



УДК 594.124:591.134:551.621(262.5)

А. П. Золотницкий, канд. биол. наук, зав. лаб.

Южный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ЮгНИРО),
Керчь, Украина

О СООТНОШЕНИИ СОМАТИЧЕСКОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ ПРОДУКЦИИ У ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ (*MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.) В ОНТОГЕНЕЗЕ

Исследованы энергетический баланс и изменение соматической (P_s) и генеративной (P_g) продукции у черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam) в онтогенезе. Показано, что в ходе индивидуального развития, параллельно с возрастанием генеративной прироста, происходит компенсаторное снижение величины соматической продукции. Связь между указанными переменными описывается уравнением: $P_s = 0.35 \cdot P_g^{-0.38}$. Прирост органического вещества раковины на протяжении 3-летнего цикла выращивания также характеризовался слабым отрицательным трендом. Впервые приведены данные о величине репродуктивного усилия (RE) у черноморской мидии и его соотношению с удельной генеративной продукцией (PG). В процессе роста PG колеблется возле величины, равной 0.28, тогда как RE асимптотически возрастает и стабилизируется при значении 0.24.

Ключевые слова: мидия, онтогенез, энергетический бюджет, соматическая продукция, генеративная продукция, репродуктивное усилие

Для теории жизненных циклов и анализа репродуктивных стратегий различных видов гидробионтов большое значение имеет исследование закономерностей распределения энергии, поступающей с пищей, и ее использование на те или иные физиологические процессы – пластический и энергетический обмен, репродукцию и др. [3, 8, 10, 11, 13, 14]. Кроме того, эти исследования тесно связаны с проблемой биологической продуктивности, поскольку генеративная продукция является важнейшим компонентом энергетического баланса особей и популяций водных животных [1, 2, 9, 10, 11].

Мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck) - массовый вид моллюсков Черного моря, играет важную роль в трансформации вещества и энергии в его шельфовой зоне. Кроме того, черноморская мидия является важным объектом промысла и марикультуры

[4, 5, 7, 10]. В связи с этим анализ динамики и соотношение трат энергии на пластический и генеративный обмен в онтогенезе этого вида представляет несомненный интерес. Имеющиеся в литературе немногочисленные данные, посвященные этому вопросу, хотя и получены на основе исследований, проведенных в течение годового цикла, но на особях одних и тех же размерных групп, а не ходе индивидуального развития [9, 10].

В задачу настоящей работы входило исследование энергетического баланса и закономерностей изменения величины соматической и генеративной продукции у черноморской мидии в онтогенезе.

Материал и методы. Энергетический баланс (бюджет) особи определяли на основе общеизвестного балансового равенства [1, 3, 10, 14]:

$$C = P + Q + f \text{ или } C = A + f \text{ или } C = A \cdot U^{-1},$$

где C - энергия потребленной пищи (рацион), P - энергетический эквивалент индивидуальной продукции (прироста), состоящей из энергии прироста мягких тканей (P_s), раковины (P_r) и генеративной продукции (P_g); Q - траты на энергетический обмен, $A = (P + Q)$ - энергия ассимилированной пищи, f - энергия неусвоенной пищи, включающая в себя фекалии (f_b) и энергия, заключенная в жидких экскретах (РОВ, продуктов азотистого метаболизма и др.) - f_e , U - усвояемость пищи, которая была принята нами равной 0.7 [12].

Для оценки величины индивидуальной продукции (P) использовали ранее полученные данные по росту мидии в садках, в толще воды [5]. Величину генеративной продукции (P_g) определяли на основе материалов по плодовитости особей разного размера [6].

Для раздельного определения скорости роста соматической ткани (P_s) и органического вещества раковины (P_r) использовали полученные нами аллометрические уравнения:

$$W_s = 0.305 \cdot W^{0.89}, \quad r=0.95;$$

$$W_c = 0.225 \cdot W_s^{1.05}, \quad r=0.96;$$

$$W_c = 0.062 \cdot W^{1.015}, \quad r=0.91;$$

$$W_r = 0.393 \cdot W^{1.03}, \quad r=0.97,$$

где W_s , W_c , W_r , W - соответственно масса сырой и сухой мягкой ткани, раковины и общей массы (включая раковину и мантийную жидкость) моллюска.

