

УДК 594.124:591.134

Н. А. Сытник

Южный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии, Керчь

РОСТ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БЮДЖЕТ ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ (*OSTREA EDULIS*) В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Исследованы закономерности роста и динамики балансовых составляющих энергетического бюджета личинок плоской устрицы в процессе развития. Линейный рост в раннем онтогенезе с высокой точностью описывается экспоненциальным уравнением. Определены параметры функций, связывающих длину с высотой и массой личинок. Дана количественная характеристика элементов энергетического баланса личинок устриц и показано, что при их развитии от стадии велигера до педивелигера траты энергии на рост, метаболизм и ассимиляцию пищи возрастают более чем в 10 раз. Чистая эффективность роста (коэффициент K_2) личинок в процессе развития варьирует в пределах 61,6–62,8 %, а величина удельного суточного рациона личинок устрицы составляет 32–35 % от энергетического эквивалента массы тела.

Н. О. Ситник

Південний науково-дослідний інститут морського рибного господарства та океанографії, Керч

РІСТ І ЕНЕРГЕТИЧНИЙ БЮДЖЕТ ПЛОСКОЇ УСТРИЦІ (*OSTREA EDULIS*) В РАНЬОМУ ОНТОГЕНЕЗІ

Досліджено закономірності росту та динаміки балансових складових енергетичного бюджету личинок плоскої устриці у процесі розвитку. Лінійний ріст у ранньому онтогенезі з високою точністю описується експоненціальним рівнянням. Визначені параметри функцій, що пов'язують довжину з висотою та масою личинок. Надано кількісну характеристику елементів енергетичного балансу личинок устриць і показано, що при їх розвитку від стадії велигера до педивелигера витрати енергії на зростання, метаболізм і асиміляцію зростають більше ніж у 10 разів. Чиста ефективність росту (коефіцієнт K_2) личинок у процесі розвитку варіює в межах 61,6–62,8 %, а величина питомого добового раціону личинок устриці складає 32–35 % від енергетичного еквівалента маси тіла.

N. A. Sitnik

Southern Scientific Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Kerch

GROWTH AND THE ENERGY BUDGET OF FLAT OYSTER (*OSTREA EDULIS*) IN EARLY ONTOGENESIS

Regularities of growth and dynamics of balance constituents of the energy budget of the flat oyster larvae in development are investigated. It is shown, that the linear growth in early ontogenesis is described by the exponential equation with high accuracy. Parameters of the functions connecting length, height and weight of larvae are defined. The quantitative characteristic of the energy balance elements of oysters larvae is given. It is shown, that during development from a veliger stage to a pediveliger the energy expenditures for growth, metabolism and nutriment assimilation increase more than 10 times. Net efficiency of larvae growth (coefficient K_2) varies within 61.6–62.8 % during development, and the magnitude of a specific daily ration of oyster larvae equals 32–35 % of the energy equivalent of body weight.

Введение

Плоская (европейская, грядовая) устрица (*Ostrea edulis* Linnaeus, 1758) является одним из наиболее ценных объектов мировой марикультуры [3; 5; 8; 19, 21]. До середины XX века этот вид был широко распространен в Черном море, однако в дальнейшем в силу ряда причин (загрязнение шельфовой зоны токсикантами, эвтрофикация и др.) началось прогрессирующее снижение численности и уменьшение ареала этого вида, что обусловило необходимость его искусственного воспроизводства [4; 6; 8].

Важнейшим звеном любых биотехнологий культивирования гидробионтов является массовое получение личинок и молоди в естественных или искусственных условиях [5; 8; 14; 16; 21]. Для разработки эффективных методов массового получения спата устриц большое значение имеет оценка величины суточных рационов личинок, необходимая для расчета оптимальной плотности посадки при их выращивании.

В связи с этим цель настоящей работы – выявить закономерности роста и оценить величины энергетического бюджета (баланса) личинок устриц в процессе их роста и развития.

Материал и методы исследований

Работу проводили в 2001–2007 гг. в лимане (озере) Донузлав (западное побережье Крыма). Индуцирование созревания и нереста производителей и выращивание личинок осуществляли методами температурной стимуляции [5; 21]. Для кормления личинок использовали два вида микроводорослей: *Isochrysis galbana* и *Monochrysis lutheri* в концентрации 4–5 10^4 кл./мл [5; 8; 10; 15; 21].

Изучение линейного роста личинок происходило путем отбора проб (40–70 личинок) через каждые 1–3 суток в процессе их выращивания от стадии продиссоконх I до педивелигера. При помощи бинокля у особей измеряли длину и высоту раковины с точностью до 1 мкм.

