

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

**ТИМОФЕЕВ
ВИТАЛИЙ АНАТОЛЬЕВИЧ**

УДК:594.1:591.4

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ-ФИЛЬТРАТОРОВ
В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ**

СПЕЦИАЛЬНОСТЬ
03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание научной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
Самышев Эрнест Зайнуллинович,
доктор биологических наук,
профессор

Севастополь - 2014

Содержание.

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	4
ВВЕДЕНИЕ	6
РАЗДЕЛ 1. Состояние изученности реакции двустворчатых моллюсков-фильтраторов на условия среды обитания (Обзор литературы).	12
РАЗДЕЛ 2. Материал и методы исследований.	26
РАЗДЕЛ 3. Краткая характеристика районов обитания изученных двустворчатых моллюсков.	34
3.1. Акватории Крымского побережья Чёрного моря.	34
3.2. Реки Крыма (Чёрная и Кача), река Дунай, озёра в районе г. Измаил.	38
РАЗДЕЛ 4. Морфологические характеристики жаберного аппарата моллюсков в связи с эндогенными и экзогенными факторами.	42
4.1. Морфологическая характеристика жаберного аппарата <i>Mytilus galloprovincialis</i> Lam.	42
4.1.1. Характеристика жабр моллюсков разных возрастных групп.	42
4.1.2. Сравнительный анализ морфологии жаберного аппарата мидий, обитающих на разных глубинах побережья Крыма .	48
4.1.3. Морфология жаберного аппарата <i>Mytilus galloprovincialis</i> в связи с загрязнением акваторий Крымского побережья.	53
4.2. Морфология жабр у <i>Chamelea gallina</i> L. в связи с условиями обитания.	69
4.3. Морфологические показатели жаберного аппарата у	83

<i>Cerastoderma glaucum</i> L. из разных по уровню загрязнения бухт.	
4.4. Морфологическая характеристика жаберного аппарата <i>Ostrea edulis</i> L. из б. Карадагская (Карадагский природный заповедник).	96
4.5. Морфологическая характеристика жаберного аппарата <i>Unio stevenianus</i> Krenick в условиях Крымских рек Чёрная и Кача.	99
4.6. Морфологическая характеристика жаберного аппарата беззубок <i>Anodonta subcircularis</i> Clussin, <i>Anodonta stagnalis</i> Gmelin и перловицы <i>Unio pictorum</i> Linne в условиях реки Дунай и озёр вблизи г. Измаил.	107
ВЫВОДЫ.	111
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.	112

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ.

- L – Длина раковины моллюска
- D – Ширина раковины моллюска
- H – Высота раковины моллюска
- H/L – Вытянутость раковины моллюска
- D/L – Сагиттальная кривизна раковины моллюска
- D/H – Фронтальная кривизна раковины моллюска
- S_0 – Приведенная удельная поверхность жаберного аппарата
- S – Площадь поверхности жабр, рассчитанная по формуле $S = \pi d N_{\text{ж}}$
- W – Объем жабр, рассчитанный по формуле $W = \pi R^2 H_{\text{ж}}$
- d – диаметр жаберного филамента
- $h_{\text{ж}}$ – высота каждого жаберного филамента
- N – число жаберных филаментов
- $L_{\text{ж}}$ – длина жаберного аппарата
- $N/L_{\text{ж}}$ – число филаментов на 1 мм жаберной пластинки
- $H_{\text{ж}}$ –; общая высота филаментов, равная $\sum h_{\text{ж}(N)}$
- A – хлорофилл A
- K – каротиноиды
- C_k – концентрация каротиноидов
- C_b – концентрация белков
- C_l – Концентрация липидов
- C_y – Концентрация углеводов
- $C_{\text{ф}}$ – Концентрация фенола
- $C_{\text{щф}}$ – Щелочерастворимые углеводы
- $C_{\text{кг}}$ – Кислотогидролизуемые углеводы
- $C_{\text{об}}$ – Суммарное значение $C_{\text{щф}}$ и $C_{\text{кг}}$
- АТФ – Аденозинтрифосфорная кислота
- $C_{\text{орг.}}$ – органический углерод
- $N_{\text{общ}}$ – общее содержание азота.

$m_{T+M.Ж}/H$ – отношение массы моллюсков с мантийной жидкостью к высоте их створок

МДА – малоновый диальдегид

h – глубина воды

t_s – критерий Стьюдента расчётный (t табличный при $P=0,95$ равен 2,26)

r – коэффициент корреляции

p – уровень значимости

мОсм – миллиосмоль; единица измерения осмотической концентрации (на литр)

V – средняя скорость течения реки, $m \cdot s^{-1}$

O_2 – содержание кислорода, $mg \cdot l^{-1}$

P – содержание фосфора, $mg \cdot l^{-1}$

$t^{\circ} C$ – среднесуточная температура воды

ВВЕДЕНИЕ.

Актуальность темы. Одной из важных проблем в современном промышленном обществе является загрязнение водных экосистем. Повышенная концентрация токсичных побочных продуктов, нефтяное загрязнение и многие другие внешние условия окружающей среды, вызванные хозяйственной деятельностью человека, оказывают негативное влияние на большинство живых организмов [58; 135, 154].

В экологически неблагоприятной водной среде некоторые виды моллюсков приспосабливаются к изменяющимся условиям обитания [8].

В среде, подверженной влиянию сточных вод, рост моллюсков сопровождается значительными морфологическими изменениями их раковин. В загрязнённой воде по сравнению с чистой высота и ширина мидий на 4-9% меньше. Меняются пропорции: увеличение высоты и ширины “отстает” от роста длины, замедляется рост раковин и прирост массы моллюсков [28, 124]. Такая же тенденция наблюдается у пресноводных двустворок [4]. У брюхоногих моллюсков под влиянием антропогенного загрязнения истощается мягкое тело, нарушается порядок образования раковин, что вызывает уродства [123]. Следствием загрязнения акваторий разного рода поллютантами может явиться сильная инвазия моллюсков паразитами и развитие у них патологий, что приводит в дальнейшем к их гибели [20].

Возникшая проблема обитания организмов в неблагоприятных условиях и их адаптации к последним слабо изучена. Такие показатели как выживаемость моллюсков, их поведенческие реакции и уровень метаболизма не позволяют в полном объеме выявить, количественно оценить негативное воздействие среды обитания на организм и получить информацию о механизмах интоксикации [30, 31]. В обширной работе по мидиям [148], охватывающей исследованиями разные районы, достоверных различий в изученных морфологических параметрах у моллюсков не выявлено, что,

вероятно, объясняется относительным сходством условий обитания объектов исследования, причём благоприятных для их жизнедеятельности. Немногочисленные попытки некоторых авторов связать морфологические особенности жаберного аппарата двустворок [152] и крабов [149] с экологическими факторами среды их обитания не проясняют существующую проблему.

Реакции организмов (на примере двустворчатых моллюсков-фильтраторов) на возрастающее загрязнение и гетерогенность районов обитания гидробионтов требуют более подробного изучения, в связи с чем данная работа, направленная на изучение изменения морфологических характеристик жабр двустворчатых моллюсков-фильтраторов из районов шельфовой зоны Крыма и пресных водоемов в связи с условиями обитания является актуальной.

Связь работы с научными программами, планами, темами. Работа выполнена в отделе экологии бентоса Института биологии южных морей Национальной академии наук Украины в 1998-2006 году в рамках работы по темам: «Исследование пространственных масштабов биологических полей в связи с изменчивостью абиотических и антропогенных градиентов среды» (№ гос. рег. 0196U022101, 1996 – 1998 гг.), «Структурно-функциональные основы биоразнообразия морских сообществ» (№ гос. рег. 0199U001388, 1999-2002 гг.) и «Исследование факторов поддержания устойчивости морских экосистем» (№ гос. рег. 0103U001048, 2003 – 2007 гг.). В перечисленных темах автор принимал участие в качестве исполнителя.

Цель и задачи исследования: *Цель работы* - установить характер и степень морфологических изменений жаберного аппарата двустворчатых моллюсков-фильтраторов в связи с комплексом эндогенных и экзогенных факторов среды обитания.

В соответствии с целью были поставлены следующие *задачи*:

1. Выявить изменения морфологических показателей раковины и структуры жаберного аппарата двустворчатых моллюсков-фильтраторов на

примере *Mytilus galloprovincialis* в связи с возрастом и глубиной обитания.

2. Изучить изменения в морфологических характеристиках жаберного аппарата двустворок из районов шельфовой зоны Крыма и пресных водоемов в связи с содержанием загрязняющих веществ в среде.

3. Исследовать изменения в биохимических характеристиках жаберного аппарата двустворок на примере двустворчатых моллюсков-фильтраторов из вышеуказанных районов в связи с содержанием загрязняющих веществ в среде.

4. Разработать способ биоиндикации водной среды на основании результатов исследования связи изменений морфологических характеристик жаберного аппарата у настоящих пластинчатожаберных и нитчатожаберных моллюсков с условиями среды обитания.

Объекты исследования. Морские двустворчатые моллюски-фильтраторы – мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lam), венус (*Chamelea gallina* L), кардиум (*Cerastoderma glaucum* L) и устрица (*Ostrea edulis* L) разных размерных групп и пресноводные моллюски – перловицы *Unio stevenianus* Krynicki, *Unio pictorum* Linne и беззубки *Anodonta subcircularis* Clussin, *A. stagnalis* Gmelin.

