

УДК 591.524.11:574.47 (262.5)

## Энергетический бюджет и эффективность использования пищи на рост у черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*)

Сытник Н. А.<sup>1</sup>, Золотницкий А. П.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Керченский государственный морской технологический университет,  
Керчь, Республика Крым, Россия

<sup>2</sup> Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института  
рыбного хозяйства и океанографии  
Керчь, Республика Крым, Россия  
zarb@mail.ru

Исследован энергетический бюджет и динамика составляющих его элементов у черноморской мидии в процессе трёхлетнего выращивания на искусственных субстратах (коллекторах) в Керченском проливе. Проанализированы изменения скорости роста соматической (Ps) и генеративной (Pg) ткани, органического вещества раковины (Pr), а также скорости потребления кислорода моллюсками на разных стадиях онтогенеза. На основе полученных данных рассчитана величина ассимилированной пищи и энергетический бюджет (баланс) этого вида моллюска в процессе культивирования. Представлена количественная характеристика эффективности использования пищи на рост ( $K_2$ ) у черноморской мидии в процессе индивидуального развития. Показано, что максимальное значение  $K_2$  наблюдалось на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза, достигая 0,6 (60 %). С возрастом и увеличением длины и массы тела происходило устойчивое снижение величины этого показателя. Проанализировано влияние температуры воды на динамику чистой эффективности роста мидии в онтогенезе. Обнаружено, что с возрастанием температуры воды значение  $K_2$  возрастает, но при температуре выше 23 °C величина этого показателя снижается. Изучено специфическое динамическое действие пищи (СДП) на энергетический бюджет и величину  $K_2$ . Показано, что с учётом этого фактора чистая эффективность роста может снижаться на 5 %. На основе имеющихся данных представлена математическая модель зависимости  $K_2$  от удельной скорости роста ( $q_w$ ), которая описывается гиперболической функцией.

*Ключевые слова:* мидия, рост, дыхание, ассимилированная энергия, энергетический бюджет, чистая эффективность роста.

### ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время одним из наиболее интенсивно развивающихся направлений морской аквакультуры является выращивание раковинных (двустворчатых и брюхоногих) моллюсков (Биологические основы..., 1998; Марикультура мидий..., 2007; Александров, 2008). По данным ФАО (Мировой обзор..., 2014) объёмы их культивирования в 2014 году составили почти 14,9 млн. тонн, что значительно больше представителей других систематических групп морских гидробионтов (кроме водорослей). В Чёрном море важнейшим объектом морской аквакультуры (конхиокультуры) является черноморская мидия (*Mytilus galloprovincialis*, Lamarck (1819)).

Стратегия и тактика управления в пресноводной и морской аквакультуре основаны на анализе различных адаптаций (клеточных, организменных, популяционных, биоценологических) культивируемых видов к различным экологическим факторам среды. Вместе с тем, любая адаптивная перестройка на уровне организма, популяций и слагающих их сообществ всегда связана с изменением трат энергии на каждом уровне их структурно-функциональной организации. В связи с этим, метаболическая оценка приспособительных реакций должна быть одной из фундаментальных основ марикультуры, поскольку любое изменение того или элемента баланса отражается на энергетическом бюджете данного вида гидробионта. В свою очередь, он определяется тратами на метаболизм, процессами питания, роста, экскреции неусвоенной пищи и прижизненно отторгаемых структур (половых продуктов, выделяемых органических соединений и др.), благодаря которым осуществляется

биотический круговорот в любой экосистеме (Заика, 1985; Brown et al., 2004; Алимов и др., 2013). Для возможно полного представления скорости биопродуцирования живой массы на каждом трофическом уровне необходимо иметь количественные представления о наиболее важных эколого-физиологических параметрах исследуемого гидробионта на разных стадиях жизненного цикла.

Таким образом, сопряженная оценка продукционных и метаболических характеристик черноморской мидии представляет, как теоретический интерес для анализа биоэнергетики популяций и их роли в функционировании водных экосистемах, так и прикладное значение, в частности, при оценке биопродукционного потенциала мидий. Следует также подчеркнуть, что изучение баланса энергии мидий, выращиваемой на коллекторах имеет самостоятельное значение, в частности, с точки зрения оценки количества энергии (и пищи), необходимой для выращивания единицы продукции для последующей оптимизации биотехнологии выращивания данного вида гидробионта (Биологические основы..., 1998). Хотя материалы по энергетическому бюджету съедобной мидии (*Mytilus edulis*) довольно многочисленны (Bayne, Newell, 1983; Smaal et al., 1997; Naag, 2013 и др.), биоэнергетика черноморских мидий изучена слабо. В настоящее время существуют лишь единичные публикации, посвящённые этому вопросу (Шульман и др., 1990; Финенко, Романова, 1992), но некоторые их положения требуют уточнения и дальнейшего исследования. В отечественной литературе имеются сведения по отдельным элементам биоэнергетики – дыханию и росту черноморских мидий, которые имеются в разных статьях (Иванов, 1967; Брайко, Дерешкевич, 1978; Муравская, Галкина, 1979), но без анализа энергетического баланса этого вида.

Цель настоящей работы – исследовать энергетический бюджет и оценить эффективность использования пищи на рост ( $K_2$ ) у черноморской мидии в процессе трёхлетнего выращивания в Керченском проливе.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования являлись мидии, выращиваемые на искусственных субстратах (коллекторах), установленных в Керченском проливе. Для изучения роста мидий в первой декаде июня с коллекторов, было снято 124 экз. спата, размером 2–3 мм, которые поместили в плоский сетной садок, размером 0,7×0,7 м, где и проводили выращивание в течение трёх лет. Через каждые 1,0–3 месяца особей поднимали из садка, проводили измерение размера и массы раковины, после чего вычисляли средние значения длины и массы 1 экз. (рис. 1). Садок в течение всего периода выращивания находился в толще воды, на глубине 2,5 м от дна и 2 м от поверхности воды (Золотницкий, Вижевский, 2005).

