

На правах рукописи



СЫТНИК Наталья Александровна

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ
(*OSTREA EDULIS* L., 1758, OSTREIDAE, BIVALVIA) ЧЕРНОГО МОРЯ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Краснодар – 2015

Работа выполнена в Южном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ЮГНИРО)

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Золотницкий Александр Петрович

Официальные оппоненты: **Александров Борис Георгиевич**
доктор биологических наук, профессор,
директор Института морской биологии
НАН Украины (г. Одесса)

Солдатов Александр Александрович
доктор биологических наук, профессор, заведующий
отделом физиологии животных и биохимии
Института биологии южных морей
НАН Украины (г. Севастополь)

Ведущая организация: Азовский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства (г. Ростов-на Дону)


Защита состоится «20» марта 2015 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.101.14 при Кубанском государственном университете по адресу: 350040, г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149, ауд. 231.

E-mail: bio_dissovet@kubsu.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Кубанского государственного университета по адресу: 350040, г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149; www.kubsu.ru;
с авторефератом – на сайте Высшей аттестационной комиссии при Министерстве образования и науки Российской Федерации – www.vak.ed.gov.ru.

Автореферат разослан « 19 » января 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 212. 101. 14



О.В. Букарева

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Вторая половина XX-го столетия ознаменовалась весьма существенной трансформацией экосистемы Черного моря, связанной, в первую очередь, с интенсификацией хозяйственной деятельности в этом регионе [Зайцев, 1998; Александров, 2008; Black Sea..., 1998]. Одним из наиболее ценных представителей черноморской малакофауны, в значительной степени потерявшей свое промысловое значение, явилась плоская (европейская или грядовая) устрица - *Ostrea edulis* L. До середины прошлого века этот вид был широко распространен в шельфовой зоне моря. Однако, вследствие загрязнения прибрежных вод токсикантами, эвтрофикации и возникшего на этом фоне грибкового заболевания (болезнь раковины) во второй половине XX-го века произошло резкое сокращение численности и ареала этого вида [Кракатица, 1979; Губанов, 1990], что обусловило необходимость работ по его искусственному воспроизводству.

С 80-х гг. прошлого столетия и до настоящего времени работы по марикультуре плоской устрицы в Черном море были, в основном, сосредоточены на ранних стадиях онтогенеза: массовое получение личинок и молоди этого вида в искусственных условиях [Хребтова, 1986; Монин, 1990; Пиркова, и др, 2002; Холодов и др., 2010; Lök et al., 2009]. Очевидно, что при разработке биотехнологии выращивания устриц большое значение имеют эколого-физиологические исследования не только ранних, но и последующих стадий онтогенеза. Это обусловлено необходимостью оптимизации процесса выращивания полученного в искусственных условиях спата устриц до промысловых размеров и формирования маточных стад, поскольку только наличие в популяции половозрелых организмов может обеспечить воспроизводство данного вида.

Работ, посвященных количественному изучению функций, обеспечивающих процессы жизнедеятельности черноморской устрицы и влиянию на них различных экологических факторов, в настоящее время немного, а по отдельным направлениям они отсутствуют. В то же время, выяснение адаптивных свойств устриц, их толерантности и резистентности к различным био- и абиотическим факторам среды позволяет определить зоны преферендума и критические периоды онтогенеза, что дает возможность в полной мере реализовать биологический потенциал этого вида [Карпевич, 1985]. Таким образом, наряду с прикладным значением, эти исследования представляют теоретический интерес.

Цель и задачи исследования. Цель исследования - охарактеризовать основные функции, обеспечивающие процессы жизнедеятельности плоской устрицы и влияние на них экологических факторов: температуры, солености воды и концентрации пищи.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи.

1. Охарактеризовать гаметогенез и половой цикл плоской устрицы, а также определить ее индивидуальную плодовитость и скорость генеративного роста.
2. Установить экологические закономерности дыхания и фильтрационного питания устриц в онтогенезе.

3. Изучить экологические особенности линейного и массового роста, а также продукционные показатели плоской устрицы в процессе индивидуального развития.

4. Определить энергетический бюджет и эффективность трансформации энергии этого вида на разных этапах онтогенеза для установления пищевых потребностей моллюска в процессе выращивания.

Научная новизна исследования. Получены новые данные по особенностям прохождения полового цикла устриц в Черном море, определена термальная константа развития половых желез до периода созревания. Исследована плодовитость и впервые определена абсолютная и удельная скорость генеративного роста этого вида в Черном море. Дана количественная характеристика влияния важнейших экологических факторов – температуры и солености воды на интенсивность дыхания моллюсков. Исследованы экологические закономерности фильтрационного питания устриц и получены новые данные по влиянию биотических (концентрация пищи) и абиотических (температура, соленость) факторов на скорость потребления пищи (рацион) моллюсков. Выявлена асинхронность изменений скоростей линейного и весового роста устриц и показано, что она обусловлена процессами размножения и разной чувствительностью соматической и генеративной ткани к температуре воды. Определена продукция, элиминация и P/B -коэффициент популяции устриц в процессе 3-летнего выращивания. Впервые охарактеризованы энергетический баланс и чистая эффективность роста (K_2), а также соотношение энергетических трат на энергетический, пластический и генеративный обмен устрицы в онтогенезе.

Теоретическая и практическая значимость исследования.

Полученные в ходе исследований материалы вошли составной частью в разработанную ЮгНИРО «Инструкцию по культивированию черноморской и тихоокеанской видов устриц в Чёрном море» (2007 г.). Материалы по росту, размножению, питанию и дыханию позволяют рассчитать суточные рационы, необходимые при формировании маточных стад и оптимизации процесса выращивания устриц на разных этапах онтогенеза в замкнутых рециркуляционных системах. Полученные данные позволяют прогнозировать возможный урожай и элиминацию в популяции моллюсков в процессе выращивания. Результаты работы могут быть также использованы в преподавании учебных дисциплин «Специальная аквакультура», «Экологическая физиология и биохимия гидробионтов».

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Скорость генеративного роста плоской устрицы в процессе индивидуального развития характеризуется преобладанием энергетических трат на репродукцию, по сравнению с тратами энергии на рост соматических тканей.

2. На интенсивность дыхания и фильтрации моллюсков существенное влияние оказывают изменения концентрации пищи, массы тела, температуры и солености воды, которые определяют величину рациона на разных стадиях онтогенеза.

3. Количественные закономерности линейного и массового роста в значительной степени обусловлены процессами размножения моллюсков и разной

чувствительностью соматической и генеративной тканей к температуре воды, которые определяют продукцию и элиминацию в процессе выращивания устриц.

4. Сезонные изменения энергетического бюджета и эффективности использования пищи на рост (K_2) плоской устрицы в онтогенезе в определяющей степени обусловлены изменением массы тела и температуры воды.

Апробация работы. Основные результаты исследований диссертации представлялись и докладывались на: семинарах лаборатории культивирования моллюсков (2005–2007 гг.) и марикультуры (2009–2010 гг.) ЮгНИРО; а также на Международных и всеукраинских научно-практических конференциях: «Современное состояние рыбного хозяйства: проблемы и пути решения» (Херсон, 2008 г.); «Современное состояние и проблемы экологии Азово-Черноморского региона (Керчь, 2008 г.); «Биоразнообразии водных экосистем: проблемы и пути решения» (Днепропетровск, 2008 г.); «VI Международная научно-практическая конференция молодых ученых по экологическим проблемам водных экосистем» (Севастополь, 2009 г.); «Биоразнообразии и роль животных в экосистемах» (Днепропетровск, 2009 г.), V съезде Гидроэкологического общества Украины (Житомир, 2010); «Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона (Керчь, 2010 г.); «Водные биоресурсы и аквакультура: современное состояние и перспективы научного обеспечения» (Киев, 2010), «Проблемы функционирования и повышения биопродуктивности водных экосистем» (Днепропетровск, 2014).

Публикации. Основные положения и результаты диссертационного исследования опубликованы в 19 научных работах, в том числе 10 – в изданиях рекомендованных ВАК Украины.