Массу сухого вещества личинок определяли путем концентрирования пробы личинок и осаждения их на высушенные и предварительно взвешенные фильтры. Для удаления солей фильтр с личинками промывали дистиллированной водой с уксуснокислым аммонием, после чего выдерживали в сушильном шкафу при температуре 70 °С в течение двух суток. После взвешивания и определения суммарной массы сухого вещества подсчитывали общее число и массу личиночных раковин.

Энергетический эквивалент органического вещества личинок определяли методом мокрого сжигания [7]. Для определения энергетических трат на обмен использовано ранее полученное уравнение связи скорости потребления кислорода с длиной раковины личинок [2]. При расчете элементов энергетического баланса принято, что 1 мл O_2 и 1 мг сухой массы тканей личинок соответственно равны 20,3 Дж [1]. Температура воды во время выращивания варьировала в пределах +19...+22 °С.

Статистическую и графическую обработку полученных данных проводили методом наименьших квадратов с использованием статистических программ Statistica и электронных таблиц Excel.

Результаты исследований и их обсуждение

Изучение линейного роста личинок устрицы показало, что он с высокой точностью ($r = 0,97–0,98$) описывается экспоненциальным уравнением вида:

$$L_t = L_0 \cdot e^{k \cdot t}, \quad (1)$$

где L_0 и L_t – длина (мкм) личинки соответственно в начале роста и во время t (сут.), k – удельная скорость роста. Небольшие отклонения от теоретической кривой во время

роста наблюдались на переходных стадиях развития – от велигера к великонх и при формировании педивелигера (рис. 1). Наиболее высокий темп роста наблюдался при кормлении микроводорослью *Isochrysis galbana*: значение k составляло $0,044 \text{ сут.}^{-1}$. Менее интенсивно личинки устриц росли на монокультуре *Pavlova lutheri*: величина k составляла $0,031 \text{ сут.}^{-1}$.

Таким образом, в зависимости от вида пищи скорость роста личинок происходила хотя и с постоянной, но разной удельной скоростью роста.

В целом, продолжительность развития личинок этого вида устриц в Черном море соответствовала интервалам времени их развития и роста для *O. edulis* из других местообитаний (13–22 сут.) [5; 9; 14].

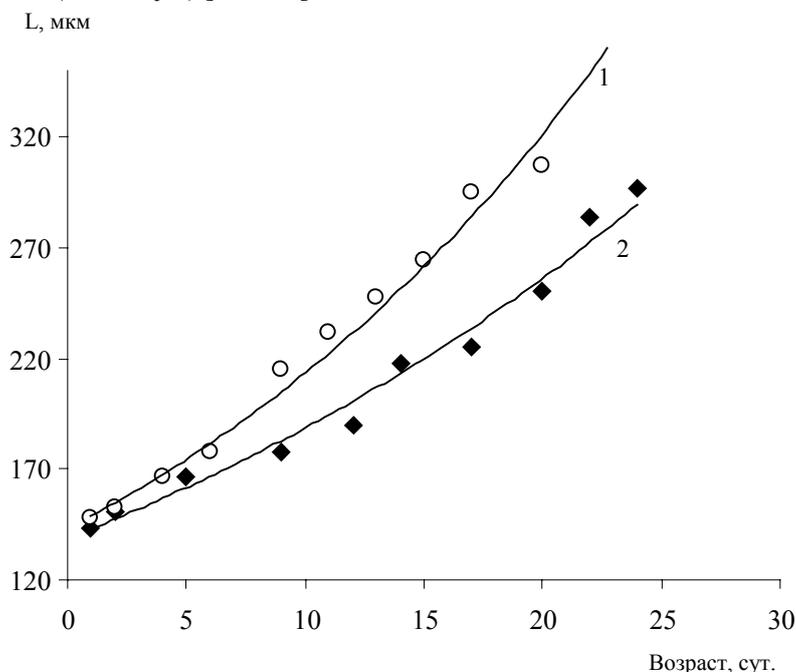


Рис. 1. Кривые линейного роста личинок устриц при кормлении микроводорослями *Isochrysis galbana* (1) и *Monochrysis lutheri* (2)

Длина и высота устриц на личиночной стадии заметно различаются [3; 5; 8; 9]. В работе Акарли и Лока [9] зависимость между этими переменными авторы аппроксимировали линейным уравнением, то есть по их данным изменение длины личинок было прямо пропорциональным высоте.