Энергетический бюджет (баланс) определяли на основе общепринятого балансового уравнения потоков энергии в теле (Винберг, 1979; Алимов и др., 2013):

$$C = P + R + F \quad (1)$$

Это же уравнение можно также представить в виде:  $C = A + F$  или  $C = A \cdot U^{-1}$ , где  $C$  – энергия потреблённой пищи (суточный рацион);  $P$  – энергия суточного прироста массы соматической ткани ( $P_s$ ), трат на генеративный обмен ( $P_g$ ) органического вещества раковины ( $P_r$ );  $R$  – траты на энергетический обмен;  $A (= P + R)$  – энергия ассимилированной пищи;  $F$  – энергия неусвоенной пищи;  $U$  – усвояемость пищи ( $A/C$ ) (Заика, 1983; Bayne, Newell, 1983; Suchotin, 1992).

Для характеристики ростовых процессов определяли удельную скорость весового роста ( $q_w$ ) и среднесуточный прирост массы ( $P_w = dw/dt$ ), которые находили по формулам:

$$q_w = \ln(W_2/W_1)/(t_2 - t_1) \quad (2)$$

$$P_w = q_w \cdot W \quad (3)$$

где  $W_1$ ,  $W_2$  и  $W$  соответственно начальная, конечная и средняя масса моллюсков за анализируемый интервал времени от  $t_1$  до  $t_2$  (сут.). Для раздельного определения скорости роста соматической ткани ( $P_s$ ) и органического вещества раковины ( $P_r$ ) использовали эмпирически полученные нами уравнения:

$$W_r = 0,393 \cdot W^{1,03}, n=125, R^2=0,943 \quad (4)$$

$$W_s = 0,275 \cdot W^{0,92}, n=125, R^2=0,951 \quad (5)$$

$$W_c = 0,06 \cdot W^{1,02}, n=125, R^2=0,914 \quad (6)$$

где  $W_r$ ,  $W_s$ ,  $W_c$ ,  $W$  – соответственно, масса раковины, сырой и сухой массы мягкой ткани и общей массы моллюска (включая раковину и мантийную жидкость). Для определения сухой массы мягких тканей их отделяли от створки и высушивали в сушильном шкафу при температуре 70 °С до постоянного веса.

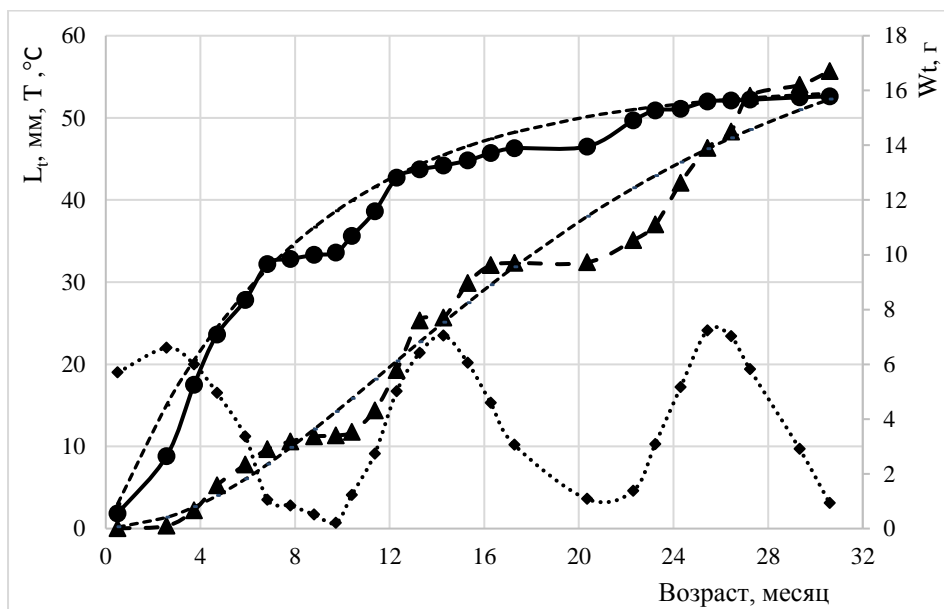


Рис. 1. Кривые линейного (1) и весового (2) роста мидии, при выращивании в садках Керченского пролива

1 – кривые линейного роста; 2 – кривые линейного роста; 3 – температура воды; «гладкие» линии – расчётные данные.

Содержание органического вещества раковины мидий ( $Q_r$ ) варьировал в пределах 2,27–3,87 %. Для практических целей её энергоёмкость (дж) в зависимости от длины тела ( $L$ ) определяли на основе эмпирического полученного уравнения:

$$Q_r = (7,65 \pm 1,72) \cdot Lr^{(-0,348 \pm 0,07)}, n=16, R^2=0,51 \quad (7)$$

Индивидуальную генеративную продукцию ( $P_g$ ) рассчитывали на основе материалов по плодовитости ( $E$ ) в зависимости от массы тела по уравнению:  $E = 0,07 \cdot W^{1,05}$  (8), которая возрастает практически пропорционально массе тела (Золотницкий, Монин, 1990). Масса зрелого яйца была равной  $1,4 \cdot 10^{-4}$  мг по сырой массе и  $0,43 \cdot 10^{-4}$  – в сухом веществе. Поскольку массовый нерест мидий в Чёрном море осуществляется дважды в год – весной и осенью для

изучения как генеративной, так и других типов продукции нами изучены траты энергии на прирост в течение каждого полового цикла.