Участие в научных программах. Настоящая работа выполнялась в лаборатории культивирования моллюсков ЮгНИРО по программам научно-исследовательских работ Госкомрыбхоза Украины: «Разработать научные основы управления биопродуктивностью и исследовать закономерности формирования урожая моллюсков (устриц) в условиях марикультуры», 2003–2007 гг. (№ гос. рег. 0102И004658) - исполнитель темы; «Разработать и уточнить биотехнологии крупномасштабного культивирования моллюсков в наиболее перспективных районах черноморского побережья Украины», 2008 г. (№ гос. рег. 0102И004658); «Разработать биотехнологию культивирования моллюсков в поликультуре с рыбами и водорослями в прибрежной морской зоне Украины», 2009 г. (№ гос. рег. 0102И004676); «Развитие аквакультуры, морского и океанического рыболовства в Украине», 2010–2012 гг. (№ гос. рег. 0107 U 002490).

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 173 страницах машинописного текста и иллюстрирована 6 рисунками, 30 графиками, 6 таблицами. Работа состоит из введения, обзора литературы, материала и методов исследования, 7 глав и выводов. Список цитируемой литературы включает 243 источника, из которых 144 на романо-германских языках.

Благодарности. Соискатель выражает глубокую признательность научному руководителю д.б.н., профессору Золотницкому А.П. за всестороннюю помощь,

консультации, ценные советы и помощь при выполнении диссертационной работы. Автор благодарит заведующего лабораторией культивирования моллюсков Крючкова В.Г., а также Матвеева В.Н., Токарева Н.А. за помощь в проведении исследований и сборе полевого материала, а также всех коллег, которые способствовали выполнению работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы. В обзоре литературы проанализированы данные по биологии, экологии и физиологии плоской (европейской) устрицы. Рассмотрены особенности жизненного цикла исследуемого вида, вопросы размножения, дыхания, питания и роста этого вида. Охарактеризовано состояние и ряд нерешенных вопросов по культивированию плоской устрицы Черного моря. Показано, что многие вопросы экологии и физиологии плоской устрицы, обитающей в Черном море, изучены недостаточно и требуют более детальных исследований.

Глава 2. Материал и методы исследования. Объектом исследования служили разноразмерные особи плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.), высотой 7–82 мм, массой 0,12–72,7 г., возрастом от 1,5 месяцев до 7 лет. Исследования проводились на протяжении 2004–2011 гг. в лимане Донузлав (западное побережье Крыма) Черного моря и Керченском проливе. Объем собранного и обработанного материала представлен в таблице 1.

Таблица 1.

Объем собранного и обработанного материала по различным разделам исследований

Разделы исследований	Устрица черноморская
Гистологический анализ гонад, экз.	112
Определение плодовитости, экз.	38
Определение органического вещества яиц и личинок (проб)	36
Определение скорости потребления кислорода (опытов)	184
Определение скорости фильтрации, опытов	212
Количество проб при изучении роста моллюсков	76

Половой цикл моллюсков изучали общепринятыми гистологическими методами [Ромейс, 1953; Лилли, 1966]. Отдельные участки половых желез фиксировали в жидкости Буэна и после 3–4-недельного выдерживания обрабатывали по общепринятым методикам - проводили через спирты возрастающей концентрации и ксилол, после чего заливали в парафин. Серийные сагиттальные и фронтальные срезы, толщиной 5–7 мкм окрашивали железным гематоксилином и азаном по Гейденгайну [Ромейс, 1953]. Для характеристики функционального состояния гонад использовали следующие показатели: размеры ацинусов, число и размеры половых

клеток и их ядер, степень заполнения цитоплазмы желтком. Фотографирование препаратов осуществляли микрофотонасадкой МФН-3 и микроскопом фирмы Rathenow.

Плодовитость устриц определяли после температурной индукции созревания и нереста [Loosanoff, Davis, 1963; Монин, 1980]. Особи отбирались незадолго до периода естественного нереста. Устриц размером 31–67 мм и массой 4,3–36,7 г (со створкой) подготавливали для нереста в термостатирующей установке при температуре 4 ± 1 °С в течение 5–30 суток, в зависимости от срока наступления массового нереста, ежедневно проводя подкормку одноклеточной водорослью. После этого моллюсков помещали в аквариум с регулируемой температурой воды, которую повышали от 4 до 20–22 °С, с последующим снижением до 16–18 °С. При таком режиме стимуляции устрицы начинали вымет половых клеток через 15–50 мин. Через 20–30 мин около 50 % особей находилось в нерестовом состоянии. Полноту нереста оценивали после вскрытия особей и просмотра остаточной гонады под микроскопом. Устриц, имевших в гонадах желтковые ооциты и имеющие в полости тела невыметанные зрелые половые клетки (6 экз.) при статистической обработке не учитывали.

Скорость потребления кислорода (СПК) моллюсками изучали методом замкнутых сосудов, с определением содержания растворенного в воде кислорода по Винклеру [Веселов, 1959; Методы..., 1990]. Размеры устриц варьировали в пределах 11–83 мм, масса моллюсков со створкой 0,35–44,7 г. Моллюсков, взятых из естественных популяций, очищали от обрастателей и помещали в аквариумы с температурой и соленостью воды, соответствующей природной среде обитания. В Керченском проливе моллюсков, перевезенных из лимана Донузлав, акклиматизировали в течение 10–12 дней. Температура воды в опытах, проводившихся в Керченском проливе колебалась в пределах 6–19 °С, соленость – от 13,9–15,1 ‰. В лимане Донузлав, температура и соленость составляли, соответственно, 11–27 °С и 17,3–17,9 ‰.

Перед опытом животных в течение 1-2 суток выдерживали в лотке с проточной водой, затем переносили в респирометры. После того, как моллюски открывали створки и начинали фильтровать воду, зондом брали пробу для определения начального содержания кислорода в воде. Затем респирометры закрывали и экспонировали 3-4 часа. Во время опыта воду перемешивали магнитной мешалкой. Содержание кислорода в воде определяли йодометрическим методом Винклера [Веселов, 1959]. Учитывали результаты лишь тех экспериментов, где содержание кислорода в опытных сосудах снижалось не более, чем на 25 % [Алимов, 1981].

Скорость фильтрации (СФ) определяли непрямым методом по разнице концентрации водорослей (*Skelethonema sp.*) в начале и в конце опыта, после чего рассчитывали СФ и величину суточного рациона (С) [Алимов, 1981; Цихон-Луканина и др., 1990; Riisgard, 2001]. Начальную плотность водорослей определяли непосредственно перед экспериментом прямым счетом в камере Фукса-Розенталя. По завершении опыта, во избежание погрешностей при подсчете, оставшиеся водоросли

концентрировали с использованием воронки обратной фильтрации, после чего определяли их плотность. Продолжительность опытов варьировала в пределах 3–4 часов, в зависимости от объема сосудов и размера моллюсков. При анализе полученных данных использовали результаты опытов, где концентрация водорослей уменьшилась не более чем на 25 % от исходной плотности взвеси [Алимов, 1981].

Изучение влияния различных концентраций корма на СФ и рацион моллюсков проводили на двух размерных группах: 30–35 и 50–60 мм.; при температуре воды, соответствующей температуре естественной среды обитания. Для каждой концентрации значение СФ определялось по среднему из 3–4 опытов.

Выращивание устриц. Выращивание устриц проводили в сетных садках площадью 0,25 и 0,49 м², устанавливаемых в прибрежной зоне на треногах на глубинах до 4 м. Для оценки средней длины и массы моллюсков проводили измерение всех опытных особей, у 5 особей измеряли длину, высоту, сырую массу целого моллюска, массу раковины, мягких тканей, мантийной жидкости. Для характеристики ростовых процессов определяли удельные скорости линейного (q_L) и массового (q_W) роста, среднесуточные приросты длины ($P_L = dL/dt$) и массы ($P_W = dW/dt$), которые находили по формулам:

$$P_{L(W)} = q_{L(W)} \cdot L(W), \quad q_{L(W)} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1},$$

где $L(W)$ – средняя длина (масса) за анализируемый интервал времени от t_1 до t_2 (сут). Продукцию устриц в садках (P_t) за данный период времени определяли методом Бойсен-Иенсена по уравнению:

$$P_t = B_2 - B_1 + B_e,$$

где B_2 и B_1 соответственно биомасса моллюсков во время от t до $t+1$, B_e – биомасса элиминированных особей за данный промежуток времени. Общую продукцию за цикл выращивания (3 года) находили путем суммирования продукции за весь период исследования: $P_\Sigma = \sum P_i$. Для определения продукции и элиминации использовали формулы:

$$B_t = (W_2 - W_1) \cdot N, \quad B_e = (N_2 - N_1) \cdot W,$$

где N и W – средняя численность (экз.) и масса 1 экз. за исследуемый период времени. Для сравнительной оценки эффективности продукционных процессов определяли удельную (суточную) продукцию (P , сут⁻¹) и P/B -коэффициент за отдельный период времени и 3-летний цикл выращивания. При анализе индивидуального роста выращивание моллюсков проводилось в течение 3-х лет.

