

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ  
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

ПРИБ. 1981

ПРОВ 98

# БИОЛОГИЯ МОРЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ  
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

*Выпуск 48*

ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА  
И МОРСКИЕ ОБРАСТАНИЯ

Институт биологии  
южных морей ДНУ СССР

БИБЛИОТЕКА

№ Зек

В. Д. Б р а й к о

## МЕТАБОЛИТЫ МИДИЙ И РОЛЬ ИХ В МОДИФИКАЦИИ МИКРОУСЛОВИЙ ЦЕНОЗА ОБРАСТАНИЙ

Многолетние наблюдения за процессом формирования сообщества обрастаний [1, 5, 6, 15] свидетельствуют, что во всех защищенных от сильных волнений районах Черного и других морей ценоз обрастания завершают моллюски, являясь показателем достижения сообществом состояния динамического равновесия. В свете современного подхода к изучению сообщества, учитывающего и ряд факторов абиотической среды, сделана попытка определить степень влияния мидий (*Mytilus galloprovincialis* L.) на микроусловия ценоза обрастания. Основными критериями при этом служили скорость потребления кислорода моллюсками и интенсивность выделения ими растворенного органического вещества (РОВ). Дыхание и экскреция РОВ — наиболее существенные стороны метаболизма мидий, позволяющие оценить роль их в модификации «экоклимата» [8] сообщества обрастаний.

### Методика

Изучение потребления кислорода мидиями и взаимосвязи этого процесса с интенсивностью выделения РОВ проводилось в течение 1977 г. на моллюсках, взятых из обрастания пластин, висевших в Севастопольской бухте. Наблюдения выполнялись при температуре обитания животных в море (табл. 1, 3, 4). Мидии во всех случаях выдерживались до опыта в проточном аквариуме в течение 2 ч. Определение зависимости скорости экскреции РОВ мидиями от массы проводилось на особях размерами 20—80 мм, общей массой (вместе со створками) 2—53 г. В каждый сосуд, объемом 1000 мл, помещалось 100 г мидий ( $\pm 5$  г), количество животных в эксперименте в зависимости от размера варьировало от 2 до 45 экз. Банки оставались открытыми весь период экспозиции (24 ч). Показателем выделения органического вещества служило приращение его в сосудах с мидиями по сравнению с контрольными склянками, где животные отсутствовали. Концентрацию внешних метаболитов измеряли методом ультрафиолетовой фотометрии на СФ-16 в кювете 10 см против воздуха. Воду перед фотометрированием фильтровали через стеклянный фильтр № 4. В случае размножения моллюсков воду фильтровали через мембранный фильтр с диаметром ячеек 0,23 мкм (предварительно прокипяченный в дистиллированной воде в течение 15 мин), что позволяло полностью избавиться не только от яиц, но и от сперматозоидов. Содержание РОВ рассчитывали по формуле  $K = 50 \cdot E_{260} - 1,5$ , где  $K$  — концентрация РОВ мг·л<sup>-1</sup>;  $E_{260}$  — экстинкция на длине волны 260 нм [12].

Для выявления степени связи между интенсивностью экскреции РОВ и потреблением кислорода мидиями поставлена серия опытов на моллюсках, составляющих основу популяции в сообществе обрастания (размеры 40—50 мм). Как и в предыдущем эксперименте, общая масса мидий в каждом сосуде составляла 100 г в 1000 мл, а экспозиция — 24 ч. Отличие заключалось в подборе особей близких размеров (поэтому плотность посадки животных в каждом опыте была одинакова). Кроме того, экспериментальные сосуды закрывали притертыми пробками. Воду в них в течение опыта, а также перед взятием проб на кислород и РОВ тщательно перемешивали. Содержание в воде кислорода определяли методом Винклера.

Для получения исходных данных, отражающих удельную скорость выделения РОВ мидиями во времени (в зависимости от продолжитель-

ности экспозиции), исследовали экспериментальную популяцию общей массы 300 и 500 г, что в какой-то мере отражало плотность моллюсков в обрастании. Опытные группы мидий заливали литром воды, общий объем сосудов при этом составлял 2000 мл. Для определения оптической плотности через каждый час из сосудов отбирали 20 мл воды и добавляли столько же из параллельных склянок с аналогичным количеством моллюсков (банки оставались открытыми). По результатам наблюдений при помощи чисел Чебышева рассчитывали корреляционные уравнения соответствующего порядка, критерием чего служила основная ошибка [9].