Траты на энергетический обмен изучали на основе опытов по дыханию разноразмерных особей моллюсков (Гидробиологические методы..., 2015). Скорость потребления кислорода мидиями изучали в замкнутых сосудах (Золотницкий, Тимофеев, 1987). Содержание исходного и потребленного кислорода моллюсками определяли йодометрическим методом Винклера. Скорость потребленного кислорода ( $R$ , мл  $O_2$ /час экз.) определяли по формуле:

$$R = V \cdot (R_1 - R_2) / (n \cdot t) \quad (9)$$

где  $R_1$  и  $R_2$  – соответственно, исходное и конечное содержание кислорода в опытном респирометре,  $V$  – объем сосуда,  $n$  – число животных в опыте,  $t$  – продолжительность опыта (час.). Учитывали результаты лишь тех экспериментов, где содержание кислорода в опытных сосудах снижалось более чем на 25–30 %. Значение температурного коэффициента Вант-Гоффа ( $Q_{10}$ ) определяли по формуле:

$$Q_{10} = (V_2/V_1)^{10/(T_2-T_1)} \quad (10)$$

где  $V_1$  и  $V_2$  – скорости биологических реакций за интервал температур от  $T_1$  до  $T_2$ . При анализе материалов температурный коэффициент  $Q_{10}$  брали равным 2,25 (Винберг, 1983). Энергетический эквивалент сухой массы моллюсков и 1 мл  $O_2$ , в среднем, составлял 20,4 дж/мг, энергоёмкость яиц составила 23,4 дж/мг. Для расчёта эффективности использования пищи на рост (чистая эффективность роста) применялось уравнение:  $K_2 = P/(P + R)$  (10).

Статистическую обработку полевых и экспериментальных данных осуществляли по общепринятым методам, изложенным в руководстве Г.Ф. Лакина (1986). Определяли среднюю арифметическую ( $m$ ), дисперсию ( $\sigma^2$ ), среднееквадратичное (стандартное) отклонение ( $\sigma$ ) и ошибку средней ( $m$ ) величины. Для аппроксимации связи между различными переменными использовали уравнения линейной, степенной и гиперболической функций (Смирнов и др., 2015), на основе статистические компьютерных пакетов «Statistica-10», «Microcal Origin-8.5» и электронных таблиц «Excel-2007».

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В соответствии с основным уравнением рассмотрим основные составляющие энергетического бюджета. Скорость роста мидии, которая складывается из скорости роста соматической ткани (мягкой ткани тела –  $P_s$ ), прироста органического вещества раковины (ОВР –  $P_r$ ) и генеративной продукции ( $P_g$ ), на основе которой определяли суммарную величину общей продукции ( $P_\Sigma$ ). Следует отметить, что генеративную продукцию определяли по индивидуальной плодовитости, причём нерест у мидий происходит дважды в год – весной и осенью, с интервалами 5–6 месяцев, при рассмотрении скорости роста мы ограничились анализом времени прохождения каждого цикла развития гонад, то есть 5–6 месяцами.

Скорость соматического роста ( $P_s$ ) тесно связана с изменением размера и массы тела самого организма, а также определяется рядом экологических факторов – температурой, солёностью, насыщением воды кислородом и другими условиями (Алимов, 1981; Заика, 1985; Brown et al., 2004). Из представленных на рисунке 1 данных видно, что сначала сухая масса соматической ткани возрастала и, достигнув максимума на втором году жизни, начинала снижаться.

В общем виде изменение этого типа роста достаточно хорошо описывается куполообразной кривой (полиномом 2 степени):

$$P_s = 2,14 - (1,81 \pm 0,61) \cdot W + (0,10 \pm 0,036) \cdot W^2, n=6, R^2=0,74 \quad (11)$$

В то же время, суточный прирост органического вещества раковины ( $P_r$ , 3) в ходе онтогенеза также устойчиво возрастало и описывалось линейной функцией:

$$P_r = (0,97 \pm 0,059) \cdot W + 1,13, n=6, R^2=0,98 \quad (12)$$

Следовательно, интенсивность прироста  $P_r$  в процессе индивидуального развития характеризовалось близкой, к постоянной величине. Таким образом, несмотря на то, что раковина мидии является метаболически инертной массой, тем не менее она требует на синтез перистракума значительных энергетических затрат организма на свое построение – от 19–29 % от величины общей продукции (Rosrenberg, Loo, 1983), что хорошо согласуется с данными других авторов, которые указывают на величину 21–33 % (Шульман и др., 1990).

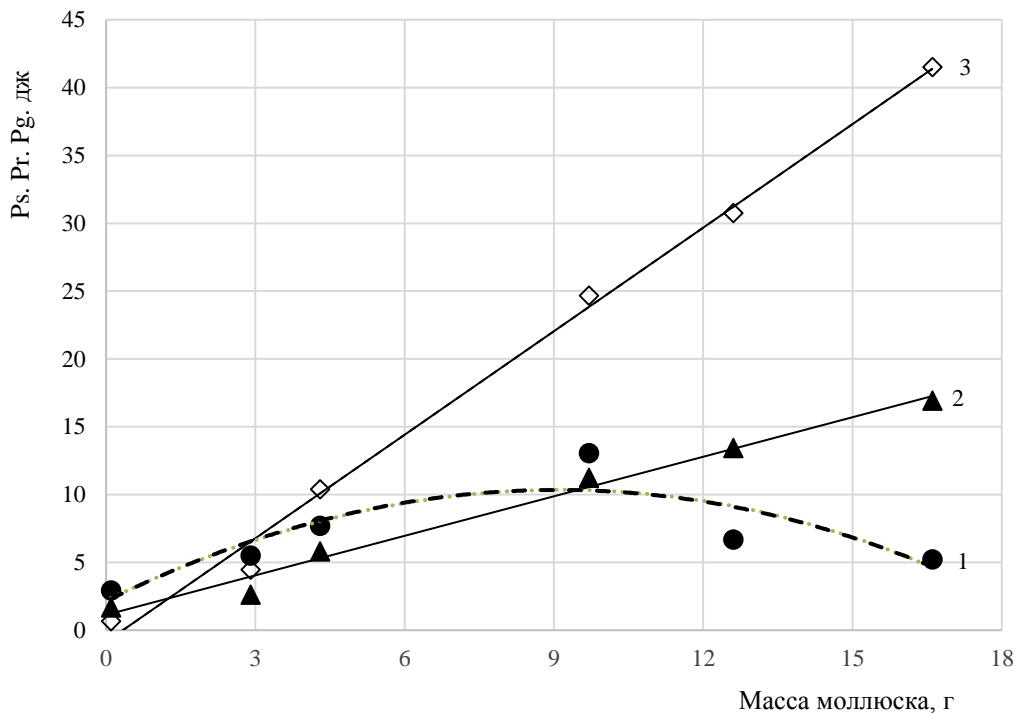


Рис. 2. Изменение скорости роста соматической ткани (1 –  $P_s$ ), органического вещества раковины (2 –  $P_r$ ) и генеративной ткани (3 –  $P_g$ ) в зависимости от массы мидий