Статистическую обработку полевых и экспериментальных данных осуществляли по общепринятым методам, изложенным в руководствах П.Ф. Рокицкого (1967) и Г.Ф. Лакина (1986). Достоверность различий между средними определяли на основе критериев Стьюдента (t) или Фишера (F) при 5% ($P < 0,05$) или 1% ($P < 0,01$) уровнях значимости. Для математической обработки полученных данных использовали компьютерные статистические программы «Statistica», «Microcal Origin-6.1» и электронные таблиц «Excel-2007».

Глава 3. Репродуктивный цикл, плодовитость и скорость генеративного роста устриц. На основе гистологического анализа гонад в течение полового цикла черноморской устрицы нами выделено 6 стадий зрелости: 0 – индифферентного состояния (половой инертности), 1 – начало гаметогенеза; 2 – интенсивного гаметогенеза; 3 – преднерестового состояния; 4 – созревания и нереста; 5 – посленерестовой перестройки. Были проанализированы особенности гаметогенеза и прохождения полового цикла устриц в течение весенне-летнего и осенне-зимнего периодов развития гонад. Было обнаружено, что в весенне-летний период скорость развития гонад тесно коррелирует с температурой воды. В связи с этим была рассчитана термальная константа развития или сумма градусо-дней (S), необходимая для развития оогоний до зрелых яиц. Значение этой величины вычисляли по формуле [Mann, 1978; Wilson, 1985; Kamphausen, 2012]:

$$S = \sum_{i=1}^n (t_i - t_0),$$

где $(t - t_0)$ - эффективная температура развития, t_0 – температура биологического нуля, ниже которой развитие гонад не происходит, n – число дней, необходимых для развития от оогоний до зрелых яиц, масса которого составляла $6,3 \cdot 10^{-4}$ мг. Расчеты, проведенные на основе собственных и литературных данных [Mann, 1978; Wilson, Simons, 1985], показали, что величина S составляет 493–508 градусо-дней. Было обнаружено, что осенью при снижении температуры до 17–20 °С, в гонадах основной части популяции моллюсков начинается посленерестовая перестройка – атрезия не выметанных зрелых половых клеток и фагоцитоз некротической клеточной массы (5-я стадия зрелости). В октябре – начале ноября, при снижении температуры до 15 – 10 °С, наряду с процессами резорбции овариальных фолликулов, у устриц начинается новая волна гаметогенеза – в половых железах появляются ооциты генеративной фазы и половые клетки фазы начала и интенсивного трофоплазматического роста. Снижение температуры воды приводит к остановке гаметогенеза, и в декабре в половых железах начинают развиваться процессы атрезии овариальных фолликулов. Сопоставление особенностей прохождения полового цикла плоской устрицы в Черном море показало, что его стадийность близка к фазам репродукции данного вида в других географических зонах, описанных другими авторами [Loosanoff, 1962, Shpigel, 1989; Silva et al., 2009]. Таким образом, при создании определенных трофических и термических условий от производителей устриц можно получать потомство не только в весенне-летний, но и в осенне-зимний периоды.

Изучение индивидуальной плодовитости устриц показало, что с возрастанием высоты и массы тела она увеличивается (рисунок 1). Минимальная численность личинок, равная 0,13 млн., зарегистрирована у устрицы высотой 37 мм и общей (живой) массой 8,8 г, максимальное число личинок – 2,39 млн. – у моллюска, размером 68 мм и массой 60,2 г. На основе полученных материалов по плодовитости, средней сырой массе яйца ($6,3 \cdot 10^{-4}$ мг) и его энергетического эквивалента (5,1 дж мг⁻¹) была рассчитана зависимость между энергетическим содержанием яиц устриц и

энергией, заключенной в массе моллюска (W , Дж экз.⁻¹), которая выражалась уравнением:

$$W_g = 0,172 W^{0,967 \pm 0,158}, n = 18, r = 0,80$$

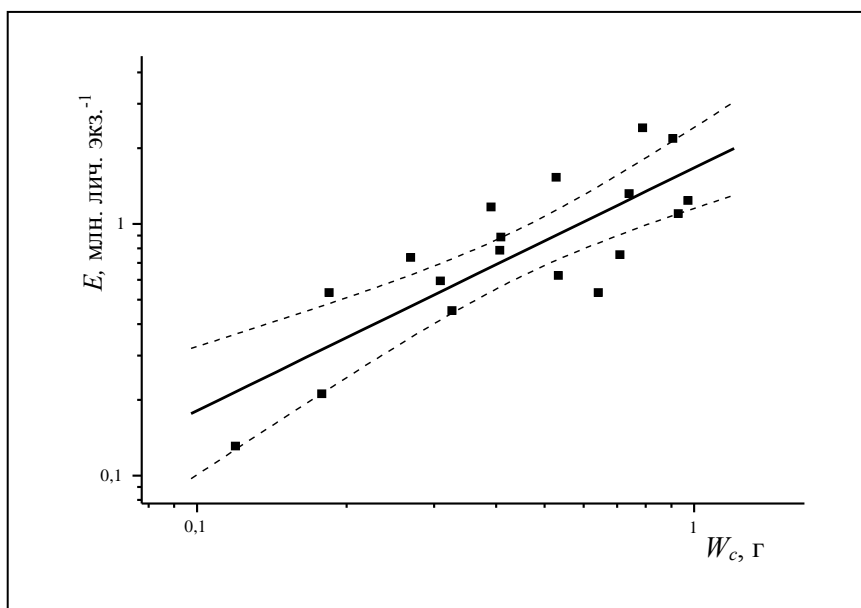


Рисунок 1 – Зависимость плодовитости (E) от сухой массы тела (W_c) устрицы (штриховая линия – 95% доверительный интервал).

Поскольку коэффициент регрессии в уравнении достоверно не отличается от единицы – значение гонадосоматического индекса близко 17 %, что несколько выше величин, приведенных в работах других авторов [Касьянов, 1989] – 12,0 и 12,7 %. Для характеристики энергетического баланса особей большое значение имеет оценка скорости генеративной роста (продукции) (P_g , Дж·сут.⁻¹) в разные периоды жизненного цикла устриц. Было обнаружено, что интегральные значения индивидуальной генеративной продукции устрицы в конце 1-го и 2-го цикла гаметогенеза составляли соответственно 1011 и 1842 Дж, обусловленное разновеликой средней массой моллюска на 1-м и 2-м годах жизни, различающихся почти в 2 раза. Таким образом, за один и тот же временной отрезок цикла гаметогенеза индивидуальная генеративная продукция возросла почти в 2 раза. В численном виде зависимость P_g от сухой массы тела выражалась следующими уравнениями [Сытник и др., 2010].

$$P_{g1} = 54,1 \cdot W_c - 4,0, r = 0,96 \text{ и } P_{g2} = 2116 \cdot W_c - 807, r = 0,94$$

Анализ соотношений скоростей генеративного роста и соматического роста ($v = P_g/P_s$) показал, что, если значение v в течение 1-го цикла гаметогенеза варьировало от 14,1 до 17,2 %, в среднем составляя 15,1 %, то в течение 2-го цикла доля энергетических трат на генеративный обмен возросла до 32,2–39,6 % (среднее значение 37,1 %). Таким образом, в процессе индивидуального развития траты энергии на репродукцию значительно опережают траты энергии на рост соматических тканей.

Глава 4. Экологические закономерности дыхания и фильтрационного питания плоской устрицы.

4.1. Интенсивность дыхания плоской устрицы и влияние на нее экологических факторов (температуры и солености воды). Изучение скорости потребления кислорода моллюсками (R , мл $O_2 \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$) в зависимости от сухой массы тела (без раковины) (W , г) в Керченском проливе и лимане Донузлав в разные сезоны года показало, что, как и у других видов гидробионтов, эти показатели тесно связаны между собой и хорошо аппроксимируются степенной функцией: $R = R_1 W^k$, где R_1 и k – коэффициенты [Алимов, 1981]. Обнаружено, что интенсивность дыхания (R_1) устриц заметно меняется в зависимости от температуры воды – с её возрастанием скорость потребления кислорода увеличивалась.