Выбор объектов исследования произведён из следующих соображений: а) малоподвижность образа жизни [2]; б) распространённость и массовость исследуемых видов моллюсков; в) доступность материала.

Предмет исследования. Морфологические показатели жаберного аппарата настоящих пластинчатожаберных и нитчатожаберных моллюсков-фильтраторов и их связь с условиями среды обитания.

Методы исследования. В работе использованы стандартные полевые гидробиологические методы и экспериментальные методы исследования в лабораторных условиях. Для изучения видового состава моллюсков, морфологических параметров их раковин и жаберных аппаратов применялись методы препарирования и световой микроскопии. Цифровой материал обрабатывался статистически, в соответствии с принципами и методами

анализа экологических данных: методы классификации и оценка видового разнообразия.

Научная новизна работы. Впервые был предложен и применён показатель приведенной удельной поверхности (S_0) (в соавторстве с О. И. Оскольской и Л. В. Бондаренко):

а) как новый показатель при сравнительном анализе морфологических параметров жаберного аппарата двустворчатых моллюсков-фильтраторов из районов с разными экологическими условиями;

б) как показатель, позволяющий получить количественные характеристики степени рассеченности жабр двустворчатых моллюсков-фильтраторов;

в) как критерий оценки состояния среды обитания двустворок.

Практическое значение полученных результатов. Данные о морфологических изменениях в структуре жаберного аппарата двустворок на примере настоящих пластинчатожаберных и нитчатожаберных моллюсков-фильтраторов из районов шельфовой зоны Крыма и пресных водоемов в связи с содержанием загрязняющих веществ в среде могут быть использованы для биоиндикации среды. Предлагаемый способ биоиндикации относительно прост и надежен. Он не требует больших материальных затрат для сравнительной оценки загрязнения водных акваторий. Способ может быть успешно использован не только для биоиндикации, но и при осуществлении долговременных прогнозов состояния морских экосистем.

Личный вклад соискателя. Соискатель непосредственно участвовал в сборе и обработке проб, в проведении морфологических измерений и биохимических анализов, статистической обработке и анализе данных, подготовке рукописей научных статей по теме диссертационной работы. Постановка цели и задач исследования, а также интерпретация полученных результатов выполнены при участии научного руководителя.

Апробация результатов исследования. Результаты исследований, включённые в диссертационную работу, представлены на: I 3'зде

гідроекологічного товариства України (Київ, 16-19 листопада 1993); II съезде гидроэкологов Украины (Киев, 1997); Междунар. конф. “Итоги и перспективы гидроэкологических исследований”, 25-26 ноября 1999, Минск; Конф. молодых ученых (16-18 мая, Севастополь, 2000); Международной конференции “Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем” (Мурманск, 25-28 апреля 2001г); I Конференции молодых ученых “Проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна: современное состояние и прогноз” (Севастополь, 18-20 сентября 2001 г.); Международной научной конференции «Моллюски. Основные результаты, проблемы и результаты исследований». Житомир, 13-15 мая 2002 года; Международной конференции «Современные проблемы океанологии шельфовых морей России». Ростов-на-Дону, 13-15 июня 2002 года; Second International Conference on “Oceanography of the Eastern Mediterranean of Two Interconnected Basins” 14-18 October 2002. Ankara; II Междунар. Науч. конф. (28-31 октября 2003, Днепропетровск); Понт Эвксинский III: конф. мол. ученых по проблемам Черного и Азовского морей (27-30 мая 2003 г., Севастополь); 30th *Раcem in Maribus. A year after Johannesburg. Ocean Governance and Sustainable Development: Ocean and Coasts - a Glimpse into the Future* (Kiev, Ukraine, October 27-30, 2003); Понт Эвксинский IV: IV Всеукр. науч.-практ. конф. молодых учёных по проблемам Черного и Азовского морей (24-27 мая 2005г.); III Междунар. науч. конф. Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах (Днепропетровск, 4-6 окт. 2005); Трет. міжнар. симпоз. Методи хіміч. аналізу: праці та повідомлення (27-30 трав. 2008 г., Севастополь), а также доложены и обсуждены на научных семинарах отдела экологии бентоса ИнБЮМ им. А. О. Ковалевского (2000–2006 и 2014 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 работа (4 без соавторов), из которых: 4 статьи – в специализированных научных изданиях, рекомендованных ВАК Украины, 1 патент на изобретение, 26 работ опубликованы в сборниках статей, материалах и тезисах национальных и

международных конференций. Из материалов, опубликованных в соавторстве, в диссертации использованы данные, полученные автором самостоятельно. Права соавторов публикаций не нарушены.

Структура и объём диссертации. Диссертационная работа "Морфологические характеристики двустворчатых моллюсков-фильтраторов в связи с условиями обитания" состоит из введения, четырёх разделов, выводов, списка литературы (178 источников, в том числе 52 зарубежных), иллюстрирована 30 цифровыми таблицами и 51 рисунком. Общий объём рукописи 133 страницы.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю, д.б.н., проф. Э.З. Самышеву за ценные консультации и помощь в работе, к.б.н. Оскольской О.И., м.н.с. отдела экологии бентоса Бондаренко Л.В. и остальным соавторам за совместный труд и ценные консультации, н.с. отдела функционирования морских экосистем Копытову Ю.П. – за токсикологический анализ донных осадков в районах исследований, работникам научной библиотеки ИнБЮМ за помощь в поисках необходимой литературы, а также всем сотрудникам отдела экологии бентоса ИнБЮМ за доброе отношение и моральную поддержку.

РАЗДЕЛ 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ РЕАКЦИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ-ФИЛЬТРАТОРОВ НА УСЛОВИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).

Двустворчатые моллюски в подавляющем большинстве активные фильтраторы. Обладая высокой плодовитостью, они являются массовыми компонентами донных ценозов, выполняющими функцию биофильтра и тем самым способствующими кондиционированию морской среды, трансформации органических и минеральных соединений [34, 74, 90]. По имеющимся немногочисленным данным этот процесс может иметь крупномасштабный характер. Так, по расчётам, произведённым в ряде бухт Североамериканского побережья, поселения двустворчатых моллюсков профильтровывают в них весь объем воды за период от 0,7 (Южный залив Сан-Франциско, South San Francisco Bay) до 25 (Залив Наррагансетт, Narragansett Bay) суток. Существенное влияние моллюски-фильтраторы оказывают на концентрацию органического вещества в среде их обитания. В указанных водоёмах в течение одного года моллюсками из столба воды над 1 м² дна удаляются от 4,9 до 263 г углерода [136]. Установлено, что увеличение биомассы макрозообентоса (в частности *Chamelea gallina*) в акваториях Крымского побережья способствует снижению на один порядок количества органического вещества в среде за счет уменьшения углеводо- и белковоподобных компонентов, гуминовых веществ и накоплению как в донном осадке, так и в органическом веществе липидов и углеводов [46].

Понятно, что снижение общей фильтрационной активности в результате уменьшения общей биомассы популяций двустворчатых или подавления активности их особей под влиянием негативных факторов может привести к соответствующему торможению процессов самоочищения воды.

Вместе с тем, удаляя из воды компоненты загрязнителей, многие виды двустворчатых моллюсков обладают высокой устойчивостью к токсикантам, в связи с чем могут использоваться в качестве биоиндикаторов состояния

среды [19, 20, 45, 47, 64, 66, 83, 143, 165]. Процесс фильтрации происходит при помощи сложного ресничного механизма жабр и околотротоновых лопастей моллюсков.

У первичножаберных моллюсков (Protobranchia) наиболее просто устроены лепестковидные жабры - ктенидии, которые служат главным образом для создания токов воды. Стержень каждого ктенидия одной стороной приращен к потолку мантийной полости, а на нем расположены два ряда жаберных лепестков (рис. 1.1 А). К моллюскам с подобным строением жаберного аппарата относятся ореховидки (*Nucula*), ледицы (*Leda*), йольдии (*Yoldia*) и др.

У перегородчатожаберных моллюсков (Septibranchia) жабры маленькие, редуцированные или преобразованные в мускулистую поперечную перегородку — жаберную септу с несколькими отверстиями в ней (рис. 1.1 Г). Такой тип строения жабр имеют поромии (*Poromyida*) и вертикардии (*Verticordiida*). Это небольшие, преимущественно глубоководные формы двустворчатых. Виды перегородчатожаберных моллюсков не встречаются во внутренних морях бывшего СССР и в водоёмах с пониженной солёностью.

Жабры моллюсков, как и ассимилирующие органы растений, являются адсотрофными структурами, сформировавшимися в процессе морфофизиологических адаптаций на генетическом уровне. Их сложная структурная организация позволяет выполнять как дыхательную, так и трофическую функцию [147, 148, 150, 153, 162].

Наиболее совершенна работа отфильтровывающего и сортирующего аппарата у нитчатожаберных (*Filibranchia*) и настоящих пластинчатожаберных (*Eulamellibranchia*) моллюсков.