Заметим, что при энергетических расчетах, как правило, фиксируются лишь анаболические процессы, идущие на биосинтез органического вещества перистракума, тогда как энергия на образование призматического слоя (остракума) и перламутрового слоя (гипостракума), к сожалению, не учитывается. Между тем, очевидно, что для синтеза углекислого кальция, причем с определенной структурной организацией каждого слоя, необходимо привлечение дополнительных затрат энергии. Характерно, что скорость соматического роста была выше прироста органического вещества раковины, однако в начале второго года жизни последняя стала преобладать.

Наибольший вклад энергетических трат в интегральный суточный прирост был связан с генеративным обменом. На рисунке 2 (кривая 3) показано, что генеративная продукция тесно связана с массой тела и передается линейной (или степенной) функцией:

$$P_g = (2,54 \pm 0,093) \cdot W - 0,86, n=6, R^2=0,97 \quad (13)$$

Характерно, что на ранних стадиях онтогенеза энергетические траты на генеративный обмен были даже ниже, по сравнению с энергетическими затратами на соматический рост и

синтез ОВР, но затем стали существенно опережать последние. Следует отметить, что прирост массы соматической ткани и органического вещества раковины (ОВР) моллюска, с одной стороны и гонад за цикл гаметогенеза с другой, будут заметно различаться между собой. Кривая роста массы моллюска ( $W = W_1, W_2, W_3 \dots W_n$ ), через интервалы времени, равные одному циклу гаметогенеза и изменение массы гонад ( $G = G_1, G_2, G_3 \dots G_n$ ) будет отличаться. За каждые 0,5 года половые клетки мидии проходят полный гаметогенетический цикл и увеличивается пропорционально массе тела. В то же время, прирост соматической ткани и ОВР будет заметно ниже, чем генеративной ткани, поскольку за один и тот же промежуток времени ее рост может увеличиваться лишь от предыдущей к последующей точке – ( $W_2 - W_1, W_3 - W_2$  и т. д.). Поэтому за каждый цикл гаметогенеза скорость соматического роста ( $dW_s/dt$ ) и ОВР ( $dW_r/dt$ ) будет меньше скорости генеративного роста ( $dW_g/dt$ ). Заметим, что здесь следует принять во внимание значительную разницу в энергетическом эквиваленте между соматической и генеративной тканями.

На основе полученных данных были рассчитаны интегральные значения индивидуальной суточной продукции мидий за каждый исследуемый период гаметогенеза мидии, и количественное соотношение значений между ними из уравнения:

$$P_{\Sigma} = (3,6 \pm 0,33) \cdot W + 4,7, n=6, R^2=0,96 \quad (14)$$

Траты на энергетический обмен, определяемые по скорости потребления кислорода ( $R$ ), описываются обычной степенной функцией:  $R = R_1 \cdot W^k$ , где  $W$  – масса тела, выраженная в единицах общей, сырой или сухой массы или энергии (калориях или джоулях),  $R_1$  и  $k$  – коэффициенты (Алимов, 1981; Sukhotin, 1992; Smaal et al., 1997). Как правило, с возрастом и увеличением размера и массы моллюска происходит устойчивое возрастание трат на энергетический обмен (Алимов и др., 2013).

Следует отметить, что существенное изменение в динамику энергетического обмена вносит и температура воды, которая может снижать или повышать скорость метаболических процессов. В настоящее время установлено, что с возрастанием температуры на 10 °C скорость дыхания возрастает в среднем в 2,25 раза и при дальнейшем анализе принято это соотношение (Винберг, 1983). Анализ имеющихся данных показал, что интенсивность дыхания мидий варьирует в довольно значительных пределах: 0,095–0,638 мл  $O_2$ /час·экз (в среднем 0,38 мл  $O_2$ /час·экз), при варьировании коэффициента регрессии ( $R_1$ ) в пределах 0,35–0,81. На основе этих данных по дыханию и энергоёмкости кислорода, а также влияния температуры на метаболические процессы нами были рассчитаны траты на диссипативные процессы (энергетический обмен) в процессе индивидуального развития.

$$R = (28,1 \pm 2,64) \cdot W^{0,67 \pm 0,17}, n=25, R^2=0,87 \quad (15)$$

Соответственно, кумулятивная величина ассимилированной пищи ( $A = P + R$ ), полученная в ходе экспериментальных данных в целом возрастает и принимает вид:

$$A = (51,4 \pm 5,86) \cdot W^{0,53 \pm 0,19}, n=25, R^2=0,73 \quad (16)$$

В то же время скорость потребления пищи (рацион) в зависимости от сухой массы тела выражается уравнением:  $C = A \cdot U^{-1}$ . Принимая во внимание усвояемость пищи, равную 0,7 (Цихон-Луканина, 1987), суточный рацион будет составлять:

$$C = (73,5 \pm 5,86) \cdot W^{0,53 \pm 0,19}, n=25, R^2=0,73 \quad (17)$$

Значения параметров приведенных уравнений получены на моллюсках, находящихся в начальной стадии голодания. В то же время известно, что у многих животных происходит возрастание трат на энергетический обмен, связанных с потреблением и усвоением пищи, то

есть имеет место феномен специфического динамического действия пищи (СДДП) (Gaffney, Diehl, 1986). На съедобной мидии (*Mytilus edulis* L.) показано, что СДДП этого вида может составлять 15–23 % (Stephen, 2008). Таким образом, среднее значение СДДП для мидий можно принять близким к 20 %. Вместе с тем, необходимо отметить и тот факт, что возрастание интенсивности дыхания после приёма пищи через некоторое время сопровождается его снижением до некоторого стационарного уровня, характерного для стандартного обмена исследуемого вида моллюсков (Gaffney, Diehl, 1986). Кроме того, необходимо учитывать, что процессы дыхания и фильтрации различных видов моллюсков, характеризуются ритмичностью, то есть сменой периодов активности и покоя. У мидии ритмичность фильтрации происходит с интервалом близким к 12–14 часам (Алимов, 1981, Заика и др., 1990). С учётом указанных факторов суточные траты энергии исследуемого вида в среднем могут быть выше приведённых экспериментальных материалов не более чем на 10 %. Динамика индивидуальной продукции, трат на метаболизм и ассимиляция пищи в онтогенезе мидии представлены на рисунке 3.