Аналогично ставили эксперименты по выявлению интенсивности выделения РОВ сытыми и голодными мидиями. Выполнено два варианта опытов. В одном определяли содержание внешних метаболитов у группы особей в начале эксперимента и через 10 дней, в течение которых моллюски находились в проточном аквариуме, но не подкармливались. Во втором варианте содержание РОВ в опытах с сытыми и голодными моллюсками регистрировали параллельно, но у разных групп — только что выловленных в море (сытые) и находившихся в условиях проточного аквариума 10 дней (голодные). Поскольку при одинаковой общей массе масса тела отдельных групп животных после вскрытия заметно различалась, в данном сообщении изложены результаты первого варианта.

Во всех экспериментах не учтено содержание в воде органического азота, фосфора и других соединений, которые в силу ограниченных возможностей спектрофотометра не дают в пределах используемых длин волн максимального поглощения. Так как в составе внешних метаболитов моллюсков содержание этих веществ незначительно [3], а также с учетом цели данного исследования, подобное допущение вполне правомерно.

### Результаты и обсуждение

На основании данных по динамике экскреции РОВ разноразмерными группами мидий, составляющими основу популяции (табл. 1), оказалось возможным рассчитать степенные уравнения зависимости удельной скорости выделения РОВ от массы мидий по формуле  $E_d = eW^{k-1}$ , где  $E_d$  — удельная скорость выделения РОВ в  $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ;  $e$ ,  $k$  — коэффициенты [13]. Для расчета параметров степенных уравнений применяли метод наименьших квадратов.

Т а б л и ц а  
Выделение РОВ мидиями в зависимости от массы (апрель,  $t = 14,2^\circ\text{C}$ )

Масса, г·экз <sup>-1</sup>			РОВ, мг·л <sup>-1</sup> × ×экз <sup>-1</sup> × ×сутки <sup>-1</sup>	Раз- мер, мм,	Масса, г·экз <sup>-1</sup>			РОВ, мг·л <sup>-1</sup> × ×экз <sup>-1</sup> × ×сутки <sup>-1</sup>	Раз- мер, мм
общая	сырая	сухая			общая	сырая	сухая		
50,00	7,019	0,396	2,300	70,80	16,67	3,297	0,575	0,417	50,60
52,50	6,197	1,169	2,000	70,80	11,10	1,986	0,461	0,487	40,50
48,50	5,372	1,074	3,325	70,80	10,00	2,133	0,472	0,360	40,50
46,00	5,203	1,014	3,250	70,80	10,00	2,009	0,467	0,545	40,50
33,00	5,573	1,048	2,167	60,70	6,25	1,113	0,259	0,619	30,40
33,33	4,091	0,820	1,633	60,70	5,83	1,196	0,314	0,320	30,40
25,00	4,211	0,885	1,137	60,70	5,56	0,945	0,218	0,889	30,40
25,00	3,920	0,817	0,625	60,70	2,50	0,463	0,117	0,312	20,30
25,00	3,815	0,872	0,690	50,60	2,42	0,489	0,117	0,330	20,30
20,60	3,412	0,698	0,600	50,60	2,17	0,538	0,121	0,198	20,30
17,83	3,310	0,682	0,683	50,60	2,13	0,409	0,104	0,349	20,30