Анализ наших данных показал, что после выхода личинок из мантийной полости самок и последующего развития и роста между длиной (L , мкм) и высотой (H , мкм) их раковины хотя и наблюдается тесная связь, но она лучше описывается степенной функцией с коэффициентом регрессии меньше единицы:

$$L = 1,797 \cdot H^{0,912}, r = 0,974. \quad (2)$$

Это свидетельствует о наличии отрицательной аллометрии, то есть уже в ходе раннего онтогенеза скорость роста личинок в высоту опережает их рост в длину, хотя последняя по абсолютному значению заметно превышала высоту.

Анализ изменений длины и сухой массы личинок (W , с раковиной) показал, что у особей размером 148–310 мкм она варьировала в пределах 0,51–5,47 мкг. Связь между этими переменными в двойной логарифмической системе координат выражалась

прямой линией (рис. 2). В численном виде эта зависимость описывается степенным уравнением:

$$W = 2,49 \cdot 10^{-7} \cdot L^{2,89}, r = 0,87. \quad (3)$$

На основе уравнений (1) и (3) можно рассчитать уравнение весового роста личинок, которое имеет следующий вид:

$$W_t = 0,492 \cdot e^{0,128 \cdot t} \quad (4)$$

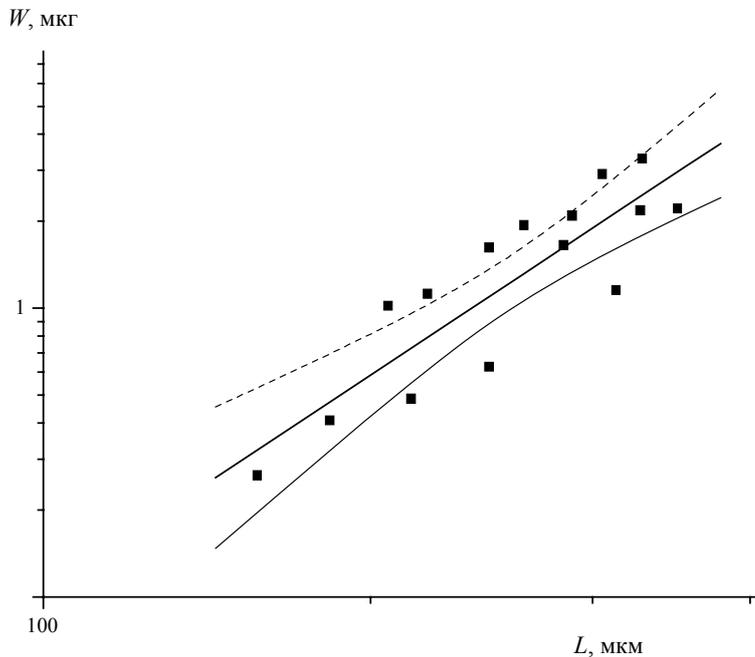


Рис. 2. Зависимость между длиной (L , мкм) и сухой массой (W , мкг) личинок плоской устрицы в процессе роста (шкала логарифмическая)

Полученные материалы позволяют оценить величину энергетического баланса (бюджета) личинок устриц в процессе их роста и развития. Согласно имеющимся данным [2], скорость потребления кислорода (R , нл $O_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$) в зависимости и от длины у личинок выражается уравнением:

$$R = 2,456 \cdot L^{2,955}.$$

Из представленных данных видно, что траты на энергетический обмен (метаболизм) возрастали с $0,34 \text{ мкДж} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут.}^{-1}$ (на стадии продиссоконх I) до $3,84 \text{ мкДж} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут.}^{-1}$. В то время как траты энергии на рост (индивидуальную продукцию) были заметно выше – от $0,58$ до $6,15 \text{ мкДж} \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{сут.}^{-1}$.

На основе этих данных рассчитаны значения ассимилированной пищи (A) в процессе роста и развития личинок от стадии продиссоконх I (≈ 150 мкм) до оседания метаморфоза (педивелигера, ≈ 300 мкм) по уравнению:

$$A = P + Q,$$

где P и Q – соответственно энергетические траты на рост и метаболизм.

Динамика отдельных элементов энергетического бюджета личинок устрицы приведена на рисунке 3.