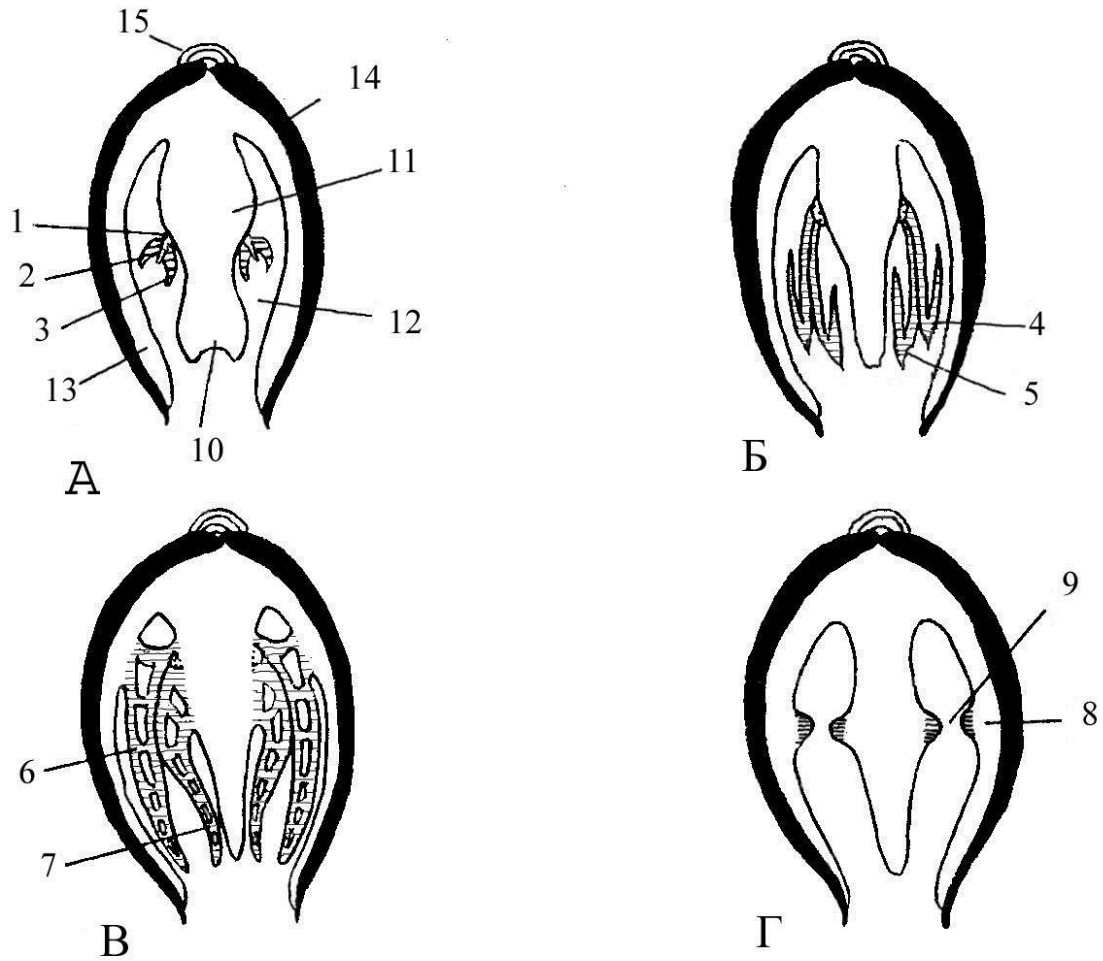


Рис. 1.1. Основные типы строения жабр у двустворчатых моллюсков (по [36]).

А – первичножаберные (Protobranchia); Б – нитчатожаберные (Filibranchia); В – настоящие пластинчатожаберные (Eulamellibranchia); Г – перегородчатожаберные (Septibranchia):

1 – ось ктенидия; 2 – наружный лепесток ктенидия; 3 – внутренний лепесток ктенидия; 4 – наружная жаберная нить, состоящая из нисходящего и восходящего колен; 5 – внутренняя жаберная нить и ее нисходящее и восходящее колена; 6 – наружная полужабра; 7 – внутренняя полужабра; 8 – мускулистая перегородка (септа); 9 – отверстие в септе; 10 – нога; 11 – туловище; 12 – мантийная полость; 13 – мантия; 14 – раковина; 15 – связка (лигамент).

У первых филаменты представлены в виде длинных тонких нитей, загнутых вверх. Нисходящие и восходящие колена этого филамента и рядом расположенные филаменты сцепляются друг с другом при помощи особых жестких ресничек. Благодаря этому жабра, состоящая из двух рядов нитей, имеет вид двух пластинок (рис. 1.1 Б). Подобное строение жабр имеют мидии (*Mytilidae*), устрицы (*Ostreidae*), морские гребешки (*Pectinidae*) и др. [36, 144, 145, 150].

У вторых пластинчатые жабры происходят от настоящих ктенидиев, причем две пластинчатые жабры каждой стороны соответствуют одному ктенидию, а каждая пластинка представляет полужабру [36, 78]. Между соседними нитями и между образуемыми ими коленами имеются сосудистые соединения (мостики), концы восходящих ветвей наружного листка сращены с мантией, восходящие ветви внутреннего листка – с ногой, а позади ноги – с образовавшимся внутренним жаберным листком противоположной стороны (рис. 1.1 В). Подобное строение жабр у венусов (*Chamelea*), кардиумов (*Cerastoderma*), перловиц (*Unio*), беззубок (*Anodonta*) и др.

При помощи сложно устроенного жаберного аппарата и околототовых лопастей пластинчатожаберные и нитчатожаберные моллюски отфильтровывают в толще воды микропланктон, отделяя несъедобную минеральную взвесь и крупные пищевые частицы. Отфильтрованные и отсортированные с помощью ресничек частицы обволакиваются слизью а затем направляются в пищевые бороздки, расположенные вдоль брюшного края полужабр (в местах перехода нисходящих жаберных колен в восходящие) или у их основания (рис. 1.2 и 1.3).

Жаберный аппарат разных видов морских [39] и пресноводных [155] двустворок характеризуется различной фильтрационной способностью.

Мидии, например, могут отфильтровывать частицы размером от 1,5 - 2,0 до 40 мк (более эффективно - размером в 7-8 мк), полностью извлекая их из воды. Улавливая микропланктон, они при этом пропускают более тяжелые частицы минеральной фракции взвеси, даже размером в 4-5 мк. Устрицы

предпочтительно отфильтровывают частицы сестона размером более 2-3 мк, упуская его фракции размером в 1 мк и меньше [36].

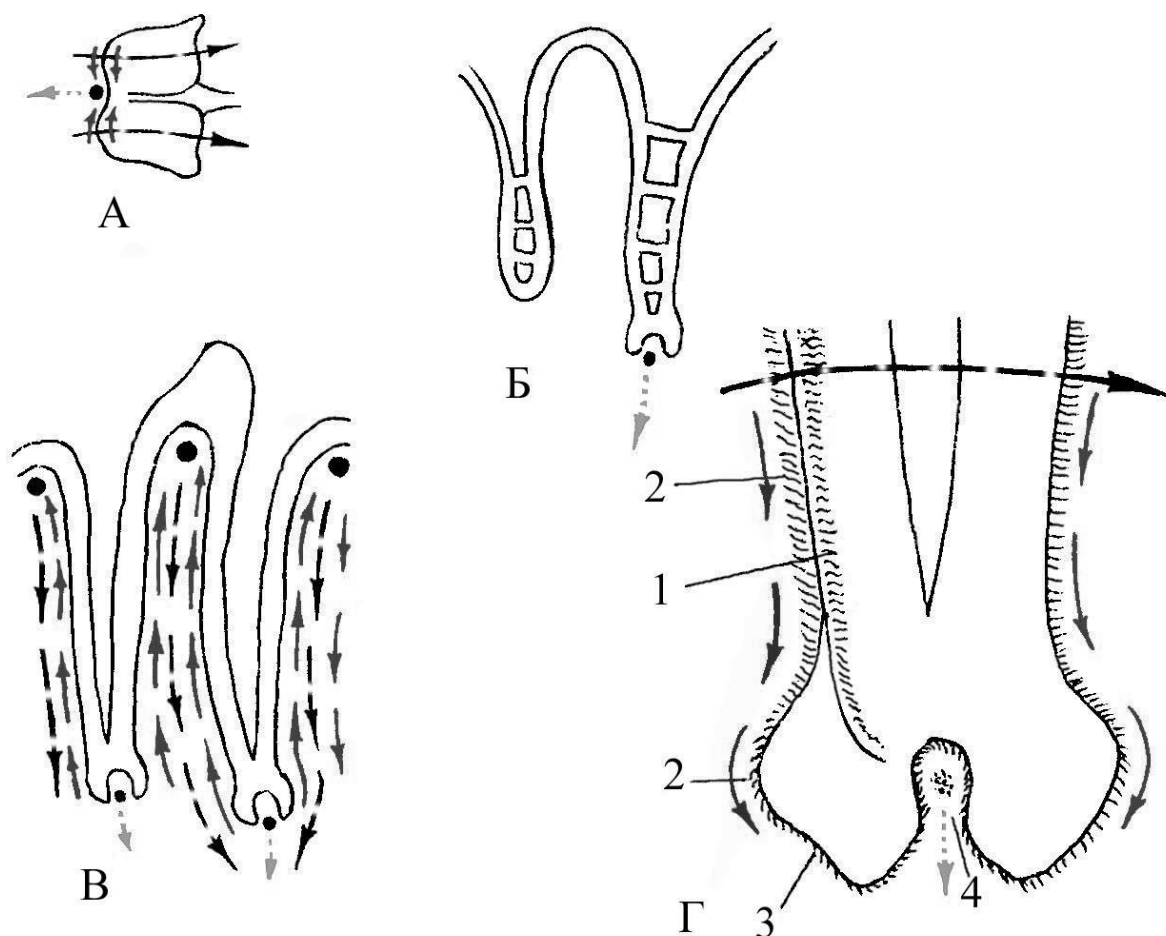


Рис. 1.2. Фильтрационные токи воды на жабрах двустворчатых моллюсков (по [36]).