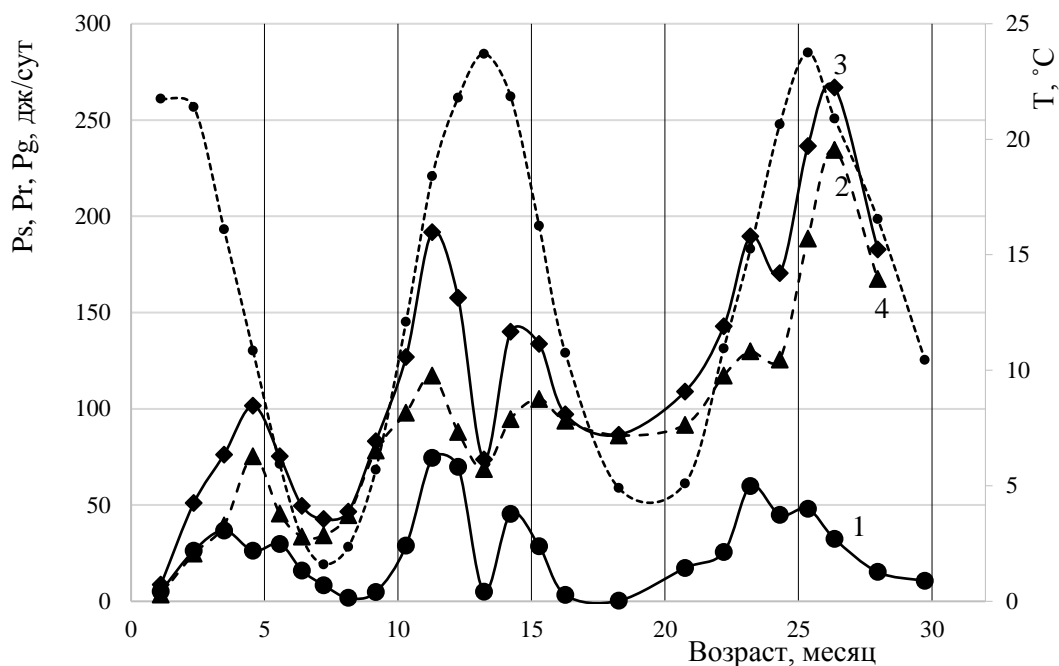


Рис. 3. Динамика индивидуальной продукции (1), траты на метаболизм (2), ассимиляцию пищи (3) в процессе роста мидии на фоне изменения температура воды (4)

Имеющиеся данные также позволяют оценить значения эффективности использования пищи на рост (чистую эффективность роста) –  $K_2$  исследуемого вида, представляющие интерес для теории биологической продуктивности морских двусторчатых моллюсков (Заика, 1985; Алимов и др., 2013). Как отмечено выше, эффективность использования пищи ( $K_2$ ) определяли по уравнению:  $K_2 = P/(P + R)$ . На рисунке 4 видно, что с возрастом и, соответственно, с увеличением массы тела  $K_2$  мидий характеризуется тенденцией к снижению. Зависимость между этими переменными передается уравнением:

$$K_2 = 0,64 - 0,149 \cdot \ln t, n=25, R^2=0,54 \quad (18)$$

где  $t$  – возраст (месяц). Следует отметить, что степенная функция описывает лишь общую тенденцию, но не характеризует предельные значения  $K_2$ .

Вместе с тем, на динамику  $K_2$  большое влияние оказывают экологические факторы, и в первую очередь, температура воды. Из представленного рисунка 4 также видно, что  $K_2$

существенно изменяется и достаточно тесно связан с изменением температуры воды. В то же время чёткой зависимости между  $K_2$  и температурой воды нами не выявлено, поскольку коэффициент корреляции между ними был сравнительно невысок ( $r=0,44$ ). В значительной мере это связано с тем, что этот вид мидий, в отличие от устриц, является сравнительно холодолюбивым видом и нерест у неё начинается весной, при температуре 9–10 °С и осенью, когда температура с 24–25 °С снижается до 17–18 °С. Поэтому наиболее интенсивный рост мидий происходит в указанных пределах, а выше и ниже этих температур он заметно снижается. Из формулы (10) видно, что значение  $K_2$  определяется скоростью роста (суточной продукцией) и тратами на энергетический обмен. Если в ней числитель и знаменатель разделить на среднюю массу ( $W$ ), то уравнение принимает следующий вид:

$$K_2 = q_w / (q_w + R/W) \quad (19)$$

где  $q_w$  – удельная скорость роста ( $P/W$ ),  $R/W$  – интенсивность энергетического обмена.