Зависимость удельной скорости экскреции РОВ от общей массы выражается уравнением

$$E_d = 0,14W^{-0,344 \pm 0,08},$$

а при расчете на сырую и сухую массы тела соответственно

$$E_d = 0,438W^{-0,274 \pm 0,11} \text{ и } E_d = 1,146W^{-0,207 \pm 0,13}.$$

Значения коэффициентов регрессии свидетельствуют об относительно низкой интенсивности экскреции РОВ мидиями. Приращение концентрации внешних метаболитов не всегда имело место. Содержание РОВ в экспериментах в 10—15 случаях составляло по сравнению с контролем меньшую величину. Следует подчеркнуть, что при низкой плотности посадки животных в эксперименте (менее 100 г в 1000 мл) и непродолжительной экспозиции (1, а иногда 2 ч) концентрация метаболитов в опыте и контроле практически совпадала. Выявленный характер метаболизма у моллюсков биологически вполне оправдан. Выделение РОВ, как будет показано ниже, является прежде всего результатом неполного сгорания продуктов обмена, пищеварения и размножения. Интенсивность протекания этих процессов и обуславливает соответствующую динамику поступления РОВ в окружающую среду. В ценозе обрастания, где мидии образуют густые поселения, поступление РОВ в окружающую среду, по всей вероятности, в большинстве случаев имеет место, хотя концентрация его заметно меняется.

Подтверждением этому могут служить данные по динамике экскреции РОВ моллюсками, полученные в опытах с плотностью посадки животных, характерной для естественных поселений (табл. 2). Для каждого опыта рассчитывали частные уравнения. Полученные при этом цифровые значения оказались в ряде опытов близкими (отклонения в пределах ошибки), что позволило характер выявленной зависимости описать четырьмя уравнениями (табл. 3).

Действительно, при высокой численности мидий в сосудах (300, 500 г в 1000 мл воды) лишь в отдельных случаях наблюдалось сниже-

Таблица 2

Размерный и весовой состав экспериментальной популяции мидий

Номер уравнения	Масса, г			Численность, экз.	Размер, мм
	общая	сырая	сухая		
1	300	23,003	4,182	8	67,2—70,4
2	300	26,826	5,701	7	71,2—77,0
2	300	25,273	4,661	7	72,1—77,0
2	300	30,137	5,830	7	74,3—69,7
4	500	64,104	13,392	13	65,0—84,2
3	500	81,918	15,305	14	70,4—76,2

Таблица 3

Уравнения кинетики выделения РОВ мидиями ( $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1}$ ) в апреле

$t$ , °C	Плотность популяции, г/л	Номер уравнения	Уравнение*	Основная ошибка
12,0	300	1	$-0,0052 + 0,0051x + 0,00036x^2$	0,026
12,0	300	2	$0,0475 - 0,0192x + 0,00264x^2$	0,019
13,3	500	3	$-0,0262 + 0,0294x + 0,0014x^2$	0,055
13,3	500	4	$0,121 - 0,056x + 0,013x^2$	0,048

\*  $x$ —время в часах. Уравнение справедливо для  $0 \leq x \leq 10$ .

ние содержания РОВ в течение первого часа (уравнения 1, 3). Обычно на протяжении всего опыта (9 ч) происходило приращение концентрации растворенного в воде органического вещества (уравнения 2, 4). Удельная скорость поступления в окружающую среду внешних метаболитов, в зависимости от продолжительности эксперимента, описывалась в большинстве случаев уравнением второго порядка.

Поскольку экскреция РОВ и скорость дыхания определяются сходными переменными — массой моллюсков, физиологическим состоянием, накармливаемостью, температурой, плотностью посадки животных в опыт,

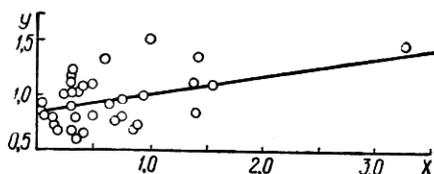


Рис. 1. Соотношение РОВ ( $X$ ,  $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1} \times \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ) и потребление кислорода ( $Y$ ,  $\text{мл} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ) у мидий.

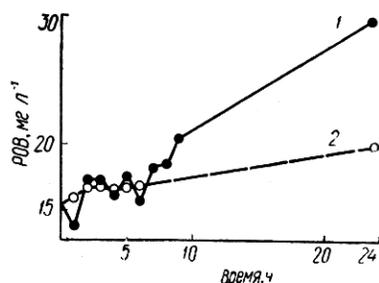


Рис. 2. Изменение содержания РОВ в течение суток в опытах с сытыми (1) и голодными (2) мидиями.