Коэффициент R_1 в лимане Донузлав при увеличении температуры от 11 до 23 °С возрастал соответственно от 0,291 до 725 мл $O_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$, в Керченском проливе при повышении температуры от 6 до 19 °С скорость потребления кислорода возрастала от 0,112 до 0,475 мл $O_2 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$. Поскольку коэффициенты R_1 и k в уравнениях заметно отличались, было использовано преобразование [Buxton et al., 1981], позволяющее нормировать полученные данные: $R_{st} = [W_{st}/W_e]^m \cdot R_e$, где R_{st} и W_{st} – стандартизированное значение рациона и массы тела, R_e и W_e – экспериментальное значение рациона при данной массе, m – коэффициент регрессии, связывающий скорость потребления пищи с массой тела при данной температуре воды [Золотницкий, Сытник, 2007].

Полученные данные позволили дать сравнительную характеристику температурного коэффициента Q_{10} . В Керченском проливе при увеличении температуры воды с 6 до 13 °С его величина составляла 3,10, тогда как в интервале 13–19 °С его значение было значительно ниже – 2,12. В лимане Донузлав при повышении температуры от 11 до 18 °С величина Q_{10} составляла 2,41, а при ее повышении с 18 до 23 °С интенсивность дыхания устриц хотя и увеличилась, но значения Q_{10} были меньше 2-х – 1,97. Это свидетельствует о том, что используя свои гомеостатические механизмы, моллюски посредством скоординированных реакций регулируют процессы обмена веществ [Сытник, Золотницкий, 2014].

Для характеристики влияния солености на интенсивность дыхания устриц в указанных акваториях при одних и тех же температурах, но разной солености в Керченском проливе связь R/W с температурой воды была аппроксимирована экспоненциальной функцией, которая имела следующий вид: $R/W = 0,028 \cdot e^{0,097 \cdot T}$. На основе этого уравнения были определены значения R/W соответственно при температурах 11 и 18 °С (лимана Донузлав). Расчеты показали, что при одинаковой температуре, но разной солености, отличающейся в среднем на 3 ‰, значения R/W в лимане Донузлав в среднем были на 22,5 % выше, чем в Керченском проливе. По-видимому, при переносе в среду с резко пониженной соленостью у плоской устрицы должны были произойти значительные изменения, приводящие к снижению барьеров проницаемости у этого вида гидробионтов в Черном море.

4.2. Влияние концентрации пищи, массы тела, температуры и солености воды на скорость фильтрации устриц. Изучение фильтрационной активности показало, что у устриц размерной группы 33–35 мм ($W = 2,5–3,6$ г) при низких значениях плотности альгофлоры ($0,2 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) $C\Phi$ устриц была незначительна и составляла $0,46 \text{ л}\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{экз.}^{-1}$. С повышением концентрации пищи до $1,2 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ $C\Phi$ увеличивается, но дальнейшее возрастание концентрации пищи приводит к устойчивому снижению фильтрационной активности моллюсков [Сытник, 2009]. Зависимость $C\Phi$ от концентрации пищи для этой размерной группы моллюсков удовлетворительно аппроксимируется уравнением, имеющим вид:

$$F = 1,04 \cdot K_0^{-0,52} \pm 0,051, r = 0,95,$$

где F – скорость фильтрации ($\text{л}\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{экз.}^{-1}$), K_0 – начальная концентрация альгофлоры ($\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$), r – коэффициент корреляции. Аналогичный характер изменений $C\Phi$ в зависимости от концентрации пищи наблюдался и у более крупных устриц, размером 53–57 мм ($W = 15,8–17,2$ г), что свидетельствует о возможности регулирования моллюсками скорости потребления пищи.

Изучение скорости фильтрации у устриц в зависимости от массы тела в исследованных районах показало, что, как и у других видов двустворчатых моллюсков [Алимов, 1981; Naure, et al., 1998], эти показатели тесно связаны между собой и хорошо аппроксимируются степенной функцией (рис. 2): $F = F_1 \cdot W^n$, где F – скорость фильтрации, $\text{л}\cdot\text{час}^{-1}\cdot\text{экз.}^{-1}$; W – сухая масса тела (без раковины), г; F_1 и n – коэффициенты. Наиболее низкая интенсивность фильтрации моллюсков (коэффициент F_1) наблюдалась при $10 \text{ }^\circ\text{C}$, с повышением температуры воды происходило устойчивое возрастание ее значений. Максимальной величины коэффициент пропорциональности (F_1) моллюсков достигал при $23 \text{ }^\circ\text{C}$ [Сытник, 2010]. Однако дальнейшее повышение температуры до $27 \text{ }^\circ\text{C}$ приводило к снижению скорости фильтрации у устриц. Используя указанное выше преобразование [Buxton et al., 1981], были получены материалы для сравнения интенсивности фильтрации (F/W) у животных одинаковой массы. Было обнаружено, что в Керченском проливе при увеличении температуры воды с 7 до $13 \text{ }^\circ\text{C}$ значение температурного коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) составляло $2,66$, а в интервале температур $13–20 \text{ }^\circ\text{C}$ – $2,07$. В лимане Донузлав в интервале $10–16 \text{ }^\circ\text{C}$ величина Q_{10} составляла $2,57$, тогда как при повышении температуры с 16 до $23 \text{ }^\circ\text{C}$ значения Q_{10} уменьшилось до $1,75$. Последующее увеличение температуры до $27 \text{ }^\circ\text{C}$ привело к значительному снижению Q_{10} до $0,40$. Таким образом, устрицы способны регулировать скорость потребления пищи, повышая её при адаптации к сравнительно низкой температуре и снижая при высокой температуре, тем самым компенсируя воздействие неблагоприятных факторов среды [Сытник, Золотницкий, 2014].

Проведенные исследования указывают также на то, что в условиях пониженной солености вод Керченского пролива ($13,8–14,5 \text{ ‰}$) интенсивность фильтрации устриц была заметно ниже, чем в лимане Донузлав. Для сравнения F/W в акваториях с разной соленостью полученные данные были преобразованы. Для устриц лимана Донузлав

зависимость от температуры воды была аппроксимированы экспоненциальной функцией, которая в численной форме имела следующий вид:

$$F/W = 0,236 \cdot e^{0,075 \cdot T}, \quad r = 0,98.$$

Анализ показал, что при одинаковой температуре, но разной солености воды, в среднем отличающейся на 3,5 ‰ значения F/W лимане Донузлав на 15,8–33,0 % были выше, чем в Керченском проливе.

4.3. Количественная характеристика величины суточных рационов устриц в онтогенезе. Параллельно с изучением фильтрационной активности была исследована скорость потребления пищи (C , *рацион*) устриц. При возрастании плотности корма происходит увеличение величины рациона (при $K = 6,1 \text{ мг л}^{-1}$), после чего она варьировала возле некоторой средней величины (рисунок 2).

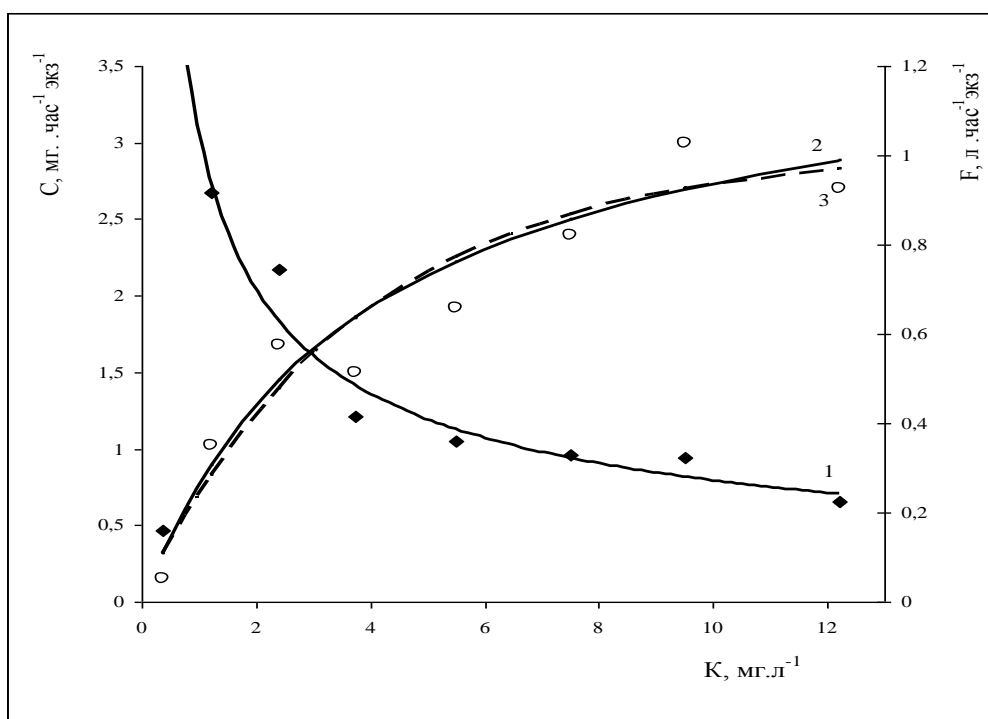


Рисунок 2 – Влияние концентрации пищи на скорость фильтрации (1) и потребления пищи (2, 3) плоской устрицы. 2 – (штриховая линия) – теоретическая кривая по уравнению В.С. Ивлева; 3 (сплошная линия) – теоретическая кривая по уравнению Михаэлиса-Ментен.