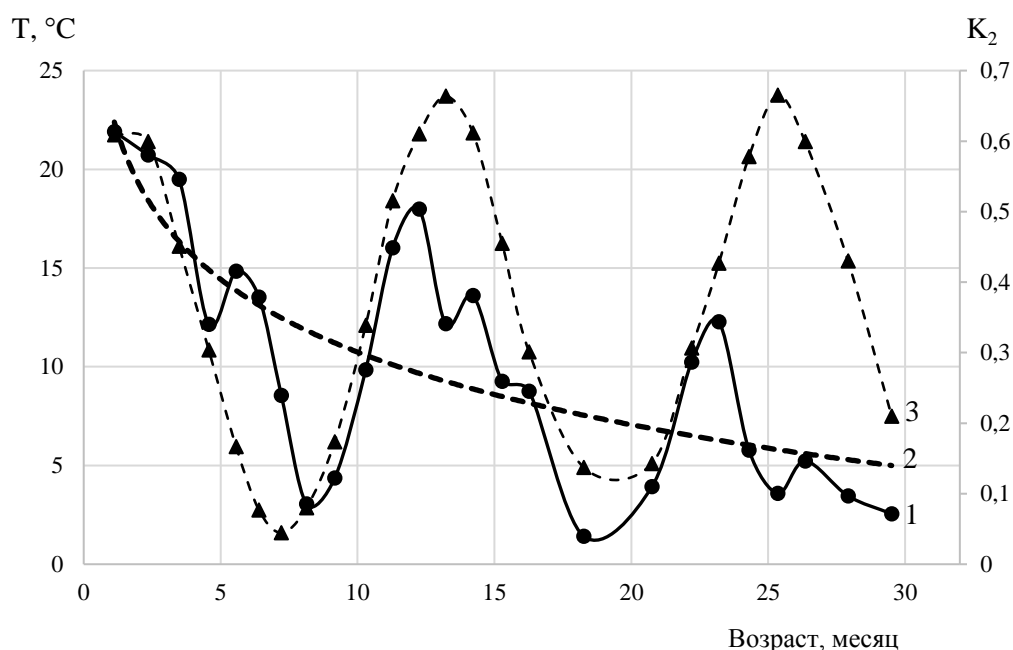


Рис. 4. Изменения чистой эффективности роста мидии ( $K_2$ ) в онтогенезе  
1 – экспериментальные данные; 2 – расчётная кривая; 3 – температура воды.

Известно, что удельная скорость роста является функцией массы организма и её величину нетрудно рассчитать по уравнению (16). В частности, анализ имеющихся данных показал, что связь между  $q_w$  и  $W$  достаточно хорошо описывается аллометрическим уравнением:

$$q_w = (0,012 \pm 0,0024) \cdot W^{-0,81 \pm 0,043} \quad n=25, R^2=0,60 \quad (20)$$

В то же время хорошо известно, что у моллюсков, как и других видов гидробионтов, значения интенсивность дыхания ( $R^*$ ) являются функцией массы тела ( $W$ ) и описывается уравнением степенной функции, хотя и зависящему от ряда экологических факторов. Поскольку  $q_w$  и  $R^*$  и определяются массой тела, очевидно, что значения  $R^*$  можно выразить через величину  $q_w$ . Следовательно, и изменения  $K_2$  можно описать в виде функции лишь одной переменной –  $q_w$ , причем эта зависимость имеет гиперболический (асимптотический) характер. Ранее на это указывал Г. Г. Винберг (1986), который, проведя детальный



теоретический анализ уравнения (16), показал, что при некоторых общих условиях для затухающего роста гидробионтов (характерного и для данного вида моллюсков) значение  $K_2$  стремится к максимальной величине.

Анализ показал, что зависимость между  $K_2$  от  $q_w$  можно достаточно точно описать гиперболической функцией Михаэлиса-Ментен, имеющей вид:

$$K_2 = K_{2max} \cdot (q_w / (\alpha + q_w)) \quad (21)$$

где  $K_{2max}$  – максимальное значение чистой эффективности роста  $\alpha$  – константа полунасыщения, при которой  $K_2$  равен  $1/2 K_{2max}$ . Расчёты показали, что значения  $K_{2max}$  и  $\alpha$  соответственно составляли 0,63 и 0,046. Таким образом, максимальная величина  $K_2$  для мидии в условиях Чёрного моря составляет 0,63 (рис. 5):

$$K_2 = (0,63 \pm 0,078) \cdot q_w / (0,046 \pm 0,0014) + q_w, n=25, R^2=0,81 \quad (22)$$

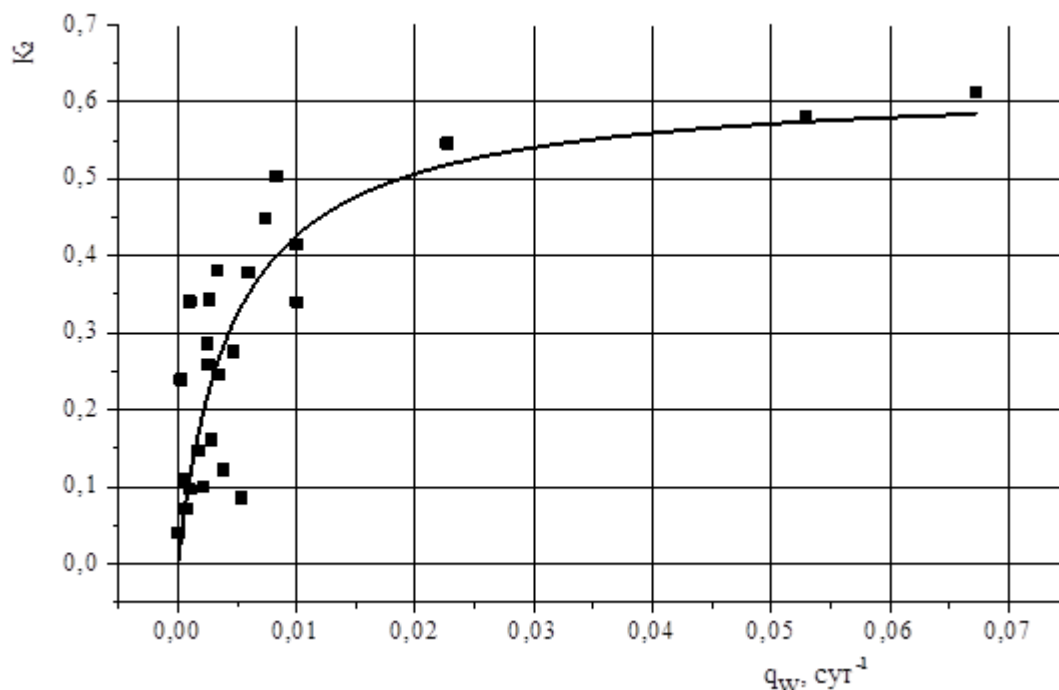


Рис. 5. Эффективности использования пищи на рост ( $K_2$ ) в зависимости от удельной скорости роста ( $q_w$ ) мидии

Если же учесть СДП мидий, то значение  $K_2$  будет несколько ниже. Несложные математические расчёты показывают, что при увеличении энергетических трат на указанные 10 %, расчётные значения  $K_{2max}$  снизятся на 0,03 и составят 0,60.