продолжительностью эксперимента, — сделана попытка количественной оценки взаимосвязи этих процессов. Следует отметить, что определение в одних и тех же опытах содержания РОВ и потребления  $\text{O}_2$  сопряжено с рядом методических трудностей. Содержание внешних метаболитов целесообразно определять после суточной экспозиции (при заданной плотности и объеме респирометра). Вместе с тем данные по потреблению кислорода мидиями, полученные через сутки, свидетельствуют, что при заметном снижении напряжения кислорода в воде опытных сосудов резко снижаются траты на обмен. Известно [10], что животные, обитающие в среде с низким содержанием в воде кислорода и получающие энергию в результате гликолиза, имеют обычно зависимое дыхание. Мидии относятся к таким организмам, поскольку наряду с аэробным обменом у них имеет место гликолитический путь образования энергии [4]. Поэтому в опытах продолжительностью 24 ч, когда напряжение в воде кислорода резко падало, составляя обычно 20—30% исходного, мидии дышали слабо. Снижение растворенного в воде кислорода приводит также к тому, что полного окисления углеводов до конечных продуктов метаболизма ( $\text{CO}_2$  и воды), как это обычно имеет место при наличии достаточного количества растворенного в воде  $\text{O}_2$  [2], не происходит. В связи с этим часть недоокисленных веществ выделяется в воду в виде РОВ, которое с увеличением экспозиции может накапливаться в заметном (регистрируемом прибором) количестве. Однако, учитывая, что в природных поселениях мидий на стадии доминирования их в сообществе газовый режим и концентрация РОВ, как будет показано ниже, иные, по сравнению с окружающей средой, указанные моменты не искажают естественный ход изучаемой зависимости. Поэтому данные по потреблению кислорода и концентрации внешних метаболитов, полученные в июле для размерных групп с сырой массой от 4 до 7 г, обработаны статистически, и выведено уравнение регрессии, отражающее соотношение этих процессов:  $y = 0,843 + 0,1806 x$ , где  $y$  — потребление кислорода;  $x$  — концентрация РОВ. На рис. 1 приведены опытные данные и теоретическая линия регрессии. Разброс точек оказался сравнительно большим, поскольку процесс выделения внешних метаболитов имеет и свою противоположную сторону — потребление

РОВ мидиями [11] и подавление скорости дыхания, что в какой-то мере заглушеывает существующую зависимость между рассматриваемыми параметрами.

Результаты наших наблюдений на мидиях и других животных [13] показали, что интенсивность выделения РОВ, наряду с прочими факторами, зависит от их накормленности. Изменение концентрации внешних метаболитов в опытах с сытыми и голодными мидиями, общей массой 300 г, массой тела 26,830 г, сухой массой 5,708 г, показано на рис. 2.

Таблица 4

Изменение экстинкции в экспериментах с моллюсками, предварительно выдержанными сутки без протока (общая масса 100 г в 1000 мл,  $t = 18,8-19^{\circ}\text{C}$ )

Сырая масса, г	Экстинкция на волне $E_{260}$	Потребление кислорода в сутки	Размер, мм	Количество мидий в опыте
16,000	0,190	3,9964	65	2
17,000	0,185	4,5320	65	2
16,200	0,187	4,4944	65	2
17,500	0,200	4,0376	50	3
13,400	0,188	3,7680	50	3
16,500	0,200	4,1200	50	3
14,00	0,202	3,8728	40	4
Контроль	0,205	5,0264	—	—

В опытах с моллюсками, только что доставленными из моря (условно названными сытыми), наблюдалось резкое чередование снижения и увеличения содержания РОВ. У этой же группы мидий, спустя 10 дней (голодные), отмечалось постепенное незначительное увеличение концентрации РОВ. Однако в целом голодные мидии экскретировали его слабее, чем сытые. С увеличением экспозиции расхождение в содержании метаболитов в опытах с сытыми и голодными животными увеличивалось. Учтывая, что мидии находились в проточном аквариуме, можно говорить лишь о частичном голодании. В опытах с моллюсками (общая масса 100 г в 1000 мл воды, экспозиция 24 ч), взятыми из группы, предварительно выдержанной без протока в течение суток при уплотненной посадке (5000 г в 2000 мл), т. е. в условиях, исключающих возможность питания, выделения РОВ не наблюдалось (табл. 4), в ряде случаев содержание метаболитов оказалось ниже, чем в контроле.