А - ктенидии нукулы; Б - нитчатожаберные (мидия); В - настоящие пластинчатожаберные (перловица); Г - строение и ресничное вооружение конца жаберной нити мидий: 1 - латеральные ряды ресничек; 2 - латерально-фронтальные ряды ресничек; 3 - фронтальные реснички; 4 - пищевой желобок (стрелками показано направление токов воды и пищевых частиц: прерывистой линией - направление основных токов воды, входящих в мантийную полость и выходящих из нее; сплошной - фильтрационные токи воды на жабрах и ротовых щупальцах, где идёт и отсортировка пищевых компонентов; пунктирной - путь несъедобных частиц и выносящих их токов воды вдоль мантии).

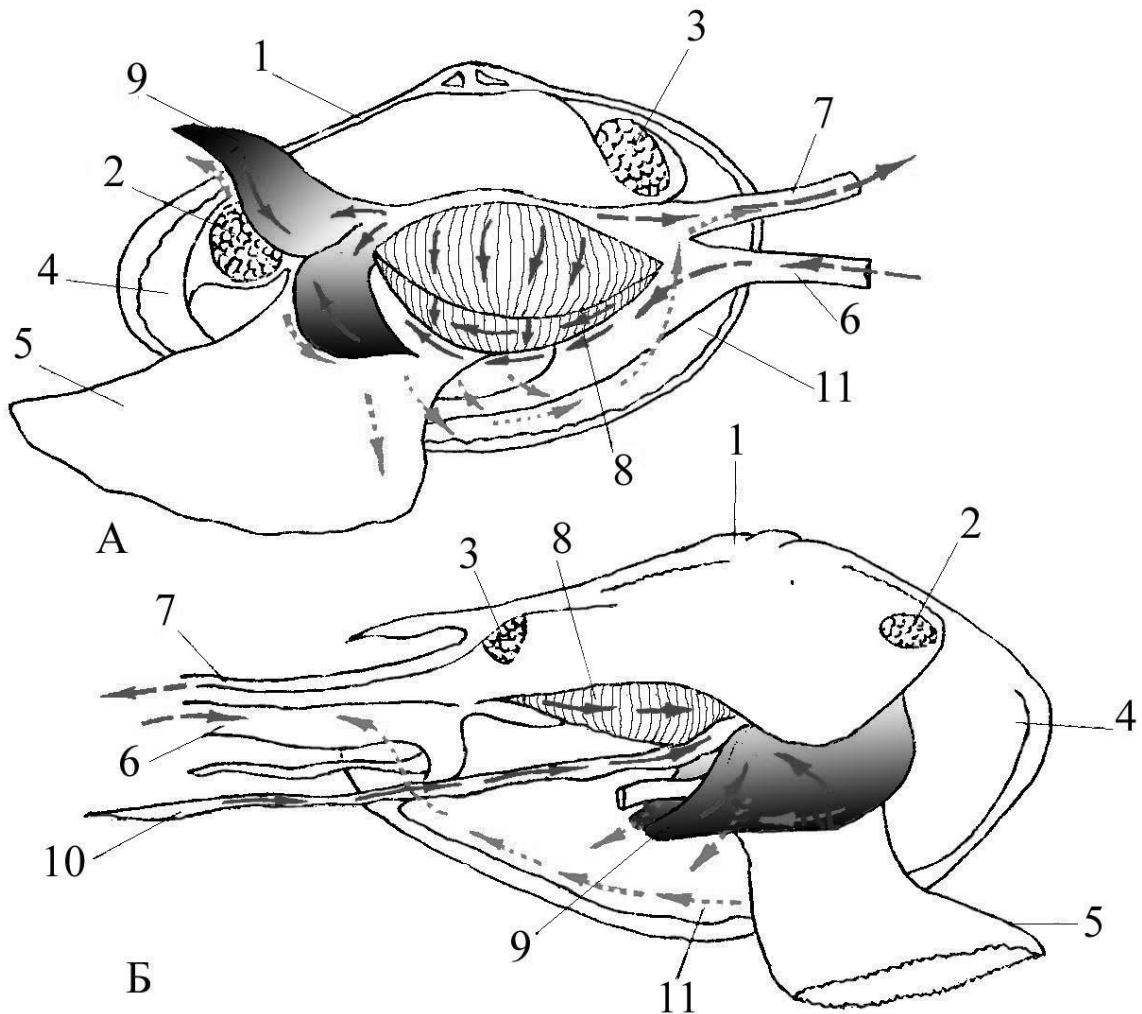


Рис. 1.3 Фильтрация воды двустворчатыми моллюсками для их питания и дыхания (по [36]).

А - настоящие пластинчатожаберные; Б - первичножаберные из гребенчатозубых

1 - раковина; 2 - передний мускул-замыкатель; 3 - задний мускул-замыкатель; 4 - мантия; 5 - нога; 6 - вводный сифон; 7 - выводной сифон; 8 - жабры; 9 - околоротовые щупальца; 10 - придатки околоротовых щупальцев; 11 - псевдофекалии. Обозначения стрелок см. на рис. 2.

Устрица способна за один час профильтровать около 10 л воды; мидия - до 2-5 л (в зависимости от температуры воды); съедобная сердцевидка при

температуре воды 17-19,5 °С - от 0,2 л до 0,8 л, в среднем 0,5 л; молодые морские гребешки - 1 л в час на 1 г их веса, а старые - только 0,7 л [36].

В связи с возросшим загрязнением водной среды особое внимание исследователями уделено изучению влияния на двустворчатых моллюсков-фильтраторов таких поллютантов как нефтеуглеводороды, пестициды и тяжелые металлы.

Установлено, что жаберный аппарат двустворок обладает высокой чувствительностью к действию токсикантов. Так, в результате экспериментов было выявлено, что негативная реакция жаберных тканей мидий на действие нефтеуглеводородов примерно в 3 раза выше, чем гепатопанкреаса [31]. Авторы объясняют это тем, что жабры обладают более тонкой полифункциональной структурой и одними из первых вступают в непосредственный контакт с загрязнителями, которые воздействуют как на сами ткани жаберного аппарата, растворяя и повреждая их, так и на выполняемые ими функции, препятствуя, в частности, газообмену.

Сырая нефть в определенных концентрациях может значительно (до 50%) снижать чистый поток углерода, усвоенного в процессе питания и затраченного на дыхание, а также влиять на интенсивность дыхания у *Mya arenaria* [140, 141, 142]. В эксперименте с водной эмульсией топливной нефти отмечена ее аккумуляция в тканях *M. arenaria*, а при увеличении концентрации токсиканта – депрессия дыхания и снижение фильтрационной активности у моллюсков, в то время как очень низкие концентрации нефти приводили лишь к увеличению частоты дыхательных движений [173].

Биологическим индикатором загрязнений морской воды может служить активность системы обмена полициклических ароматических углеводородов (ПАУ) у мидий. Активность ферментов положительно коррелирует с концентрацией ПАУ, причем максимальная активность отмечена в тех районах средиземноморского побережья Франции, где концентрация ПАУ была более 4 мкг·л⁻¹. Так как биологические тесты существенно дешевле, чем аналитическое определение ПАУ, их

рекомендуют для выявления загрязнения ПАУ [168]. Загрязнение среды пестицидами – один из важных пессимальных факторов, влияющих на жизнедеятельность двустворок. При концентрациях пестицидов более $60 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ у моллюсков снижаются активность ресничек, скорость прокачки воды в жабрах, частота сердцебиений и потребление животными кислорода [129].

Изучению накопления тяжелых металлов в тканях моллюсков и их влияния на жизнедеятельность организмов посвящено большое количество работ. [19, 27, 33, 54, 63, 66] Так, например, исследовано содержание марганца, ванадия, железа и меди [120], кадмия [106], ртути [104], а также других тяжёлых металлов – в тканях мидий [9, 10, 14, 15, 41, 72, 77, 79, 103] и устриц [8].

Исследованиями, проведенными на клеточно-молекулярном и организменном уровнях с устрицей *Crassostrea gigas* доказано, что металлы моллюсками усваиваются в основном из воды, а не из пищи и накапливаются преимущественно в их жабрах [127]. Анализом механизмов связывания кадмия в жабрах устриц показано, что при концентрациях металла до 10 мкг/л он накапливается в органеллах жаберных клеток, а при концентрации металла до $50 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ его накопление ускоряется в цитозоле [169]. В лабораторных и полевых условиях изучено накопление кадмия, магния, меди, серебра, цинка и свинца в мягких тканях мидий [131]. При этом установлено, что концентрация тяжелых металлов в мидиях тесно коррелирует с индексом состояния, определяемым отношением сухого веса тела моллюска к весу раковины. Вычисленные поправочные коэффициенты Т. Borchardt с соавторами [131] предлагают использовать для программы биологического мониторинга, поскольку они позволяют “нормализовать” данные по содержанию тяжелых металлов в мидиях к мидии “стандартного” размера со “стандартным” индексом состояния.

Установлено, что в культивируемых моллюсках *Perna canaliculus* (Gmelin) существует вертикальный концентрационный градиент

тяжелых металлов. При равномерном перемешивании воды концентрация кадмия, свинца и железа в тканях моллюсков возрастает с увеличением глубины [164]. А ртуть, поступающая в воду в виде различных соединений, преобразовывается с помощью микроорганизмов в высокотоксичное и очень стойкое вещество – метилртуть, которое в дальнейшем накапливается в водных организмах [175].