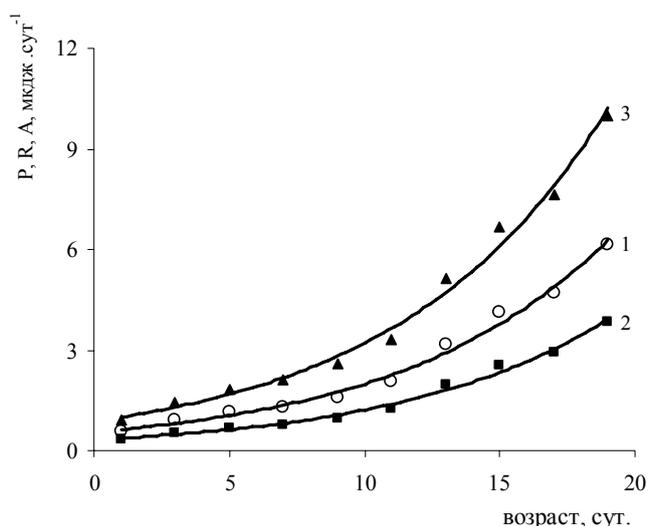


Рис. 3. Динамика балансовых составляющих энергетического бюджета личинок устриц:
 1 – энергетические траты на рост (P), 2 – траты на энергетический обмен (Q),
 3 – энергия ассимилированной пищи (A)

Таким образом, при увеличении длины личинок в 2 раза, траты энергии всех балансовых составляющих возрастают более чем в 10 раз.

В связи с полученными данными значительный теоретический интерес и определенное практическое значение представляет характеристика величины чистой эффективности роста (коэффициент K_2) устриц в раннем онтогенезе, которая выражается уравнением [1; 10; 11]:

$$K_2 = \frac{P}{A}.$$

По мере роста и развития личинок от стадии продиссоконх I до педивелигера значение K_2 характеризуется слабо выраженной тенденцией к уменьшению, хотя в целом изменяется в незначительных пределах: 0,616–0,628 (61,6–62,8 %). Эти величины достаточно близки с K_2 европейской устрицы (*Ostrea edulis* L.) других географических зон, где значение этого коэффициента варьировало в пределах 0,45–0,80 [11; 12; 14] и других видов двустворчатых моллюсков [11; 20; 22].

На основе полученных данных можно определить величину суточного рациона (C) личинок устриц по уравнению [1, 10; 16]:

$$C = A \cdot U^{-1},$$

где U – усавиваемость личинками пищи, которая была принята равной 0,75 [13].

Расчеты показали, что в процессе роста и развития личинок от стадии продиссоконх I до педивелигера абсолютная величина рациона возрастала с 1,2 до 13,2 мкДж·сут⁻¹. Соответственно, его относительное значение (C/W) варьировало в пределах 0,32–0,35 (32–35 %), что сопоставимо с данными других авторов, полученных на этом виде [10; 14, 19; 22].

Как и у всех гидробионтов, имеющих в раннем онтогенезе пелагическую стадию, личинки плоской устрицы в этот период жизни имеют так называемую точку необратимого голодания или точку невозврата (point of no return) [17; 18]. Она характеризует максимальную продолжительность голодания особей, превышение которой при-

водит к необратимым изменениям физиологического состояния особей; нормальная жизнедеятельность животных не восстанавливается даже при последующем их полном обеспечении пищей. Применительно к исследуемому виду отсутствие или недостаточное обеспечение пищей может привести к значительной смертности устриц в пелагический период жизни и снижению эффективности сбора спата на субстрат для последующего выращивания [15].

Как отмечено выше, величина удельного суточного рациона личинок черноморской устрицы составляет 32–35 % от энергетического эквивалента массы тела. Очевидно, что столь значительные энергетические траты для поддержания жизнедеятельности личинок при недостатке или отсутствии пищи уже в течение суток могут привести к высокой смертности посадочного материала.

В настоящее время установлено, что основным резервом энергии, используемым личинками во время голодания, являются липиды и в меньшей степени протеины [10; 12; 14; 17]. По имеющимся в литературе данным, нарушение в жизнедеятельности этого вида устриц в период личиночного развития наступает при потере 53–61 % органической массы тела [16]. Следовательно, для компенсации энергетических трат на метаболизм и пластический обмен, экскрецию неусвоенной пищи при выращивании устриц на ранних стадиях онтогенеза интервал между кормлением не должен превышать 1,5 суток.

Выводы

Рост плоской устрицы в личиночный период жизни описывается экспоненциальным уравнением вида $L_t = L_0 kt$. В процессе раннего онтогенеза скорость роста личинок в высоту опережает их рост в длину. При увеличении размеров личинок от стадии продиссоконх I до педивелигера траты энергии на рост, метаболизм и ассимиляцию пищи возрастают более чем в 10 раз. Эффективность использования пищи на рост (K_2) в процессе личиночного развития варьирует в пределах 61,6–62,8 %, величина удельного суточного рациона личинок устрицы составляет 32–35 % от энергетического эквивалента массы тела.