Динамика экскреции РОВ сытыми и голодными особями дает основание считать, что поступление в воду РОВ, наряду с выделением недоокисленных продуктов обмена, происходит в основном в процессе пищеварения.

Наибольшие изменения микроусловий в ценозе обрастаний, вызванные жизнедеятельностью мидий, совпадают с периодом их нереста. В результате экспериментов установлено, что в процессе размножения с половыми продуктами выделяется огромное количество РОВ. Усиленная трата метаболитов при откладке яиц сопровождается снижением концентрации связанных аминокислот в тканях мидий [14]. В период нереста отмечается и максимальное потребление кислорода моллюсками. В опытах с одной нерестящейся особью в течение 2—5 мин отмечалось чрезвычайно интенсивное поступление РОВ в окружающую среду, а напряжение кислорода резко снижалось по сравнению с контролем (более чем  $1 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$  (табл. 5).

Показательно, что в пробах воды, взятых в море в период нереста мидий непосредственно вблизи их поселений и на некотором удалении, содержание кислорода и РОВ заметно отличалось. Содержание раст-

## Потребление кислорода и выделение РОВ нерестящимися мидиями

t, °C	Масса тела, г		O <sub>2</sub> , мл·экз <sup>-1</sup> ×ч <sup>-1</sup>	РОВ, мг·л <sup>-1</sup> × экз <sup>-1</sup> × ×5 мин <sup>-1</sup>	Размер, мм
	сырая	сухая			
14,2	2,3009	0,4946	—	0,8958	40—50
14,2	1,1892	0,2637	—	1,0312	30—40
17,0	2,8820	0,5744	1,5840	1,8050	50—60
17,0	2,5470	0,5089	1,3670	2,1050	50—60
17,0	3,4960	0,7034	1,2164	1,7550	50—60
17,0	2,5784	—	—	1,4375	50—55
17,0	2,5680	—	1,1520	1,0062	50—55
17,0	3,7835	0,5908	—	2,3125	50—60
18,6	2,7835	0,5738	1,2285	2,7375	50—60
18,2	2,5414	0,5394	—	2,3750	50—60
18,2	2,5213	0,5218	1,2378	1,9687	50—60
18,2	2,6218	0,5287	1,0790	2,5687	50—60
19,0	2,2000	—	1,1960	1,3458	40
19,0	2,3000	—	1,3040	1,3346	40
19,0	2,4000	—	1,3280	1,3518	40
17,0	2,8718	—	0,9913	1,0062	50—55

воренного в воде кислорода в сообществе моллюсков варьировало от 2 до 3 мл·л<sup>-1</sup>, в толще воды эта величина равнялась 6,527 мл·л<sup>-1</sup> при температуре 14°C. Концентрация внешних метаболитов соответственно была 18,0 и 15,5 мг·л<sup>-1</sup>. Возможно, что в результате сгонно-нагонных явлений, течений, а особенно волнения, отмеченные различия сравнительно быстро могут нивелироваться. Этому, по всей вероятности, способствует в какой-то мере высокая численность диатомовых, характерная для сообщества обрастания [7], что, наряду с другими регуляторными механизмами, придает «экоклимату» сообщества определенную динамическую стабильность. Однако, поскольку внешне метаболиты поступают постоянно, как это показано экспериментами, большие или меньшие отклонения условий обитания в сообществе, по сравнению с остальной массой воды, неизбежны. Результаты исследований влияния поселений *Mytilus edulis* на динамику растворенного органического вещества свидетельствуют о важном их значении в поступлении РОВ в прибрежные воды [3].

Таким образом, учитывая сравнительно продолжительный период нереста черноморских мидий, можно полагать, что они определяют микроусловия в сообществе, а следовательно, особенности формирования ценоза обрастания. В сообществе обрастаний в результате жизнедеятельности мидий часто возникают условия, неблагоприятные для оседания и дальнейшего существования сопутствующей фауны, что в определенной мере обуславливает регулирование ее численности и видового состава. Влияние мидий на плотность поселения обрастателей в связи с совпадением сроков их размножения с массовым оседанием личинок обрастателей несомненно велико. Последние, вероятно, в массе гибнут в процессе метаморфоза от недостатка кислорода, свойственного сообществу в период нереста моллюсков (табл. 5).