Реакция моллюсков на факторы антропогенной природы зависит от их физиологического состояния, которое в свою очередь зависит от естественных факторов среды – солености, содержания кислорода, температурных условий и глубины.

А. Д. Харазовой с соавторами [118] с использованием гистологических методов изучена активность ряда ферментов жаберного эпителия беломорской мидии при действии на изолированную ткань экстремально низкой солености и возможность адаптивного повышения их устойчивости после предварительной акклимации.

Экспериментально выявлена зависимость поглощения и транспортировки L и D - аланина моллюском *Corbicula japonica* от солёности. Наблюдениями за накоплением ^{14}C - L -аланина в различных тканях моллюсков показано, что жабры являются основным органом, через который происходит транспорт аминокислоты. У животных, приспособившихся к пресной воде, отмечена более низкая скорость этого транспорта и притока воды, чем у животных, акклиматизировавшихся до 250 миллиосмоль (осмотическая концентрация на 1 л, мОсм) [159].

На скорость потребления кислорода и скорость фильтрации моллюсков большое влияние оказывает температура воды и концентрация в ней кислорода. У кардиума скорость фильтрации достигает максимума при температуре от 8 до 20 °С [133], у *Dreissena polymorpha* оптимум лежит в диапазоне от 5 до 15 °С [161], у устриц потребление кислорода максимально при 17-30 °С [144].

Известно также влияние габитуально-морфологических характеристик

двустворчатых и их возраста на дыхательную активность моллюсков. Так например, интенсивность газообмена в физиологическом оптимуме скоростей потока через жаберный аппарат у мелких моллюсков в 2 – 3 раза выше, чем у крупных [94].

Исследованиями в Севастопольской бухте показано [116], что фильтрационная активность, метаболизм и “ростовой потенциал” мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam закономерно изменяются согласно сезонным колебаниям температуры в среде, а при загрязнении интенсивность их фильтрации снижается, что приводит к уменьшению количества потребленной и ассимилированной моллюсками пищи и к соответствующему снижению их роста. В работе Дж. Доэллера с соавторами [138] на примере жаберного аппарата мидий показано, что потребление ими кислорода возрастает за счёт ускорения биений жаберных ресничек, при этом увеличивается поступление O_2 к митохондриям, что в свою очередь повышает энергетический запас ресничек. На примере *Corbula trigona* установлено, что снижение содержания кислорода в воде в летние месяцы (июнь-июль) приводит к соответствующему снижению скорости потребления кислорода моллюсками [158]. У моллюсков *Alathyria jacksoni* и *Velesunio ambiguus* при резкой гипоксии наблюдается снижение мышечного тонуса, они закрывают створки и теряют активность, проявляя значительную кислородную задолженность [171]. В. В. Трусевичем с соавторами [112] исследованы особенности потребления кислорода и экскреции азота, а также их соотношение у мидий естественных поселений из районов чистой воды и хронического воздействия бытовых стоков. Показано, что у моллюсков из биотопа загрязненной воды наблюдается пониженный уровень метаболизма. В условиях кратковременной аутогенной гипоксии критические уровни насыщения воды кислородом, лимитирующие обмен у моллюсков, проявляются при более низких величинах по сравнению с мидиями из биотопов чистой воды.

Респирационная активность связана и с размерно-весовыми

характеристиками моллюсков. Так, у двух массовых видов черноморских моллюсков – митилястера и венуса интенсивность газообмена в физиологическом оптимуме скоростей протока у мелких особей в 2-3 раза выше, чем у крупных. Причем у обеих групп моллюсков ночью респирационная активность снижается в 2-2,5 раза по сравнению с таковой в дневной период [94]. У взрослых мидий скорость потребления кислорода значительно ниже ($0,0063 \text{ мл} \cdot \text{г}^{-1} \text{ ч}$), чем у молодых ($0,020 \text{ мл} \cdot \text{г}^{-1} \text{ ч}$) [39]. С возрастанием массы тела у устриц величина коэффициента фильтрации уменьшается, составляя в среднем $8,17 \pm 0,47 \text{ л} \cdot \text{мл}^{-1} \text{ O}_2$ [38]. Аналогичная зависимость потребления кислорода от массы тела наблюдалась и у гребешка (*Pecten albicans*). При увеличении температуры от 9 до 23 °C этот показатель возрастает на 20 % [163]. Эти тенденции наблюдались и у *Argopecten irradians* [174].

Многообразие описанных адаптивных реакций моллюсков свидетельствует о сложности процессов, происходящих в жабрах, при исследованиях которых авторы наталкиваются на большие методические трудности. Это связано и с тонкой структурной организацией, и с полифункциональностью этого важнейшего органа [55]. Выполняя дыхательную и трофическую функции, жаберные филаменты являются основными “ассимиляторами” моллюсков. Жаберный гемоглобин может переносить сульфиды к бактериальным симбионтам [6, 21, 136], поглощать аминокислоты из морской воды, причем у мидий жабры поглощают 70-80% общего поступления растворенных аминокислот; остальное приходится на мантию и другие органы. Известны четыре пути транспорта аминокислот через жабры: два пути - для нейтральных аминокислот, один - для анионных и один - для дикарбоновых. Все эти пути нуждаются в присутствии липидных включений и множества лизосом. Предполагается, что это связано с активными трофическими взаимоотношениями между симбиотическими бактериями и моллюском [139].

Фильтрационная и дыхательная деятельность ресничек в жабрах

двустворчатых моллюсков требует определённых энергетических затрат, пополняемых за счёт гидролиза макроэргических связей молекул АТФ, которые в свою очередь синтезируются посредством фосфорилирования АДФ в сочетании с аэробным дыханием (гликолизом) [113]. Продукция АТФ полностью аэробна до очень низких величин парциального давления O_2 . Отсутствие кислорода у мидий вызывает 99%-ное снижение скорости метаболизма жабр и остановку ресничек. Эффективность производства АТФ снижается и поток O_2 возрастает – несмотря на отсутствие перенасыщения жабр из-за деятельности ресничек [137]. При исследовании энергетического обмена у двустворчатых моллюсков в условиях аноксии выявлено, что скорость утилизации АТФ видоспецифична. Виды, адаптированные к эвтрофным водам, лучше переносят дефицит кислорода и даже его отсутствие. Такие виды лучше сохраняют запасы энергии из-за низкой скорости использования АТФ [177]. Соотношение АТФ/ АДФ в тканях мидий следующее: в мышцах - 0,80; в жабрах - 0,73; в гепатопанкреасе - 0,57. Прямой зависимости между интенсивностью дыхания мидий и уровнем содержания АТФ в гонадах не обнаружено - несмотря на то, что во время гаметогенеза интенсивность дыхания у мидий повышается, а при повышении температуры отмечено снижение содержания АТФ. Из работы С. Н. Горомосовой и А. З. Шапиро [21] следует очень важное для нас заключение: “увеличение содержания АТФ в теле моллюсков, связанное с увеличением подвижности, очевидно, обуславливается интенсификацией в митохондриях окислительных процессов, приводящих к усиленному образованию молекул АТФ. Данные о состоянии адениннуклеотидной системы тканей мидий в отдельные периоды годового цикла могут служить как показатели их состояния, так и для оценки качества среды” (С. 72). Те же тенденции в динамике АТФ в теле моллюсков и рыб в связи с их подвижностью отметил А. D. Ansell [128]. Очевидно, что и уровень АТФ-азной активности может служить интегральным показателем физиологического состояния моллюсков а также для индикации качества среды. На примере рыб (трески и зубатки)

установлено, что хлорорганические соединения приводят к ингибированию активности Na^+ , K^+ АТФазы микросомальной фракции жабр и Ca^+ зависимости АТФазы фрагментов саркоплазматического ретикулума их белых скелетных мышц. Преадаптация в условиях низких концентраций загрязнителя оказывает положительное влияние на функциональную активность мембран жабр и мышц, которую определяли по степени ингибирования активности АТФаз. Нарушение транспортного и энергетического процессов, их сопряженности на мембранах саркоплазматического ретикулума, проявляемое в ингибировании (при повышенных концентрациях токсикантов) и стимуляции (при их низких концентрациях) активности Ca^+ зависимости АТФазы и увеличение проницаемости мембран свидетельствует о чрезвычайной чувствительности этого мембранносвязанного ферментного комплекса к хлороорганическим соединениям и нарушении гомеостаза ионов Са. [119].

На примере некоторых двустворчатых моллюсков *Protobranchia* установлено, что их весовые и морфометрические характеристики зависят от глубины обитания [56]. У *M. galloprovincialis* с глубиной происходит уплощение раковины, особенно её заднего края [74]. В этом же источнике морфологические и цветовые различия между «скаловой» и «иловой» мидиями объясняются как результат влияния условий существования на разных глубинах. В научной публикации Н. К. Ревкова с соавторами [102] отмечен закономерный рост относительной площади жаберных пластин у мидий на коллекторах с увеличением глубины обитания. О предполагаемом компенсаторном усилении работы жаберного аппарата двустворок, а следовательно, и об увеличении его относительной площади в связи с глубиной упоминается так же в работе Н. К. Ревкова [101].