Энергетический эквивалент органического вещества раковины (Q_r) находили по ранее полученному нами уравнению:

$$Q_r = 77.4 \cdot W^{0.81}.$$

Для сравнительной характеристики индивидуальной соматической (P_s) и генеративной (P_g) продукции, а также прироста ОВР

мидии были рассчитаны их относительные значения к величине общей продукции (P_Σ) за каждый последовательный цикл гаметогенеза.

Результаты и обсуждение. Изучение динамики отдельных элементов энергетического бюджета мидии в процессе трехлетнего выращивания показало, что их изменения происходят в соответствии с общими закономерностями, установленными для различных видов моллюсков [1, 3, 13, 14]. Скорость роста мидий ($P = dw/dt$) в процессе индивидуального развития сначала возрастает и, достигнув максимума на 2-м году жизни, начинает снижаться (рис. 1).

Кроме того, в разные сезоны года ее значения были подвержены определенным флуктуациям, в значительной степени синхронизированные с температурой воды и периодами репродуктивной активности. Одновременно с этим в процессе роста мидии происходит возрастание трат на энергетических обмен, увеличение величины ассимилированной и потребленной пищи, хотя на отдельных временных интервалах наблюдается снижение их значений.

Анализ отдельных компонентов величины индивидуальной продукции показал (рис. 2), что наиболее высокие относительные значения скоростей роста соматической ткани ($*P_s$) и органического вещества раковины ($*P_r$) наблюдались на ранних стадиях онтогенеза, тогда как величина генеративной продукции ($*P_g$) в это время была наименьшей (кривые аппроксимированы полиномом 2-й степени). Однако с возрастом и увеличением общей массы мидии отчетливо проявляется тенденция к снижению относительного прироста соматической ткани и ОВР, при одновременном увеличении генеративной продукции особи. К концу первого года жизни они уже становятся практически одинаковыми.

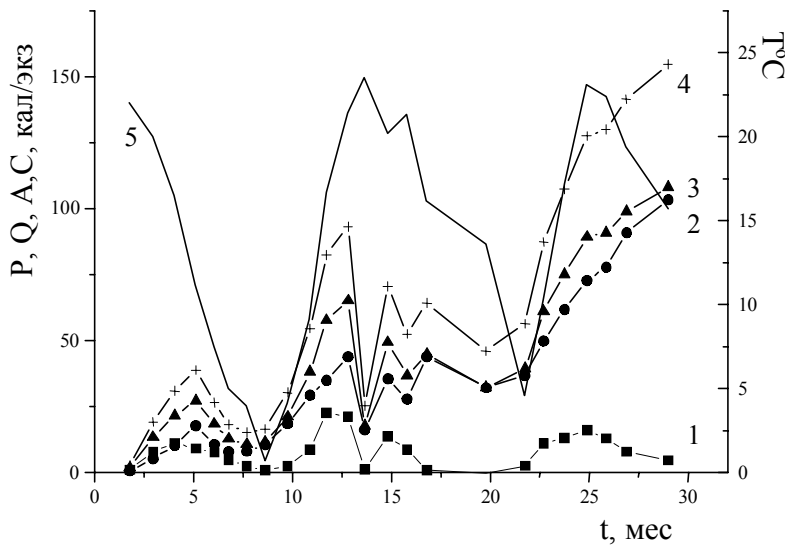


Рис. 1. Энергетические эквиваленты прироста (1), трат на обмен (2), ассимилированной (3) и потребленной (4) пищи в онтогенезе мидии; 5 – температура воды.

Fig. 1. Energy increase values (1), expenses for exchange (2), assimilated food (3) and ration (4) in mussel ontogeny; 5 – water temperature