Результаты экспериментов дают основание предположить, что в рассматриваемом ценозе постоянно могут обитать только виды, способные в той или иной мере переходить на анаэробный обмен.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Брайко В. Д. Некоторые сукцессивные закономерности в сообществе макрообрастаний.— Океанология, 1974, 14, № 2, с. 345—348.
2. Бранд Т. Анаэробиз у беспозвоночных. М., Изд-во лит. на иностр. яз., 1951. 355 с.

3. Гаркавая Г. П., Галкина В. Н. Динамика растворенного органического вещества в связи с фильтрующей деятельностью мидий.— В кн.: Тез. докл. на VII конф. по химии моря. М., Изд-во Моск. ун-та, 1975, с. 61—63.

4. Горомосова С. А. Элементы углеводного обмена у мидий в норме и при воздействии ядов.— В кн.: Биологич. основы борьбы с обрастанием. Киев, Наук. думка, 1973, с. 133—155.

5. Долгопольская М. А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море.— Тр. Севастоп. биол. станции, 1954, т. 8, с. 157—173.

6. Зевина Г. Б. Обрастания в морях СССР. М., Изд-во Моск. ун-та, 1972. 211 с.

7. Кучерова З. С. Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. станции, 1960, 13, с. 39—48.

8. Макфедьен Э. Экология животных. М., Мир, 1965. 375 с.

9. Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М., Физматгиз, 1961. 479 с.

10. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., Мир, 1976. 766 с.

11. Хайлов К. М. Утилизация растворенного органического вещества морской воды иглокожими и моллюсками.— Докл. АН СССР, 1971, 198, № 2, с. 443—446.

12. Хайлов К. М., Бурлакова З. П. Определение концентрации растворенного органического вещества морской воды методом прямой ультрафиолетовой фотометрии.— В кн.: Всесоюз. конф. по химии моря. М., Изд-во Моск. ун-та, 1968, с. 43—44.

13. Холодов В. И. Трансформация различных форм пищи морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis* (O. F. Müller). Автореф. канд. дис. Дальние Зеленцы, 1974. 28 с.

14. Mirza M. V., Badaea M. Amino acids dynamics in the mantle tissue of pontic *Mytilus galloprovincialis* Lmk.— Rev. roum. biochim., 1976, 13, N 1, p. 19—23.

15. Relini Giulio. Preliminary results of fouling investigations carried out at a depth of 200 m in the Ligurian Sea.— Rapp. et proc.-verb. réun. Commis. int. explor. sci. Mer. méditerr. Monaco, 1975, 23, N 2, p. 105—107.

Институт биологии южных морей  
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию  
10.05.77

V. D. B r a j k o

## METABOLITES OF MUSSELS AND THEIR ROLE IN MODIFICATION OF MICROCONDITIONS IN FOULING CENOSIS

### Summary

The degree of molluscs effect on the fouling community microconditions at the stage of dynamic equilibrium is presented based on the results of studies in oxygen uptake by mussels and the dynamics of dissolved organic substance (DOS) excretion. The exponential equations are obtained reflecting the dependence of specific rate of DOS excretion on the mass of mussels. It is shown that the delivery of external metabolites to the environment in time is described in most cases by the second order equations. The regression equation is derived which reflects the interrelation between molluscs respiration and DOS content. It is established that DOS delivery due to mussels vital activity occurs mainly in the process of digestion and especially of reproduction. It may be supposed that molluscs play a remarkable role in modification of cenosis microconditions determining the number and species composition of the fouling.

УДК 577.472(28)

В. Д. Б р а й к о

## ДЫХАНИЕ МИДИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАЗМЕРОВ РЕСПИРОМЕТРОВ

При изучении метаболизма организмов обрастания возникла необходимость определения оптимальных размеров сосудов и плотности содержания животных. При изучении дыхания в связи с необходимостью получения данных, аналогичных или близких к таковым в естественных