Анализ литературных данных относительно влияния условий среды обитания на морфологические и физиолого-биохимические характеристики двустворчатых моллюсков-фильтраторов показал, что за период изучения этого вопроса ученые не пришли к единому мнению об ответных реакциях

моллюсков на изменение экологической обстановки районов обитания гидробионтов. Слабо изучен вопрос изменений, происходящих в структуре жаберного аппарата двустворчатых под влиянием комплекса факторов окружающей среды. Исследованию вышеперечисленных вопросов посвящена настоящая диссертационная работа.

РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.

Краткая физико-географическая характеристика районов исследования. Материал собран в следующих районах (рис. 2.1): у причальной стенки Камышовского порта в бухте Камышовая, в бухте Севастопольская (район ГРЭС), в кутовой части бухты Южная, в бухтах Круглая, Казачья, Ласпи, Карадагская (район биостанции и Золотых Ворот), Лисья, в прибрежной зоне пос. Учкеевка.

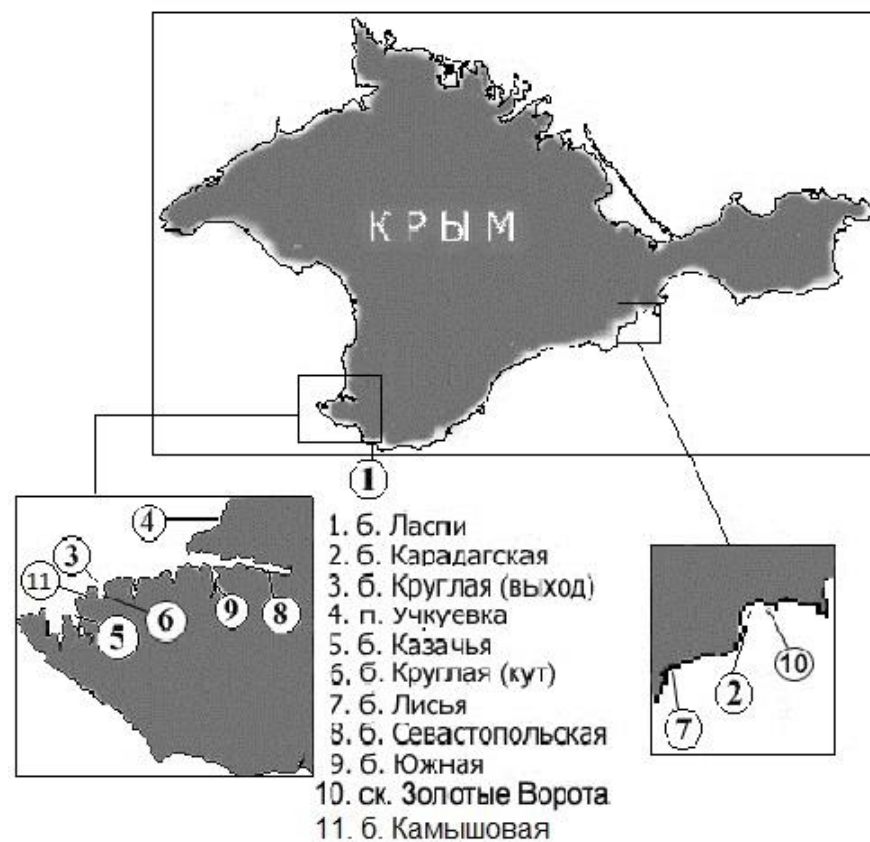


Рис. 2.1. Схема районов исследования акваторий Крымского побережья.

Сбор проб *M. galloprovincialis* осуществлялся на глубинах 1-15 метров, *Ch. gallina* – 4-7 м, *C. glaucum* – 2-5 м и *O. edulis* – 3-6 м. В каждом районе пробы брались в нескольких точках, в бухтах – от их кутовой части до устьевой.

Пресноводные моллюски *U. stevenianus* отбирались из различных по

экологическому состоянию районов реки Черной (Крым) и из р. Кача (Западный Крым) (рис. 2.2).

Беззубки *A. subcircularis* Clussin и *A. stagnalis* Gmelin а также перловица *U. pictorum* Linne отбирались с глубины порядка двух метров в четырех различных районах Дуная вблизи г. Измаил (рис. 2.3).



Рис. 2.2. Карта районов исследования на р. Черная.

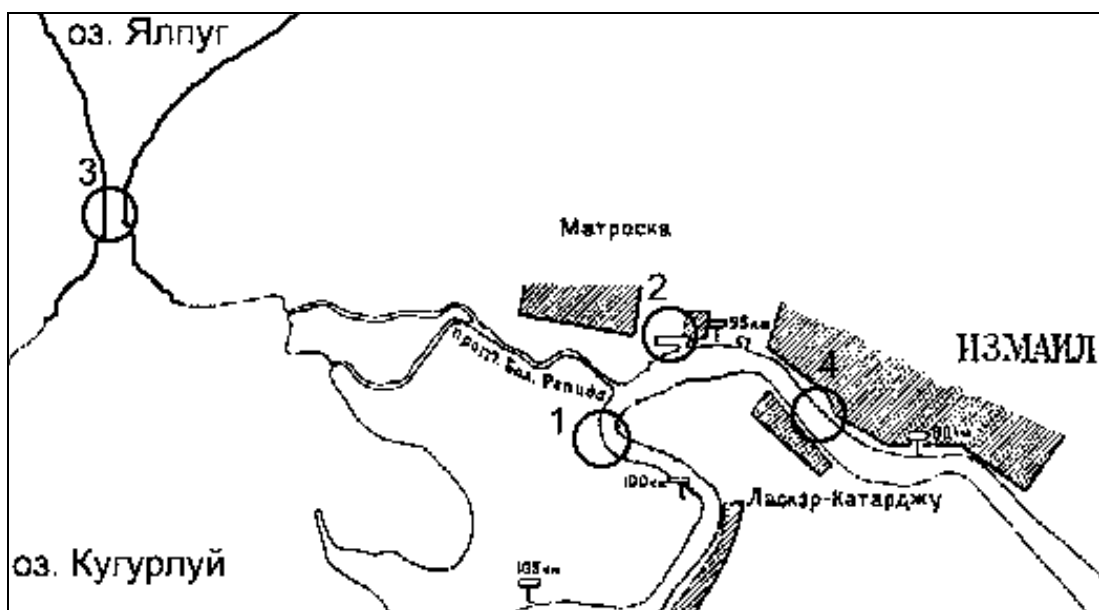


Рис. 2.3. Карта районов исследований на р. Дунай.

Скорость течения воды и гранулометрический состав грунта в реках определялись по [50]. Для получения популяционных характеристик маршрутным методом устанавливались границы распределения вида в реке, а методом пробных площадей рассчитывалась плотность моллюсков в экземплярах на 1 м² донной поверхности [80].

Объём исследованного материала. Сбор материалов по морским двустворчатым моллюскам осуществлён в 1992 – 1996 г. и в 2002 – 2005 гг., по пресноводным – в 1996 и 2001 – 2002 гг. Сбор проб *M. galloprovincialis* проводился на глубинах 1-15 метров, *Ch. gallina* – 4-7 м, *C. glaucum* – 2-5 м и *O. edulis* – 3-6 м. В каждом районе пробы брались в нескольких точках, в морских бухтах – от их кутовой части до устьевой. Пресноводных собирали с глубины от 0,5 до 2 м.

В процессе исследования у 2350 особей двустворчатых моллюсков изучены образцы створок, жабр и гепатопанкреаса, проведены морфологические измерения раковин и жаберных аппаратов двустворок, а также выполнено более 500 биохимических анализов (табл. 2.1).

Таблица 2.1.

Объём исследованного материала.

Исследованный вид	Кол-во исследован. особей	Кол-во морфол. измерений	Кол-во биохимич. анализов
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	558	3348	112
<i>Chamelea gallina</i>	494	2964	99
<i>Cerastoderma glaucum</i>	449	2694	90
<i>Ostrea edulis</i>	91	546	–
<i>Unio stevenianus</i>	537	3222	108
<i>Anodonta subcircularis</i>	42	252	20
<i>Anodonta stagnalis</i>	59	354	12
<i>Unio pictorum</i>	120	720	24

Ответные реакции двустворчатых моллюсков на окружающие условия среды изучались на морфологическом и биохимическом уровнях.

Методы морфологических измерений. Морфологическими характеристиками служили длина (L), ширина (D), высота (H) а также показатели формы раковины – вытянутость (H/L), сагиттальная (D/L) и фронтальная (D/H) кривизна. Измерения раковин проводились с помощью штангенциркуля.

Возраст моллюсков определялся по скульптурным особенностям наружной поверхности раковины [37, 167]. Выбор *M. galloprovincialis* для изучения габитуальных показателей раковин и морфологической структуры жаберного аппарата моллюсков в связи с возрастом обусловлен лучшей, по сравнению с другими двустворками, изученностью хода среднегодовых приростов мидий [74] и разработанностью методики определения возраста этих моллюсков по годичным кольцам на спилах их раковин [37].

При идентификации видов моллюсков, изучении их структурной организации и процессов жизнедеятельности использовались определители и справочная литература [4, 35, 48, 49, 53, 101, 110, 111, 132, 157, 160, 167].

Индикаторной морфологической структурой, реагирующей на антропогенную нагрузку, выбраны жабры. При этом исходили из предположения, что рост моллюсков в разных условиях в первую очередь отразится на тонкой полифункциональной структуре жабр. Для оценки её изменчивости при разных условиях среды нами применен универсальный, безразмерный, немасштабный показатель приведенной удельной поверхности жаберного аппарата S_0 , который равен отношению корня квадратного из площади жабр к корню кубическому из их объема:

$$S_0 = \sqrt{S} / \sqrt[3]{W}, \quad (2.1)$$

где S - площадь поверхности жабр, W - их объем.