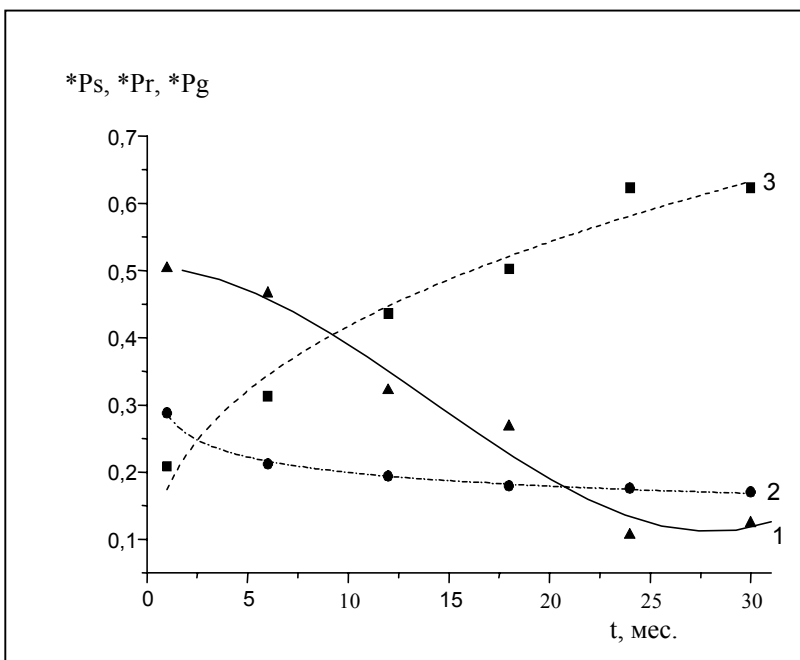


Рис. 2. Относительные значения соматической продукции (1), прироста органического вещества раковины (2) и генеративной продукции (3) в процессе роста мидий

Fig. 2. Relative values of somatic production (1), increment organic matter of shell (2) and generative production (3) in the process of mussel growth

С возрастом и увеличением средней массы моллюсков относительные величины соматической продукции и прироста ОВР продолжали снижаться, а генеративной продукции возрастать (рис. 2).

Приведенные данные свидетельствуют, что в процессе роста моллюсков в толще воды синтетические процессы в соматической и генеративной тканях протекают сопряжено лишь

первые полгода жизни. После этого периода поток энергии, идущий на генеративный рост, начинает преобладать над пластическим обменом и эти формы метаболических процессов, большей частью, становятся разобщенными во времени.

Относительная скорость роста ОВР имела наиболее высокое значение – 0.29 (29 %) на ранних стадиях онтогенеза. В конце 3-го года жизни моллюска ее величина снизилась до 0.19 (19 %), т.е. имела не столь сильно выраженный, как скорость соматического роста, но устойчивый отрицательный тренд (рис. 2).

Таким образом, несмотря на то, что раковина мидии является метаболически инертной массой, на синтез периостракума требуются довольно значительные затраты энергии: 19 - 29 % от общей величины индивидуальной продукции. Полученные материалы согласуются с данными других авторов - от 21 [15] до 31 % [10]. По мере дальнейшего увеличения размеров и возраста моллюска удельные траты на генеративный обмен продолжают возрастать, а на синтез соматической ткани снижаться (рис. 2). У особей в возрасте 3-х лет удельный значение генеративного прироста достигает 62 %, а скорость соматического роста снижается до 12 % от общей величины индивидуальной продукции. Приведенные данные свидетельствуют, что в онтогенезе параллельно с возрастанием трат энергии на репродукцию происходит компенсаторное их снижение на пластический обмен. Зависимость между относительными значениями соматической и генеративной продукции у мидии в процессе индивидуального развития хорошо аппроксимируется степенной функцией, имеющей вид: $P_s = 0.35 \cdot P_g^{-0.38}$, $r = 0.95$.

В связи с полученными данными представляется необходимым остановиться на еще одном вопросе, имеющим важное теоретическое значение для экологической физиологии и популяционной биологии – величине и соотношении удельной генеративной продукции и репродуктивного усилия. При изучении трат энергии в организме, идущих на репродуктивные процессы, в отечественной литературе обычно анализируется величина генеративного прироста (продукции) [1, 8, 10, 11]. В иностранных же публикациях, наряду с этим, ис-

следуется величина репродуктивного усилия. (reproduction effort - RE). Многие авторы довольно часто не делают между ними различий и считают возможным принимать их взаимозаменяемыми [8, 14, 16]. Между тем, каждый из этих показателей имеет четкий биологический смысл, и оба они занимают важное место в исследованиях, связанных с эволюцией размножения, а также стратегией и тактикой жизненных циклов различных гидробионтов [8, 13, 14].

