento del tamaño de la ostra la ración en un día se disminuye por cada unidad de peso. La cantidad de la alimentación asimilada en la unidad de peso prácticamente no se altera. La asimilación de *A. braunii* constituía 8—70%, *S. costatum* — 6—35% dependiendo de la edad del animal. Fueron determinadas las necesidades energéticas de las ostras y el grado de abastecimiento en la alimentación con las algas indicadas y se indica el balance de energía por un día. Fue calculado el rendimiento comercial de producción de las ostras en su cultivación hasta 35 kg/m² y la cantidad de sustancia y energía necesaria para garantizar sus procesos fisiológicos.

RESPIRATION AND SOME FEATURES OF NUTRITION OF THE OYSTERS *CRASSOSTREA RHIZOPHORAE* GUILDING

N. N. KHMELYOVA, D. SANS

Institute of Biology of Southern Seas, Academy of Sciences, Ukrainian SSR
 Institute of Oceanology, Academy of Sciences, Cuban Republic

Summary

The natural distribution of oysters was investigated on mangroves in the bay of Ortigosa. Hydrobiological characteristics of the investigated region are given. The altitude of the horizon inhabited by oysters is 30 cm, the number of oysters is 44—371 per m², the biomass is

0.3—2.1 kg/m², the maximum oyster size is 7—8 cm when the bogy weight is 3.6 g, the caloric value is 4.35—5.24 kcal per g of dry matter. Equations are obtained for the dependence of oyster body dry weight (y) on the wet weight (x) — $y = 0.1736x - 0.0008$, and for the dependence of the wet weight on the total weight with the valves (z) — $x = 0.1355z - 0.0010$. It is shown that oysters adapt well to sudden exchanges of environmental factors (salinity, existence of mollusks outside water) and that the metabolism of oysters is very stable. The dependence of respiration Q (ml O₂ per a representative in one hour) on the animal body dry weight (W) at 25°C is expressed by the equation $Q = 3.03W^{0.98}$. Respiration intensity is calculated per body wet weight and total weight. The value of the consumption and assimilation of the algae *Ankistrodesmus braunii* and *Skeletonema costatum* by oysters is determined, when the alga concentration varies in the medium. The average daily diet value when feeding on *A. braunii* was 3% of body weight and on *S. costatum* 75%. When the oyster size increases the daily diet value per unit weight decreases. The quantity of assimilated food per unit weight does was practically independent of the body weight. Assimilation of *A. braunii* was 8—70% and that of *S. costatum* was 6—35% depending on the animal age. The energetic requirements of oysters and the degree of their provision are determined when oysters feed on the indicated algae. The daily energy balance is given. The industrial output of oysters on calculation (about 35 kg/m²) and the quantity of matter and energy necessary for providing their physiological processes are calculated.