Полученные данные представляют интерес для оценки максимальных и средних значений  $K_2$  в зависимости от типа роста мидий. При экспоненциальном типе роста удельная скорость роста ( $q_w$ ) является константой только на личиночных стадиях онтогенеза и после оседания на субстрат её величина снижается (Заика, 1985). В частности, в различных публикациях было показано, что в это время значения  $K_2$  у личинок мидий достигают 0,6–0,73 (Jespersen, Olsen, 1982; Sprung, 1984), у плоской устрицы – 0,616–0,628 (Сытник, 2010), а у модиолуса достигают 0,74–0,81 (Navarro, Thompson, 1996). Опубликованные ранее материалы на черноморской мидии (Шульман и др., 1990), указывающие на  $K_2$ , равную 0,56, что довольно близко к нашим данным, но получены на моллюсках, с минимальной общей массой

особей равной 2 г (по данным авторов этой статьи – 0,066 г по сухому веществу).

Судя по нашим данным, где  $K_2$  составляет 0,60–0,63, что характерно для спата, то есть уже осевших на субстрат моллюсков (размером 2–3 мм), поэтому в личиночный период он может быть и несколько больше. Что же касается средних значений, то чистая эффективность роста в основном, варьирует в пределах 0,2–0,4 (рис. 4, 5), и лишь у особей более 45–50 мм она становится ниже этой величины. По мере дальнейшего увеличения размера и возраста моллюска, доля продукции, идущая на генеративный обмен, продолжают возрастать и у особей в возрасте трёх лет генеративная продукция достигнет 63 % от общей индивидуальной продукции. В это время удельный вес пластических процессов, направленных на рост соматических тканей уменьшается. Очевидно, что с такой направленностью этот процесс не может происходить бесконечно – должен существовать определенный предел, выше которого перераспределение вещества и энергии невозможно, без сохранения необходимого метаболического баланса между соматическим и генеративным синтезом. Кроме того, следует принять во внимание, что роста мидий проводился в толще воды, где скорость его была значительно (в 3–4 раза) выше, чем в природных условиях (Заика и др., 1990). Вместе с тем известно, что быстрорастущие особи, как правило, быстрее подвергаются физиологическому старению, у них раньше происходит замедление и остановка роста, снижается интенсивность метаболических процессов (Заика, 1985). Таким образом, биологическая продолжительность жизненного цикла мидий в обычных условиях составляет не более 8–10 лет (Марикультура мидий..., 2007). Можно полагать, что уже в середине этого возраста у них начинается старение и угасание репродуктивной функции (на кривой весового роста этот период, по-видимому, начинается после второй точки перегиба).

Из приведенных материалов следует, что свыше 1,5 лет выращивание мидий на коллекторах проводить нецелесообразно, так как большая часть от общей продукции идет на генеративный обмен, а не на соматический рост. Поскольку половые продукты регулярно выметываются в окружающую среду, экономические затраты на выращивание в значительной степени перекрывают эффект от более высокого выхода мяса у более старых особей.

## ВЫВОДЫ

1. Исследован энергетический бюджет черноморской мидии в процессе трёхлетнего выращивания в Керченском проливе. Определены количественные значения скорости роста соматических (мягких) тканей ( $P_s$ ), суточного прироста органического вещества раковины ( $P_r$ ) и генеративной продукции ( $P_g$ ) мидии в процессе развития и роста.

2. На основе материалов по росту и энергетическому обмену охарактеризована величина ассимилированной пищи ( $A$ ) и суточного рациона ( $C$ ) этого вида, которые хорошо описываются аллометрическими уравнениями.

3. Полученные экспериментальные материалы позволили рассчитать эффективность использования пищи на рост мидии (коэффициент  $K_2$ ) в процессе онтогенеза. Показано, что максимальное значение этого показателя наблюдается на ранних стадиях развития, достигающие 0,63, но в процессе роста происходит устойчивое снижение  $K_2$ .

4. Обнаружена тесная связь между  $K_2$  и удельной скоростью роста ( $q_w$ ), которая описывается гиперболической функцией Михаэлиса-Ментен. Теоретически максимальное значение  $K_2$  составляет 0,63, но с учётом специфического динамического действия пищи (СДДП) этот показатель может уменьшиться до 0,60.

## Список литературы

- Александров Б. Г. Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. – К.: Наукова думка, 2008. – 343 с.  
 Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. – М.: Наука, 1981. – 248 с.  
 Алимов, А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. – С-Пб: Наука, 2013. – 353 с.  
 Биологические основы марикультуры / [Ред. Л. А. Душкина]. – М.: Из-во ВНИРО, 1998. – 346 с.