Использование степенных показателей исходных параметров позволяет значительно снизить вероятную ошибку при расчетах. Коэффициент

применим для объектов любой формы [2]. Минимальное значение S_0 имеет шар, но по мере увеличения степени рассеченности объекта этот показатель возрастает. Для определения S_0 у живых моллюсков выделялись жабры, структура которых изучалась под биноклем. Измерения диаметра (d) и высоты ($h_{ж}$) жаберных филламентов производились с помощью окулярной линейки. Подсчет числа жаберных нитей (N) производился так же под биноклем.

Для всех изученных моллюсков форма каждого филламента принималась за цилиндр.

Площадь поверхности филламента (S) и их общий объем (W) рассчитывались по формулам:

$$S = \pi d H_{ж}, \quad (2.2)$$

где $\pi = 3,14$, d - диаметр филламента, $H_{ж}$ - общая высота филламентов, равная $\sum h_{ж(N)}$, где N - число жаберных филламентов, $h_{ж}$ - высота каждого филламента.

$$W = \pi R^2 H_{ж}, \quad (2.3)$$

где $\pi = 3,14$, R - радиус филламента, $H_{ж}$ - общая высота филламентов.

Показатель приведенной удельной поверхности жаберного аппарата у двустворчатых моллюсков, позволяющий получить количественные характеристики степени рассеченности их жабр, применён нами впервые [87, 88]. В отношении двустворчатых моллюсков этот показатель несет не только морфологическую, но и физиологическую «нагрузку», так как от того, как организована структура жабр, во многом зависит характер обмена веществ в них.

Методы биохимических измерений. Пробы мягких тканей и жабр моллюсков выделялись сразу после отбора материала и фиксировались ацетоном для последующих биохимических анализов.

Определение биохимического состава тканей изученных моллюсков производились стандартными методами [1, 43, 44, 51, 96, 115, 117]. Фиксированные ацетоном пробы доставлялись в ИнБИОМ и высушивались. В

ацетоновом экстракте определялась концентрация каротиноидов [18]. При этом принимали во внимание участие пигментов в поглощении и трансформации энергии, используемой в процессе синтеза необходимых для жизнедеятельности моллюсков [26]. Оставшаяся навеска растиралась, переносилась в тефлоновую пробирку и проводилась экстракция липидов смесью хлороформ-этанола (2:1) дважды. Продолжительность экстракции составляла 15 минут. После этого пробирки центрифугировались при 6 000 об/мин и надосадочная жидкость сливалась в предварительно взвешенные бюксы. Основным хлороформ-экстрагируемым веществом при этом являются липиды и их фракции [51]. Бюксы с надосадочной жидкостью помещались в термостат и после выпаривания хлороформ-этанола «в мягких условиях» (при 60 °С) в течение суток весовым методом определялось содержание липидов.

Оставшаяся после экстракции хлороформэкстрагируемых веществ навеска вновь высушивалась при температуре 60 °С. Высушенная ткань подвергалась гидролизу IN КОН в течение 10 мин., центрифугировалась и в надосадочной жидкости триптофановым реактивом [1] сначала определялось содержание щелочерастворимых углеводов, затем, после кипячения в 70 % серной кислоте и центрифугирования - сумма трудногидролизуемых углеводов.

Содержание белка определялось после охлаждения и центрифугирования гидролизата по реакции с биуретовым реактивом [115].

Калибровочные кривые для определения содержания белка строились по альбумину человеческой сыворотки, для определения содержания углеводов - по глюкозе. Максимумы длин волн для определения основных биохимических компонентов составляли для каротиноидов - 431 нм, для углеводов - 540 нм, для белка - 540 нм.

Определения загрязнения среды. Для оценки загрязнённости районов исследования использовали как литературные данные [5, 59, 71, 73, 81, 122], так и данные дополнительно проведённых исследований грунтов по

стандартным методикам. Донные осадки отбирались пластиковой трубкой непосредственно в местах обитания объектов исследования. Грунт помещался в полиэтиленовые пакеты и доставлялся в лабораторию, где он наносился тонким слоем на стекло и высушивался при комнатной температуре до воздушно-сухого веса. После измельчения в агатовой ступке до пудрообразного состояния проба разделялась на три части.

В одной из них после экстракции смесью Фолча (хлороформ: метанол в соотношении 2:1 по объему) спектрофотометрически определялось содержание каротиноидов и хлорофилла «а» [13]. После удаления растворителя на ротационном испарителе остаток перерастворялся в тетрахлорметане, очищался от полярных соединений на колонке с окисью алюминия и методом ИК-спектрометрии на ИК-Фурье спектрометре «Инфралюм ФТ-02» находилось содержание нефтяных углеводородов (НУ).

В другой - анализировалось содержание органического углерода ($C_{орг}$) по [99].

В третьей навеске после кислотного разложения «царской водкой» методом атомно-абсорбционной спектрометрии на спектрометре С-115М1 (ААС), оснащенного комплексом «Графит-5М» для электротермической атомизации, определялось содержание Cd, Cu, Pb, Zn, Cr и Ni по [17, 22, 23, 67]. Область применения этого Руководящего Документа (РД) была расширена на определение исследованных нами элементов. Концентрация ртути находилась методом «холодного пара» на ААС с помощью ртутной приставки ПР-01. Эта приставка была разработана и изготовлена в ИнБЮМ НАНУ и прошла метрологическую аттестацию.

Для сравнения с полученными данными из литературных источников использованы показатели «нормы», максимума (max) и минимума (min) содержания токсикантов в донных грунтах [107, 156, 166].

Для характеристики состояния среды обитания моллюсков были взяты пробы воды, в которых определялось содержание кислорода, фосфора по стандартным методикам [42, 82] и пробы грунта – для определения

содержания органического углерода ($C_{\text{орг.}}$) сжиганием в муфельной печи, белка с использованием реактива Фолина [57] и малонового диальдегида (МДА) [108]. Концентрация полициклических (ПС) и летучих углеводородов легкой ароматики (УВ), сумма углеводородов измерялись спектрометрически [52].

Статистическая обработка данных. Проведён регрессионный анализ зависимости приведённой удельной поверхности жаберного аппарата моллюсков S_0 из районов с разной степенью загрязнённости от длины их раковины L . Линии регрессии построены методом наименьших квадратов. Рассчитаны коэффициенты корреляции r между показателем приведённой удельной поверхности жабр двустворчатых S_0 и остальными морфологическими параметрами моллюсков близких размерных групп из разных районов обитания. Достоверность отличий полученных морфологических и биохимических данных определена с помощью t_s -критерия Стьюдента расчётного и уровня значимости (p) [61, 114]. Математическую обработку и анализ данных проводили с использованием пакетов программы: MS Excel 2007 (Microsoft™).

РАЗДЕЛ 3. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ ИЗУЧЕННЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ.

3.1. Акватории Крымского побережья Чёрного моря.

Данные, характеризующие экологические условия в районах исследований, приведены в табл. 3.1 и на рис. 3.1, 3.2, 3.3, 3.4 (номера районов на представленных диаграммах соответствуют номерам бухт на рис. 2.1).

Таблица 3.1.

Содержание органического вещества, хлороформенных битумоидов, углеводов, углерода и азота в донных осадках исследованных районов шельфовой зоны Крыма.

Район	Орг.вещ. %	Хлорофор. битумоид, $\Gamma \cdot 100 \Gamma^{-1}$	Углеводороды $\Gamma \cdot 100 \Gamma^{-1}$	C орг. %	N общ. %	C/N
б. Ласпи*	0,87	0,01	-	0,82	0,13	6,30
б. Казачья**	x	0,06	0,01	-	-	-
б. Круглая (устье)**	x	0,04	0,02	0,30	0,03	10,00
Карадаг (Золотые ворота)*	1,32	0,06	-	1,19	0,19	6,20
Карадаг (Пляж Биостанции)*	1,60	0,06	-	0,88	0,10	8,80
б. Круглая (кут)**	x	0,13	0,02	1,98	0,20	8,00
б. Камышовая (кут)*	3,80	0,42	0,17	2,09	0,08	26,12
б. Севастопольская*	7,46	1,90	1,49	4,10	0,23	17,83
б. Южная*	9,59	4,06	4,56	5,27	0,31	17,00
б. Южная**	x	2,73	1,31	5,27	0,18	30,00

Примечание: $C_{\text{орг}}$ – органический углерод; $N_{\text{общ}}$ – общее содержание азота.

*- по [71]

** - по [73]

x – данные не найдены.

По данным О. Г. Миронова с соавторами [71, 73], относительно низкое содержание углеводородов и хлороформного битумоида в б. Ласпи, устьевых частях бухт Казачья и Круглая свидетельствует о слабой загрязненности донных осадков этих районов (табл. 3.1), в связи с чем их можно отнести к условно чистым.