Библиографические ссылки

1. **Алимов А. Ф.** Введение в продуктивную гидробиологию. – Л. : Гидрометеиздат, 1989. – 152 с.
2. **Золотницкий А. П.** Интенсивность дыхания и суточные рационы личинок черноморской устрицы / А. П. Золотницкий, А. И. Пекерман // Тез. докл. V Всес. конф. по пром. беспозв. – М. : ВНИРО, 1990. – С. 115–116.
3. **Кракатица Т. Ф.** Биология черноморской устрицы *Ostrea edulis* L. в связи с вопросами ее воспроизводства. – К. : Наукова думка, 1976. – 79 с.
4. **Кракатица Т. Ф.** Сокращение ареала и уменьшение численности устриц в Егорлыцком заливе // Моллюски. Основные результаты их изучения. – Л. : Наука, 1979. – С. 112–114.
5. **Монин В. Л.** Биологические основы разведения черноморской устрицы *Ostrea edulis* L.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1990. – 24 с.
6. **Переладов М. В.** Современное состояние популяции черноморской устрицы // Труды ВНИРО. – 2005. – Т. 144. – С. 254–274.
7. **Рекомендации** по определению биохимического состава различных форм органического вещества в морских водах. – М. : ВНИРО, 1983. – 36 с.
8. **Холодов В. И.** Выращивание мидий и устриц в Черном море. Практическое руководство / В. И. Холодов, А. В. Пиркова, Л. В. Ладьгина. – Севастополь : Институт биологии южных морей НАНУ, 2010. – 422 с.

9. **Acarli S.** Larvae development stages of the european flat oyster (*Ostrea edulis*) / S. Acarli, A. Lök // The Israeli Journal of Aquaculture. – 2009. – Vol. 61, N 2. – P. 114–120.
10. **Beiras R.** Influence of food concentration on the physiological energetics and growth of *Ostrea edulis* larvae / R. Beiras, A. P. Camacho // Marine Biology. – 1994. – Vol. 120, N 3. – P. 427–435.
11. **Calow P.** Ecology, evolution and energetics: A study in metabolic adaptation // Adv. Ecol. Res. – 1977. – N 10. – P. 1–60.
12. **Gabbot P. A.** Growth and metabolism of *Ostrea edulis* larvae / P. A. Gabbot, D. L. Holland // Nature. – 1973. – Vol. 3. – P. 475–478.
13. **Gerdes D.** The pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part 1. Feeding behaviour of larvae and adults // Aquaculture. – 1983. – Vol. 31. – P. 195–219.
14. **Labarta U.** Energy, biochemical substrates and growth in the larval development, metamorphosis and postlarvae of *Ostrea edulis* (L.) / U. Labarta, M. J. Fernández-Reiriza, A. Pérez-Camacho // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1999. – Vol. 238, N 2. – P. 225–242.
15. **Laing I.** Effect of food supply on oyster spat fall // Aquaculture. – 1995. – Vol. 131, N 3–4. – P. 315–324.
16. **Laing I.** Oysters – Shellfish Farming // Encyclopedia of Ocean Sciences / Ed. H. S. John, K. T. Karl, A. T. Steve. – Oxford : Academic Press, 2009. – P. 4199–4211.
17. **Moran A. L.** Physiological recovery from prolonged ‘starvation’ in larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* / A. L. Moran, D. T. Manahan // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2004. – Vol. 306. – P. 17–36.
18. **Moran A. L.** How does metabolic rate scale with egg size? An experimental test with sea urchin embryos / A. L. Moran, D. A. Jonathan // Biol. Bull. – 2007. – Vol. 212. – P. 143–150.
19. ***Ostrea edulis* L.:** Feature specific recommendations for species and habitats of conservation importance. – Meeting the MPA Network Principle of Viability. – 2010. – P. 48–49.
20. **Sprung M.** Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). IV. Efficiencies // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1984. – Vol. 17. – P. 283–293.
21. **Utting S. D.** The hatchery culture of bivalve mollusk larvae and juveniles / S. D. Utting, B. E. Spencer // Min. Aquac. Fish. Food Directorate of Fish. Res. – 1991. – 31 p.
22. **Walne P. R.** Observations on the influence of food supply and temperature on the feeding and growth of the larvae of *Ostrea edulis* // Min. Agric. Fish. Food. Fish. Invest., UK. – 1965. – Ser. 2, N 24. – P. 1–45.

Надійшла до редакції 12.09.2010