Полученные экспериментальные данные по скорости потребления пищи в зависимости от ее концентрации одинаково хорошо описывается экспоненциальным уравнением В.С. Ивлева, в модификации Г.Г. Винберга и С.А. Анисимова (1969):

$$C = C_{max} \cdot \left[1 - e^{-\beta(k-k_0)} \right],$$

где расчетные значения параметров R_{max} , β и k_0 были соответственно равны 2,96, -0,196 и -0,50 (рисунок 2).

Большое значение для процесса культивирования этого вида, особенно при моделировании его выращивания, имеет оценка удельных суточных рационов

моллюсков. Используя формулу Стратмена [Парсонс и др., 1988], было определено, что калорийность 1 мг используемого в опытах фитопланктона составляла $2,9 \text{ Дж} \cdot \text{мг}^{-1}$. На основе этих данных, фильтрационной активности, а также материалов по энергоёмкости отдельных частей тела была рассчитана величина относительных суточных рационов (рисунок 3).

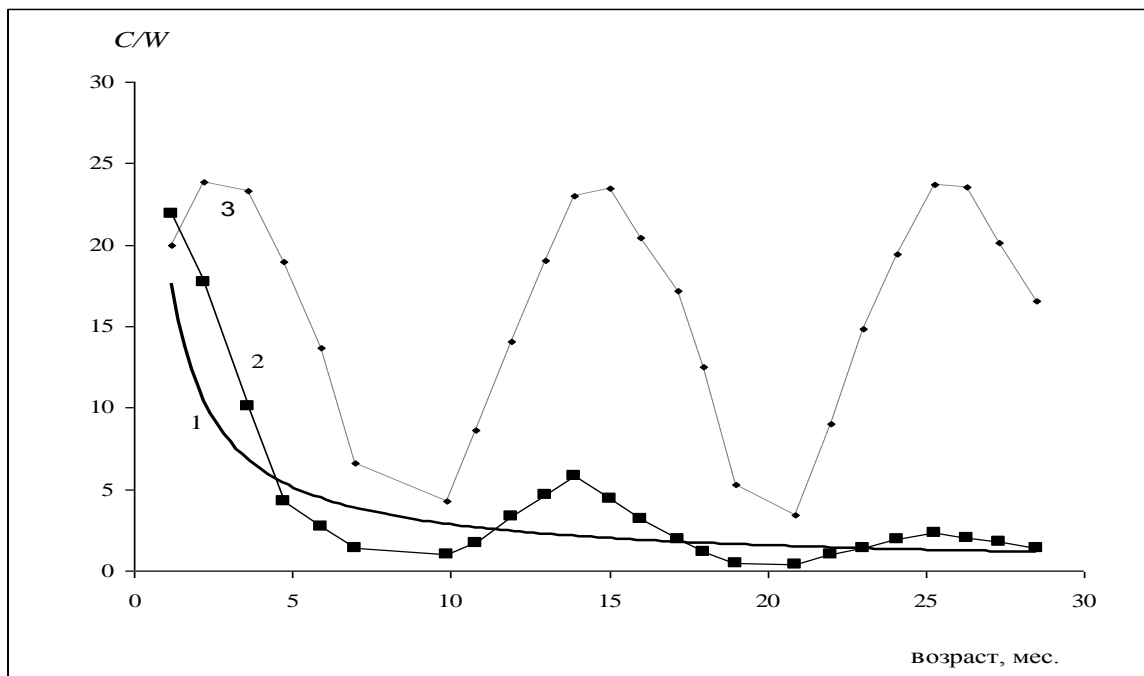


Рисунок 3 – Изменение удельного суточного рациона (C/W) плоской устрицы в течение трехлетнего цикла выращивания.

Анализ показал, что в процессе индивидуального развития происходит устойчивое снижение удельного суточного рациона (C/W). Наибольшее его значение зарегистрировано на ранних стадиях онтогенеза – 23,9 %, с возрастанием массы тела и снижением температуры воды C/W уменьшается.

В общем виде зависимость удельного суточного рациона (C/W) от массы тела (W) можно описать степенной функцией:

$$C/W_{(\%)} = 20,67 \cdot W^{-0,86}, r = 0,74$$

Анализ имеющихся данных показал, что суточные рационы после 5-месячной экспозиции составляют 1,5-2,0 % от энергетической массы тела.

Глава 5. Рост и продуктивность устриц, выращиваемых в лимане Донузлав.

5.1. Морфометрическая характеристика устриц в онтогенезе.

Рост различных видов двустворчатых моллюсков связан с изменением трех размеров — высоты, длины, толщины. Связь между различными частями тела устрицы аппроксимировали степенной функцией: $Y = a \cdot X^b$, где a — коэффициент пропорциональности при $X = 1$, b — коэффициент регрессии (тангенс угла наклона). Анализ сопряженных изменений длины и высоты раковин, взятых у разноразмерных

устриц, показал, что связь между этими показателями хорошо описывается уравнением: $L = 1,738 \cdot H^{0,834}$, $r = 0,95$.

Из приведенного уравнения видно, что рост раковины в длину отставал от роста устриц в высоту, поскольку коэффициент регрессии в нем заметно меньше единицы – 0,834. Связь высоты (H) с выпуклостью (D) раковины у устриц лимана Донузлав выражалась следующим уравнением: $D = 0,224 \cdot H^{1,086}$, $r = 0,93$, т. е. рост раковины устриц в ширину заметно опережал ее рост в высоту. Показано, что масса левой створки почти на 20 % тяжелее массы правой створки. Зависимость массы и высоты устриц описывалась уравнением: $W = 6,9 \cdot 10^{-4} \cdot H^{2,62}$, $r = 0,98$, что свидетельствует об отчетливо выраженной отрицательной аллометрии. Анализ показал, что зависимость массы раковины от массы всего моллюска выражается уравнением: $W_r = 0,652 \cdot W^{1,022}$, $r = 0,98$. Удельный вес мягких тканей относительно массы целого моллюска по мере увеличения размеров устриц имеет отчетливую тенденцию к снижению:

$$W_m = 0,116 \cdot W^{0,926}, r = 0,97.$$

Полученные данные по относительному росту разных частей тела черноморской устрицы свидетельствуют, что в лимане Донузлав рост устриц в высоту происходит более интенсивно, а в ширину с меньшей скоростью, чем у моллюсков из заливов северо-западной части Черного моря. Скорость роста массы раковины у устриц лимана Донузлав несколько ниже, чем моллюсков из указанных заливов. Выявленные различия в относительном росте различных частей тела устриц в изученных районах могут быть обусловлены разными экологическими условиями этих акваторий.

5.2. Сравнительная характеристика особенностей линейного и массового роста плоской устрицы. Анализ изменений средней высоты устриц в течение 3-летнего периода выращивания показал, что ее линейный рост можно аппроксимировать уравнением Л. Бергаланфи [Мина, Клевезаль, 1976]: $H_t = H_\infty \cdot [1 - e^{-k \cdot (t - t_0)}]$, где H_t – высота раковины моллюска во время t , H_∞ – предельная (максимальная) высота устриц, k – удельная скорость роста, t_0 – возраст, при котором высота моллюска равна нулю. Соответствующие параметры уравнения составляли 73,6, -0,049 и -0,052.

Используя ранее полученные данные по связи высоты и массы тела ($W = a \cdot H^n$) устрицы можно определить коэффициенты траектории роста массы устрицы: $W_t = W_\infty \cdot [1 - e^{-k \cdot (t - t_0)}]^n$, где теоретические значения W_∞ , k и n были равны 42,8, -0,049 и 2,59.