Впервые это понятие было предложено Р. Фишером (цит. по [8]), который определял его как долю ассимилированной энергии пищи, идущую на размножение организма. Таким образом, RE можно трактовать как коэффициент $K_{2g} = P_g/A_{\Sigma}$, где в числителе, вместо суммарной продукции (P_{Σ}), стоит генеративная продукция (P_g) [14]. В то же время удельный генеративный прирост – $PG = P_g/W$ [8, 11, 14] по своему смыслу является модифицированным P/B-коэффициентом особи. Из приведенных соотношений видно, что RE и PG хотя и имеют одни и те же числители, но неодинаковые знаменатели, т.е. являются разными показателями.

Поскольку какие-либо материалы о величине репродуктивного усилия у черноморских моллюсков отсутствуют, этот вопрос нами исследован отдельно. На рис 3 приведены данные по динамике RE и PG мидии в процессе онтогенеза. Из него видно, что по мере увеличения массы моллюска величина PG колеблется возле некоторой средней величины, параллельной оси абсцисс: $PG \approx 0.28$. Указанное значение PG, полученное для мидий Керченского пролива, сходно с таковым *M. galloprovincialis* южного берега Крыма Черного [10] и Средиземного [16] морей, а также с *M. edulis* [13] и некоторыми другими видами гидробионтов [11]. В то же время, в отличие от PG, значения RE в процессе роста мидии возрастают, и на 3-м году жизни его величина

начинает стабилизироваться возле средней величины, близкой к 0.24 (рис. 3). В численном виде связь RE с общей массой моллюска мож-

но описать уравнением Михаэлиса – Ментен, имеющим вид: $RE = 0.297 \cdot W / (2.96 + W)$, $r = 0.91$.

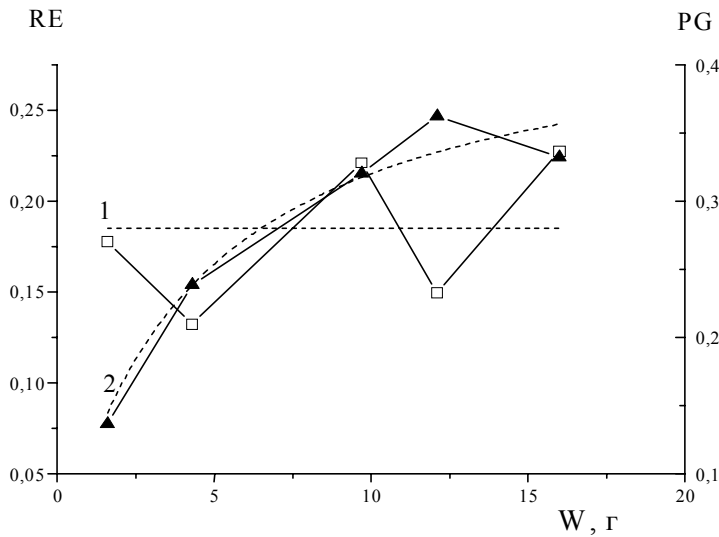


Рис. 3. Удельная генеративная продукция (1) и репродуктивное усилие (2) у мидии в онтогенезе (штриховые линии – теоретические кривые)

Fig. 3. Specific generative production (1) and reproductive effort (2) of mussel in ontogeny (broken lines are theoretic curves)

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что в онтогенезе мидии динамика PG и RE имеют разный характер. Очевидно, что при оценке энергетических трат на размножение эти показатели нельзя заменять один другим. Вместе с тем, приведенные значения RE могут служить отправной точкой для его последующего анализа у мидий, обитающих в биотопах с разными экологическими условиями.

Выводы. 1. В онтогенезе черноморской мидии параллельно с увеличением энер-

гетических трат на репродукцию происходит их компенсаторное снижение на соматический рост и продукцию органического вещества раковины. **2.** Впервые дана количественная характеристика величины репродуктивного усилия черноморской мидии в ходе индивидуального развития. **3.** В процессе роста удельная генеративная продукция колеблется возле среднего значения, близкого к 0.28, тогда как репродуктивное усилие имеет тенденцию к возрастанию, с последующей стабилизацией на асимптотическом уровне, близком к 0.24.

1. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. - М.: Наука, 1981. - 248 с.
2. Винберг Г. Г., Печень Г. А. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды / Методы определения продукции водных животных. - Минск, 1968. - С. 45 - 77.
3. Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. - К.: Наук. думка, 1983. - 206 с.
4. Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. Митилиды Черного моря. - Киев: Наук. думка. - 1990. - 205 с.

5. Золотницкий А. П., Вижевский В. И. Рост и продукция мидий Керченского пролива / Биология и культивирование моллюсков. - М.: ВНИРО, 1987. - С. 80 - 87.
6. Золотницкий А. П., Монин В. Л. Индивидуальная плодовитость и величина генеративной продукции у мидии *Mytilus galloprovincialis* из Черного моря // Биология моря. - 1990. - № 6. - С. 24 - 30.
7. Иванов А. И. Мидии Черного моря и перспективы их промысла: автореф: дисс. ... канд. биол. наук. - Одесса, 1968. - 24 с.

8. Касьянов В. Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих.- Л.: Наука, 1989. – 182 с.
9. Романова З. А. Скорость генеративного роста черноморских мидий / Тез. докл. IV Всес. конф. по промысловым беспозвоночным. – М.: ВНИРО, 1986. – С. 285 - 286.
10. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Экологическая энергетика черноморской мидии / Биоэнергетика гидробионтов. – К: Наук. думка, 1990. - С. 32 - 71.
11. Цейтлин В. Б. Генеративная продукция водных животных // Океанология. - 1988. – 28, вып. 3. - С. 493 - 497.
12. Цихон-Луколина Е. Н. Трофология водных моллюсков. - М.: Наука, 1987. - 143 с.
13. Bayne B. L. Aspects of reproductive behaviour within species of bivalve molluscs // Adv. in Inver. Reprod. - 1984. – 3 - P. 357 - 366.
14. Clarke A. Temperature, latitude and reproductive effort // Marin ecol. Progr. Ser. - 1987. - 38, № 1. - P. 89 - 99.
15. Loo L. O., Rosenberg R. *Mytilus edulis* culture: growth and production in Western Sweden // Aquaculture. - 1983. - 35. - P. 137 - 150.
16. Parashe A. Variation de l'effort de reproduction en fonction de l'age des individus dans une mouliere naturelle de *Mytilus galloprovincialis* Lamarck en Mediterranee // Haliotis. – 1984. - 14. - P. 25 - 31.

Поступила 12 июля 2004 г.

Про співвідношення між соматичною і генеративною продукцією у чорноморській мідії (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в онтогенезі. О. П. Золотницький. Досліджено енергетичний баланс та зміна соматичною (Ps) і генеративною (Pg) продукцією у чорноморській мідії (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) в онтогенезі. Показано, що в ході індивідуального розвитку, паралельно зі зростанням генеративного приросту, відбувається компенсаторне зниження величини соматичної продукції. Зв'язок між зазначеними перемінними описується рівнянням: $P_s = 0.35 \cdot P_g^{-0.38}$. Приріст органічної речовини черепашки протягом 3-річного циклу вирощування характеризувався слабким від'ємним трендом. Вперше наведено дані про величину репродуктивного зусилля (RE) у чорноморській мідії та його співвідношення з питомою генеративною продукцією (PG). В процесі росту PG коливається близько величини, що дорівнює 0,28, тоді як RE асимптотично зростає і стабілізується при значенні 0,24.

Ключові слова: мідія, онтогенез, енергетичний бюджет, соматична продукція, генеративна продукція, репродуктивне зусилля

On correlation between somatic and generative production of Black Sea mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lam) in ontogeny. A. P. Zolotnitsky. Energetic balance and changes of somatic (Ps) and generative (Pg) production of Black Sea mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) in ontogeny were investigated. In the process of individual growth the decrease of somatic production share takes place simultaneously with increase of generative production specific weight. The connection between them can be approximated by the equation of the following kind - $P_s = 0.35 \cdot P_g^{-0.38}$. Increase of shell organic substance during 3 years period of growth has distinguished negative trend. The data about value of a reproductive effort (RE) for the Black Sea mussel and its ratio with specific generative production (PG) are adduced for the first time. PG in the process of growth fluctuates near the average value similar to 0.28, while RE increased and stabilized near asymptote close to 0.24.

Key words: mussel, ontogenesis, power budget, somatic production, generative production, reproduction effort