- Брайко Б. Д., Дерешкевич С. С. Сезонные изменения в дыхании мидии // Биология моря. – 1978. – Вып. 44. – С. 31–36.
- Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи современной биологии. – 1966. – Т. 61, вып. 2. – С. 274–293.
- Винберг Г. Г. Продукция популяций водных беспозвоночных и общие основы методов ее определения // Общие основы изучения водных экосистем. – Л.: Наука, 1979. – С. 114–119.
- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, № 1. – С. 31–42.
- Винберг Г. Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Эффективность роста гидробионтов. – Гомель, 1986. – С. 20–62.
- Гидробиологические методы рыбохозяйственных исследований // Владивосток: ФГБОУ ВО «Дальрыбвтуз», 2015. – 82 с.
- Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. – К.: Наукова думка, 1983. – 206 с.
- Заика В. Е. Балансовая теория роста животных. – К.: Наукова думка, 1985. – 172 с.
- Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря / [Отв. ред. В. Е. Заика] – К.: Наукова думка, 1990. – 205 с.
- Золотницкий А. П., Тимофеев В. В. Энергетический обмен у мидий Керченского пролива // Биология и культивирование моллюсков. – М.: ВНИРО, 1987. – С. 87–93.
- Золотницкий А. П., Вижевский В. И. Исследование роста мидии (*Mytilus galloprovincialis*) в различных районах Черного моря // Рыбное хозяйство Украины. – 2007. – № 3 – С. 19–20.
- Иванов А. И. Рост черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) на Одесской банке. // Гидробиологический журнал. – 1967. – Т. 3, № 2. – С. 20–25.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1986. – 343 с.
- Марикультура мидий на Чёрном море [Ред. В. Н. Иванов] – Севастополь: «НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика», 2007. – 312 с.
- Мировой обзор рыболовства и аквакультуры. Часть 1. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры 2014 года. – ФАО, 2014. – 99 с.
- Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря / [Отв. ред. В. Е. Заика] – К.: Наукова думка, 1990. – 205 с.
- Муравская З. А., Галкина О. Н. Интенсивность обмена и состав тела у мидии *Mytilus galloprovincialis* L. и рапаны *Rapana thomasiana* Crosse // Биология моря. – Киев: Наукова думка. – 1979. – Вып. 51. – С. 68–77.
- Смирязев А. В., Исачкин А. В., Панкина Л. К. Моделирование в биологии и сельском хозяйстве. – М.: Изд-во РГАУ – МСХА, 2015. – 153 с.
- Сытник Н. А. Рост и энергетический бюджет плоской устрицы (*Ostrea edulis*) в раннем онтогенезе // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2010. – Вип. 18, т. 1. – С. 110–116.
- Финенко Г. А., Романова З. А. Особенности энергетического бюджета мидий в условиях стресса // Экология моря. – 1992. – Вып. 40. – С. 60–64.
- Цихон-Луконина Е. Н. Трофология водных моллюсков. – М.: Наука, 1987. – 143 с.
- Шульман Г. Е., Финенко Г. А., Аннинский Б. Е. и др. Биоэнергетика гидробионтов. – К.: Наукова думка, 1990. – 246 с.
- Bayne B. L., Newell R.C. Physiological energetic of marine mollusks // In: The Mollusca. – Physiology, part 1 (Ed. A.S.V. Saleuddin and K. M. Wilbur). – Academic Press, New-York, 1983. – P. 407–514
- Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A.P. et al. Toward a metabolic theory of ecology // Ecology. – 2004. – Vol. 85, N 7. – P. 1771–1789.
- Jespersen H., Olsen K. Bioenergetics in veliger larvae of *Mytilus edulis* L. // Ophelia. – 1982. – Vol. 21. – P. 101–113.
- Haag W. R. The role of fecundity and reproductive effort in defining life-history strategies of North American freshwater mussels // Biology Bulletin Reviews. – 2013. – Vol. 88. – P. 745–766.
- Gaffney P. M., Diehl W. J. Growth, condition and specific dynamic action in the mussel *Mytilus edulis* recovering from starvation // Marine biology. – 1986. – Vol. 93, N 3. – P. 401–409.
- Navarro J. M., Thompson R. J. Physiological energetics of the horse mussel *Modiolus modiolus* in a cold ocean environment // Marine ecology progress series. – 1996. – Vol. 138. P. 135–148.
- Rosenberg R, Loo L. O. Energy flow in a *Mytilus edulis* culture in Western Sweden // Aquaculture. – 1983. – Vol. 35, N 1. – P. 151–161.
- Smaal A. C., Vonck A. P. M. A., Bakker M. Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1997. – Vol. 77. – N 3. – P. 817–838.
- Sprung M. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). IV. Efficiencies // Marine Ecology Progress Series. – 1984. – Vol. 17. – P. 283–293.
- Stephen M. S. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response // Journal of Comparative Physiology. – 2008. – Vol. 179, N 1. – P. 1–56.
- Sukhotin A. A. Respiration and energetics in (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. – 1992. – Vol. 101, N 3. – P. 41–57.

**Sytnik N. A., Zolotnitskiy A. P. Energy budget and efficiency of feed utilization in the mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 105–116.**

Energy budget and dynamics of its components in the Mediterranean mussel during its three-year cultivation on artificial substrates (collectors) in the Kerch Strait ecosystem have been studied. Changes in the growth rates of somatic (Ps) and generative (Pg) tissues, and of organic matter of a shell (Pr), as well as in oxygen consumption rate of the mussel at different stages of its ontogenesis have been analyzed. On the basis of the data obtained, the value of assimilated food and energy budget (balance) of this mussel in the process of its cultivation were estimated. Quantitative characterization of feed utilization efficiency ( $K_2$ ) in the Mediterranean mussel during the process of its individual development is presented. It is shown that the maximum value of  $K_2$  was recorded at the early (larval) stages of ontogenesis and reached 0.6 (60 %). While the mussels grow and their body length and weight increase, a stable decrease of this parameter value has been recorded. Along with that, the effect of water temperature on the dynamics of net growth efficiency of the mussel in its ontogeny is analyzed. It was found out that, with the increase of water temperature, the value of  $K_2$  increases too, but when the temperature reaches 23 °C or exceeds it, the value of this parameter lowers. Specific dynamic action (SDA) of food to energy budget and  $K_2$  value has been studied, and it has been established that, under the effect of this factor, net growth efficiency tends to decrease by 5 %. On the basis of the available data, the mathematical model of  $K_2$  dependence on specific growth rate ( $q_w$ ), described by a hyperbolic function, has been presented.

*Key words:* mussel, growth, respiration, assimilated energy, energy budget, net efficiency growth.

*Поступила в редакцию 27.05.19*