Кроме того, кривая весового роста устрицы в зависимости от времени выращивания (t) аппроксимируется уравнением Гомпертца:

$$W_t = W_0 \cdot e^{-\exp -r \cdot (t - \alpha)},$$

где W_0 , r и α – коэффициенты, которые соответственно составляли 25,19, 0,212 и 14,30. В то же время анализ данных показал и заметные различия в динамике скоростей линейного и массового роста устриц (рисунок 4).

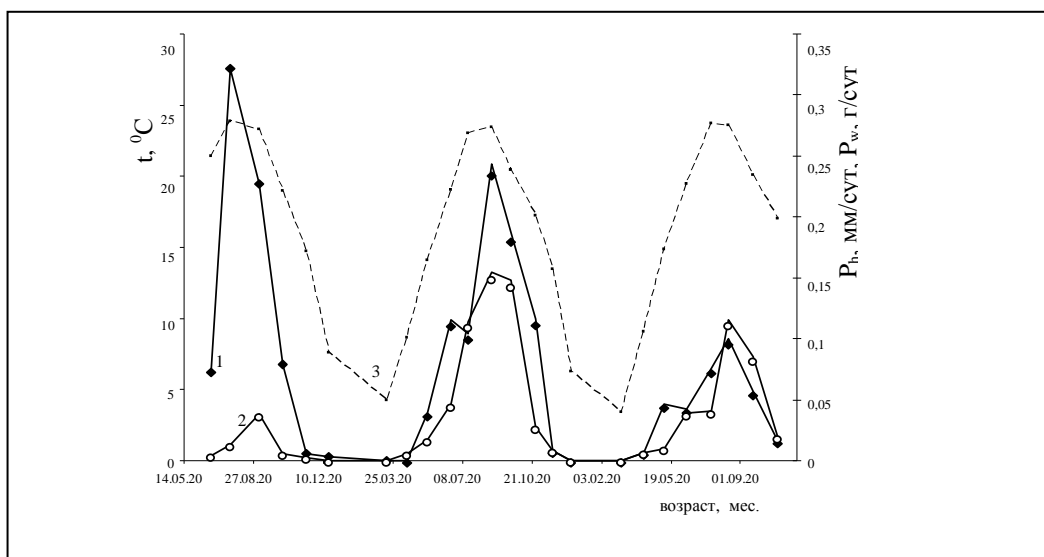


Рисунок 4 – Изменение скоростей линейного (1) и массового (2) роста устриц, в лимане Донузлав (3 – средняя температура воды за исследуемый период).

Максимальные значения прироста длины ($P_h \text{ max}$) устриц наблюдались у сеголетков, а у двух- и трехлеток происходило устойчивое снижение этого показателя.

Иная траектория наблюдалась для максимальных значений скоростей роста массы ($P_w \text{ max}$) моллюсков - у сеголетков $P_w \text{ max}$ была сравнительно невелика, у двухлеток она резко возрастала, а у трехлетних моллюсков она вновь снижалась.

Температура биологического нуля (остановка ростовых процессов) устрицы находится в диапазоне 11–12 °С, однако верхние значения температуры воды, для роста высоты и массы устриц несколько различались. Наиболее благоприятной для линейного роста является температура близкая к 23–25 °С, тогда как оптимум активности роста массы этого вида проявляется при более низкой температуре, близкой к 21–23 °С. По-видимому, асинхронность скоростей линейного и весового роста, имеющая место в летне-осенний период годового цикла, обусловлена как репродуктивной активностью моллюсков, так и разной чувствительностью соматической и генеративной тканей к температуре воды.

5.3. Продукция и элиминация в популяции устриц лимана Донузлав. На основе данных по росту и изменению численности моллюсков в процессе выращивания рассчитаны значения продукции и элиминации в популяции устриц процессе выращивания. Анализ имеющихся данных показал, что снижение численности устриц в процессе 3-летнего выращивания удовлетворительно описывается экспоненциальной функцией вида: $N_t = N_0 \cdot e^{-r \cdot t}$, где N_0 и N_t численность моллюсков соответственно в начале и во время t , r – удельная скорость снижения численности. Значение параметров уравнения N_0 и r были соответственно равны 528 экз.·м⁻² и 0,33 мес.⁻¹. Полученные материалы позволили рассчитать соотношение продукции и элиминации в популяции устриц (рисунок 5).

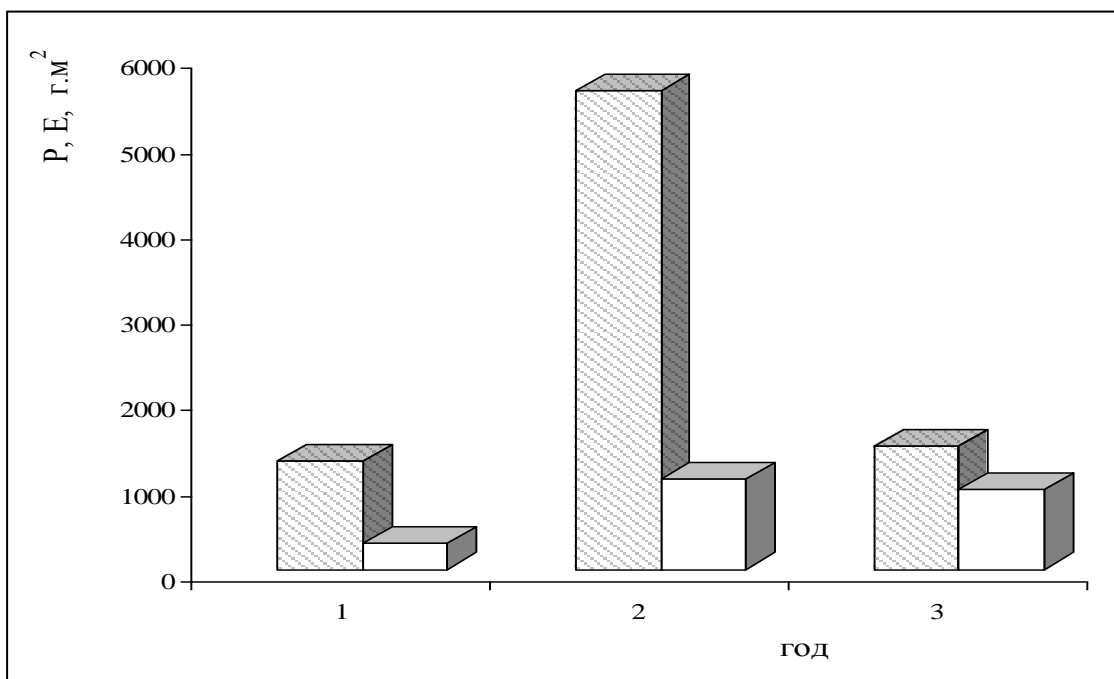


Рисунок 5 – Изменение продукции (заштрихованные столбцы) и элиминации (светлые столбцы) в популяции плоской устрицы в течение 3-летнего выращивания.

На 1-м году жизни продукция моллюсков на коллекторах была сравнительно невысокой и составляла $1261,7 \text{ г}\cdot\text{м}^2$, а доля ее элиминированной части составляла 24 %. На 2-м году жизни скорость продуцирования биомассы резко возросла (до $5587 \text{ г}\cdot\text{м}^2$), причем абсолютная элиминированная биомасса также увеличилась до $1051,3 \text{ г}\cdot\text{м}^2$, но ее удельный вес в общей величине снизился до 18,8 %. На 3-м году выращивания популяции общая продукция по сравнению с предыдущим годом резко снизилась (до $1441 \text{ г}\cdot\text{м}^2$). По сравнению с предыдущим годом абсолютное значение элиминированной части также уменьшилось (до $932 \text{ г}\cdot\text{м}^2$), но относительная ее доля в общей продукции резко возросла (до 63,4 %) [Сытник, 2011]. В то же время величина P/B -коэффициента (показателя продукционного процесса популяции) в течение выращивания характеризовалась устойчивым отрицательным трендом – с 3,13 на 1-м до 0,24 – на 3-м году жизни. В общем виде зависимость P/B -коэффициента от времени выращивания (t , год) можно описать степенным уравнением вида:

$$P/B = 3,85 \cdot t^{-2,18}, r = 0,928.$$

Используя данное уравнение можно прогнозировать изменение удельной продукции в процессе выращивания популяции устриц в лимане Донузлав.

Глава 6. Энергетический баланс и эффективность трансформации вещества и энергии у плоской устрицы в онтогенезе.

6.1. Энергетический баланс устриц в процессе выращивания. На основе полученных данных была проанализирована динамика отдельных составляющих энергетического бюджета устрицы в процессе трёхлетнего выращивания. Показано, что их изменения происходят в соответствии с общими закономерностями,

установленными для этого и других видов моллюсков [Beiras, 1995, Labarta et al, 1995; Newell, 2004]. Траты энергии на рост (P , дж·сут.⁻¹) сначала возрастали и, достигнув максимума в конце 1-го года жизни, начинали снижаться (рисунок 6), т. е. кривая имеет куполовидный характер и описывается полиномом 2-й степени [Сытник, Золотницкий, 2010]. Вместе с тем, значения кривой были подвержены значительным флуктуациям в течение года, тесно коррелирующими с температурой воды (рисунок 6).

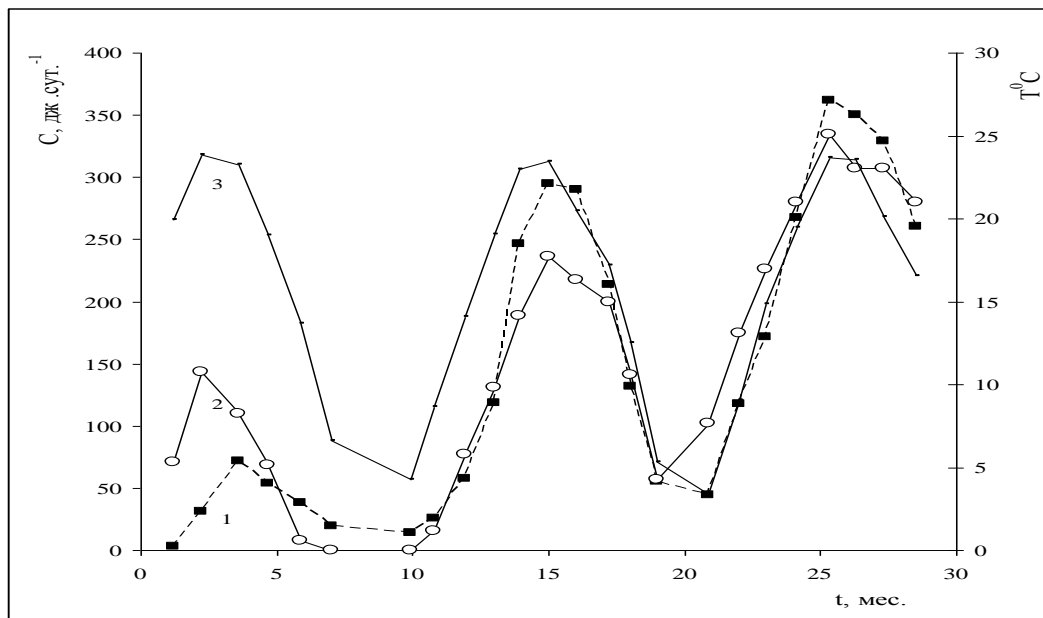


Рисунок 6 – Динамика величины суточных рационов плоской устрицы в ходе 3-летнего выращивания. 1–эмпирическая кривая; 2 – теоретическая кривая по уравнению (5).

В онтогенезе, с возрастом и увеличением массы тела, происходило увеличение трат на энергетический обмен и величины ассимилированной пищи, хотя на отдельных участках кривых наблюдались периоды заметного снижения и увеличения значений этих показателей, связанные с изменением температуры воды. На основе имеющихся данных была определена зависимость скорости потребления пищи (рациона) в виде функции массы тела и температуры воды:

$$C = -120,77 + 9,28 \cdot W + 10,36 \cdot T, RQ = 0,828.$$

С учетом специфического динамического действия пищи (СДДП – возрастание трат на энергетический обмен, связанных с потреблением и усвоением пищи) [Gaffney, 1986; Stephen, 2008], суточные расходы энергии исследуемого вида в среднем могут быть выше приведенных экспериментальных материалов не более чем на 10 %. Вместе с тем, определенный интерес представляют и интегральные (кумулятивные) значения отдельных составляющих балансового уравнения в исследованные периоды онтогенеза. Анализ показал, что в конце 1-го года жизни удельные траты (%) на энергетический обмен (метаболизм) составляли 35,8 %, на прирост соматической (мягкой) ткани и органического вещества раковины – соответственно 20,7 и 12,5 %, а на генеративную продукцию – 1,4 (рисунок 7 А).

В то же время на 2-м году жизни траты на обмен возросли до 48,1 %, на генеративный обмен они увеличились до 2,7 %. Энергетические траты на рост соматической ткани и синтез органического вещества раковины уменьшились, соответственно до 12,1 и 7,7 % (рисунок 7 Б). Таким образом, в процессе индивидуального развития устрицы происходит перераспределение энергетических трат на процессы жизнедеятельности.

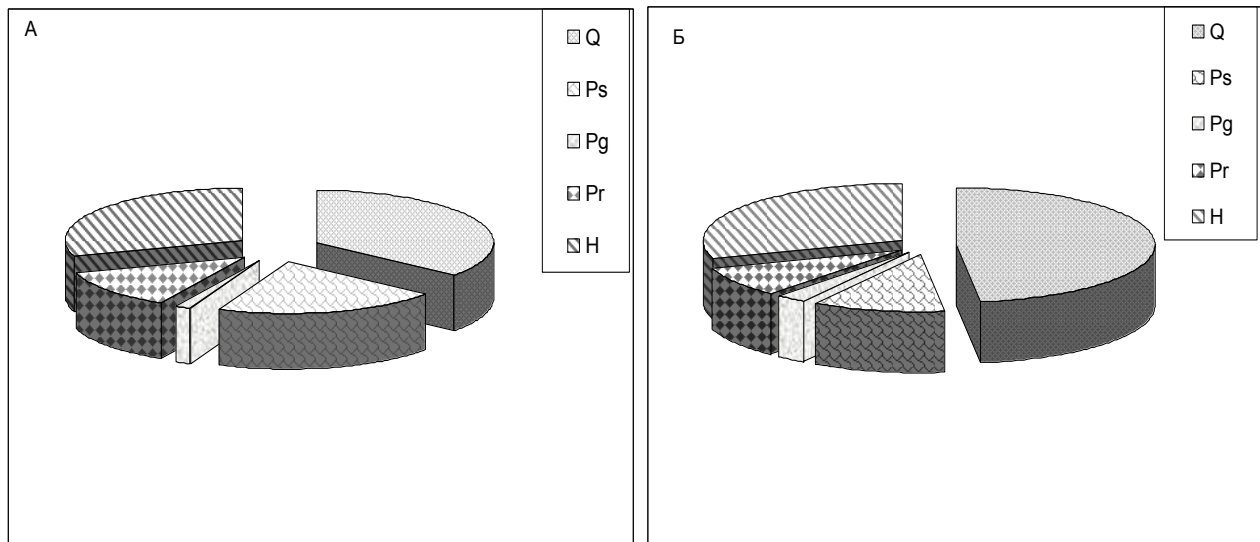


Рисунок 7 – Изменение кумулятивных трат (%) на энергетический обмен (Q), соматический (P_s) и генеративный (P_g) рост, продукцию органического вещества раковины (P_r) и неувоенную пищу (H) у плоской устрицы в конце 1-го (А) и 2-го (Б) года жизни.

6.2. Эффективность трансформации вещества и энергии в процессе выращивания устриц. Имеющиеся данные позволили охарактеризовать чистую эффективность роста (K_2) в онтогенезе плоской устрицы. Показано, что K_2 зависит от массы тела и температуры воды и ее можно представить в виде функции указанных 2-х переменных:

$$K_2 = -0,029 - 8,3 \cdot 10^{-6} \cdot W + 0,198 \cdot T, n = 24, RQ = 0,766.$$

где RQ – объединенный коэффициент корреляции.

Теоретическая кривая изменений K_2 с достаточно высокой степени аппроксимации передает эмпирические данные, хотя на отдельных участках наблюдаются заметные отклонения от расчетных значений, обусловленные изменениями скорости роста моллюсков в онтогенезе [Сытник, Золотницкий, 2010]. Полученные данные также позволяют оценить максимальные значения K_2 плоской устрицы в онтогенезе [Винберг, 1986; Salow, 1977], которые составили 0,58 что сопоставимо со значениями этого коэффициента других видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Заключение

На основании проведенного исследования по влиянию экологических факторов на процессы размножения, дыхания, питания, роста и продукции и энергетического баланса плоской устрицы Черного моря и анализа полученных данных были сформулированы следующие выводы.

1. В репродуктивном цикле самок черноморской устрицы выделено 6 стадий зрелости гонад. Показано, что термальная константа развития (S), необходимая для развития половых клеток устриц от оогоний до зрелого яйца составляет 493–508 градусо-дней. Полученные данные по особенностям развития гонад в осенний период года свидетельствуют о возможности получение зрелых половых клеток не только в весенне-летний сезон естественного нереста, но и в осенне-зимний период.

2. Индивидуальная плодовитость плоской устрицы в Черном море сопоставима с таковой устриц из других географических зон и варьирует в пределах от 0,13 до 2,39 млн. лич. экз.⁻¹; ее связь с сухой массой тела выражается степенной функцией с коэффициентом регрессии близким к единице. Показано, что энергетические траты на размножение составляют около 17 % от энергоемкости массы тела. С возрастом удельный вес соматической продукции снижается, тогда как скорость генеративного роста увеличивается.

3. Скорость потребления кислорода моллюсками тесно связана с массой тела и описывается уравнением степенной функции. С возрастанием температуры воды интенсивность дыхания устриц увеличивается. В условиях пониженной солености в среднем на 3 % интенсивность дыхания снижается у устриц на 22,5 %.

4. Наиболее высокая фильтрационная активность у устриц наблюдается при концентрации альгофлоры 1,2–2,3 мг·л⁻¹, при ее последующем возрастании скорость фильтрации у моллюсков устойчиво снижается. Максимальное значение интенсивности фильтрации у устриц обнаружено при температурах 23–25 °С; дальнейшее ее повышение приводит к снижению фильтрационной активности моллюсков. Интенсивность фильтрации у устриц также зависит от солености воды – при ее снижении на 3,5 % фильтрационная активность моллюсков в среднем уменьшается на 21,5 %.

5. Рост устриц в лимане Донузлав в высоту происходит более интенсивно, чем в длину, а в ширину с меньшей скоростью, чем у моллюсков из заливов северо-западной части Черного моря. Выявлена асинхронность изменений скоростей линейного и массового роста устриц, которая обусловлена репродуктивной активностью моллюсков и разной чувствительностью соматической и генеративной тканей к температуре воды в разные периоды годичного жизненного цикла.

6. Наибольшие значения продукции (5587 г·м²) и элиминации (1051,3 г·м⁻²) в популяции устриц отмечены на 2-м году жизни, после чего величина продукции снижается, при одновременном возрастании биомассы элиминированных моллюсков (до 63,4 % на 3-м году жизни). Средние значения P/B -коэффициента в процессе 3-летнего выращивания (в природных условиях) характеризуются устойчивым отрицательным трендом с 3,13 до 0,24.

7. В процессе индивидуального развития у плоской устрицы происходит возрастание удельных кумулятивных трат энергии на метаболизм и генеративный рост, при одновременном снижении трат энергии на рост соматической ткани и синтез органического вещества раковины. Максимальное значение чистой эффективности роста (коэффициент K_2) имеет на ранних стадиях онтогенеза – 63 %, после чего происходит устойчивое снижение этого коэффициента.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК:

1. Сытник Н.А. О соотношении процессов фильтрации и дыхания у плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) при различной температуре воды / Н.А. Сытник, А.П. Золотницкий // Гидробиологический журнал. – 2014. – Т. 50, № 2. – С. 98–105.

2. Сытник Н.А. О влиянии некоторых экологических факторов на интенсивность фильтрации устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Вестник ДНУ. – 2009. – В. 17, Т. 2, № 7. – С. 102–109.

3. Сытник Н.А. Индивидуальная плодовитость и скорость генеративного роста устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник, А.Н. Орленко, А.П. Золотницкий // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. 2010. – Т. 23 (62), № 4. – С. 188–195.

4. Сытник Н.А. О некоторых экологических закономерностях фильтрационного питания устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. 2010. – Т. 23 (62), № 3. – С. 143–153.

5. Сытник Н.А. Энергетический бюджет и суточные рационы плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Научные записки Тернопольского национального университета. – 2010. – № 3 (44). – С. 238–240.

6. Сытник Н.А. Энергетический баланс и чистая эффективность роста устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник, А.П. Золотницкий // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, №1. – С. 63–70.

7. Сытник Н.А. Интенсивность дыхания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Рыбное хозяйство Украины. – 2010. – № 7. – С. 42–44.

8. Сытник Н.А. Особенности линейного и весового роста устрицы (*Ostrea edulis* L.) в озере Донузлав / Н.А. Сытник, С.В. Красноштан // Рыбное хозяйство Украины. – 2008. – № 6 (59). – С. 44–48.

9. Сытник Н.А. Рост и энергетический бюджет плоской устрицы (*Ostrea edulis*) в раннем онтогенезе / Н.А. Сытник // Вестник ДНУ. – 2010. – В. 18, Т. 1, № 7 / 1. – С. 110–116.

10. Сытник Н.А. Интенсивность дыхания черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Рыбное хозяйство Украины. – 2010. – № 7. – С. 42–44.

Статьи в других изданиях

11. Золотницкий А.П. К вопросу организации крупномасштабного культивирования устриц в озере Донузлав / А.П. Золотницкий, А.Н. Орленко, В.Г. Крючков, Н.А. Сытник // Труды ЮгНИРО, 2008. – Т. 46. – С. 48–54.

12. Сытник Н.А. Рост и продукция устрицы (*Ostrea edulis* L.) лимана Донузлав Черного моря / Н.А. Сытник // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2011 – В.17, № 2 (56). – С. 429–434.

Материалы и тезисы конференций

13. Губанов Е. П. Современное состояние, проблемы и перспективы развития марикультуры моллюсков в Черном море / Е.П. Губанов, А.П. Золотницкий, Н.А. Сытник, В.А. Гетманенко // Межд. научно-педаг. конф. «Современное состояние рыбн. хоз-ва: проблемы и пути решения», 12-13 февраля 2008 г.: тезисы докл. – Херсон, 2008 г.: – С. 25–27.

14. Сытник Н.А. Некоторые данные по аллометрии черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) лимана Донузлав / Н. А. Сытник // IV Межд. конференция «Совр. пробл. экологии Азово-Черноморского региона», 12–14 октября 2008 г.: тезисы докл. – Керчь, 2008 г. – С. 116–120.

15. Золотницкий А.П. Современное состояние марикультуры устриц в Черном море /А.П. Золотницкий, А.Н. Орленко, Н.А. Сытник // Всеукр. наук.-практич. конференция «Біорізноманіття водних екосистем: проблеми і шляхи вирішення», 2–3 жовтня 2008 р.: тезисы докл. – Дніпропетровськ, 2008 р. – С. 10–12.

16. Сытник Н.А. О влиянии массы тела, температуры и солености воды на интенсивность дыхания устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // V Межд. науч. конференция «Биоразнообразие и роль животных в экосистемах», 12–16 октября 2009 г.: тез. докл. – Дніпропетровськ, 2009 р. – С. 88–89.

17. Сытник Н.А. Энергетический бюджет и суточные рационы черноморской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник // Понт Эвксинский VI: Межд. науч.-прак. конф. молодых ученых по экологически проблемам водных экосистем, 21–23 сентября 2009 г.: тез. докл. – Севастополь, 2009. – С. 120–121.

18. Сытник Н.А. Продукция и элиминация в популяции плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) Черного моря/ Сытник Н.А. // Межд. науч. конф. «Водные биоресурсы и аквакультура: совр. сост. и персп. научного обеспечения», 12–14 октября 2010 г.: тезисы докл. – Киев, 2010. – С. 151–152.

19. Сытник Н.А. О количественной связи процессов фильтрации и дыхания у плоской устрицы (*Ostrea edulis* L.) / Н.А. Сытник// Проблемы функционирования и повышения биопродуктивности водных экосистем. – Мат. межд. научно-практич. конференции, 24–25 апреля 2014 года, г. Днепропетровск, Украина. – С.177–180.

АВТОРЕФЕРАТ

СЫТНИК Наталья Александровна

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ПЛОСКОЙ УСТРИЦЫ
(*OSTREA EDULIS* L., 1758, OSTREIDAE, BIVALVIA) ЧЕРНОГО МОРЯ

Подписано в печать 16.01.2015 г. Формат 60.84 1/16.
Печать цифровая. Уч.–изд. л. 1,5. Тираж 100 экз. Заказ № 2087.1

Издательско-полиграфический центр КубГУ.
350040 г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149.