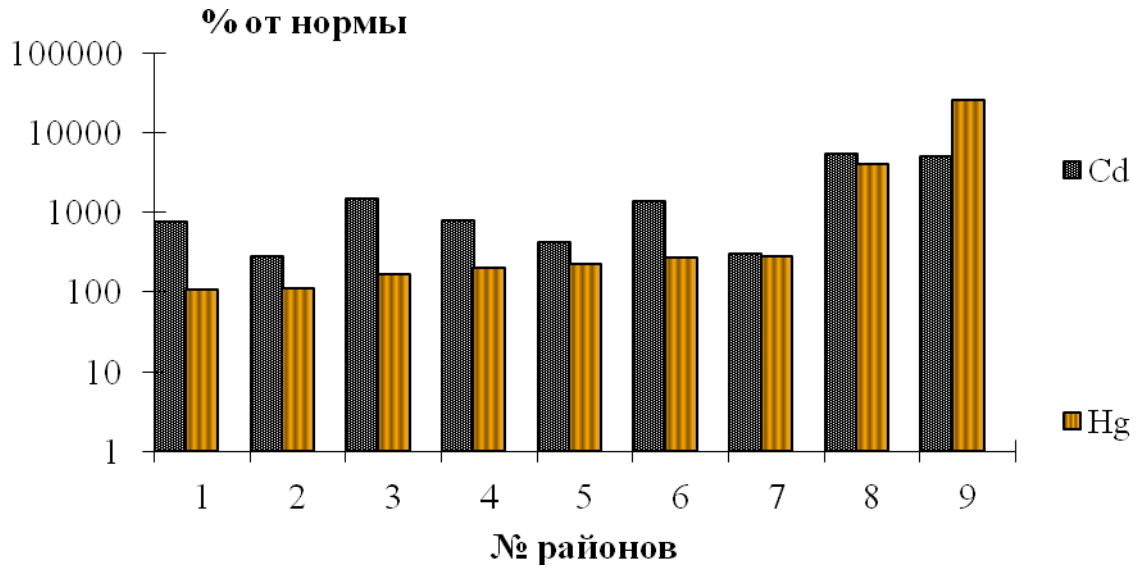


Рис. 3.1. Процентное содержание Cd и Hg в донных осадках Крымского побережья.

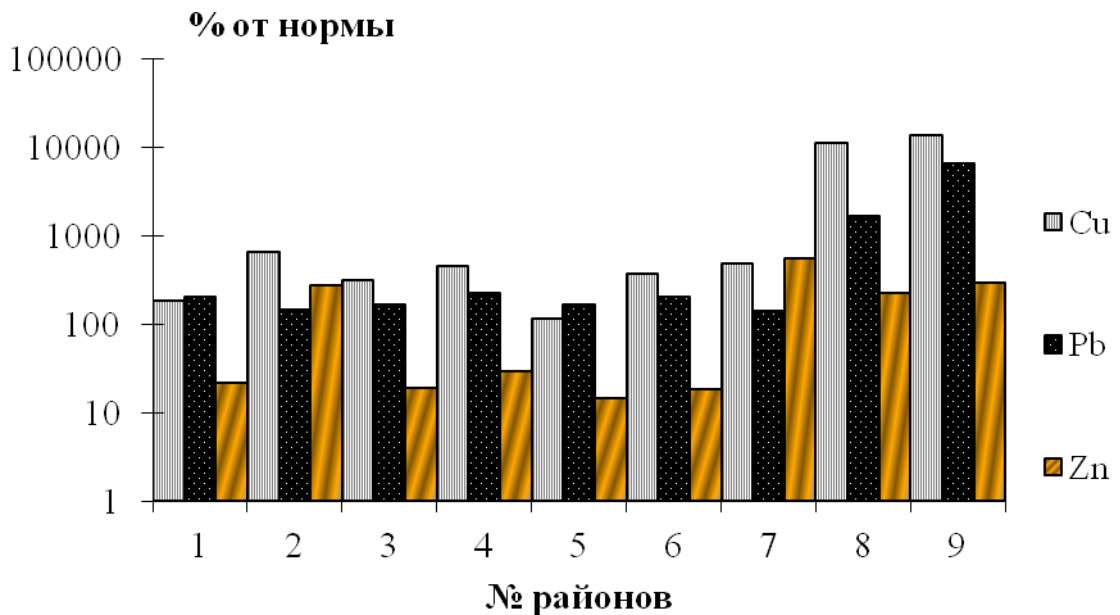


Рис. 3.2. Процентное содержание Cu, Pb и Zn в донных осадках Крымского побережья.

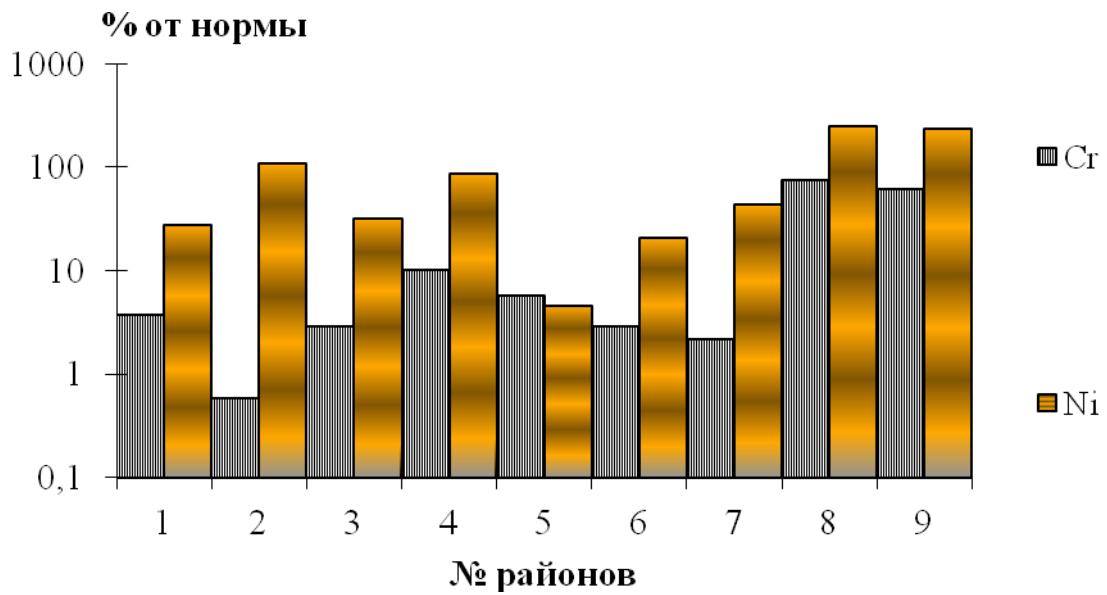


Рис. 3.3. Процентное содержание Cr и Ni в донных осадках Крымского побережья.

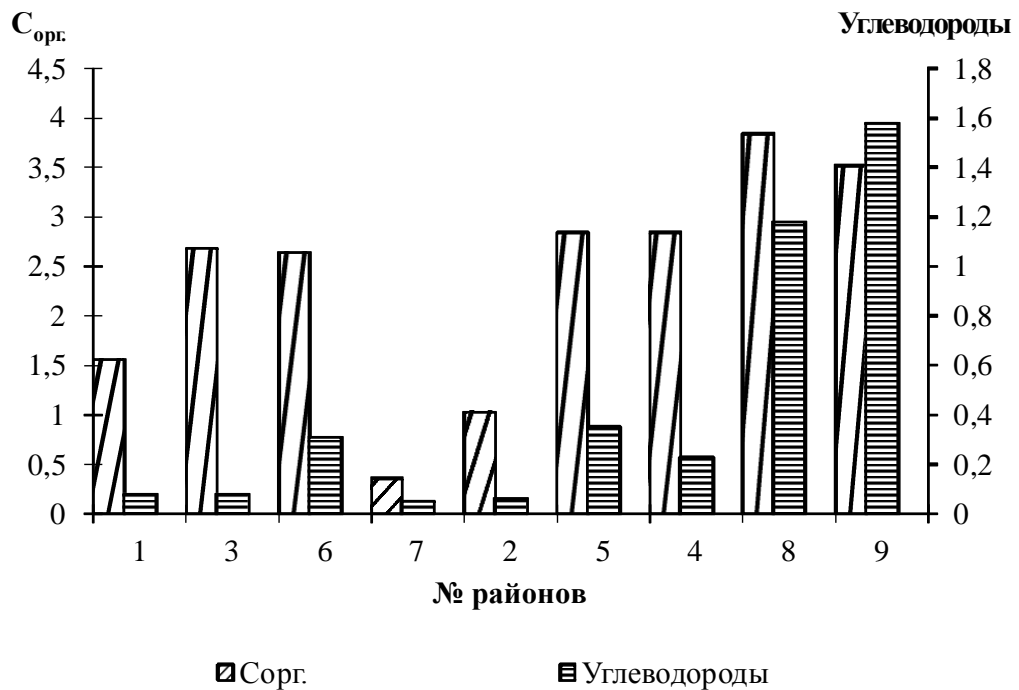


Рис. 3.4. Содержание углеводов (мг·г⁻¹) и C_{орг} (%) в донных осадках Крымского побережья.

Отличаясь по содержанию отдельных видов поллютантов, все районы характеризуются сравнительно высоким содержанием тяжелых металлов

(рис. 3.1, 3.2, 3.3 и 3.4). Значительное содержание ртути в донных отложениях бухт Южная (превышение «нормы» более чем в 260 раз) и Севастопольская (превышение «нормы» в 40 раз) свидетельствует о высоком загрязнении данных акваторий (рис. 3.1). В этих же бухтах отмечена наибольшая по сравнению с остальными районами концентрация таких тяжелых металлов как Cu, Pb, Ni, Cr, Cd (рис. 3.1, 3.2, 3.3).

Кроме того, как видно из рис. 3.4, донные осадки этих акваторий обогащены органическим углеродом. Накопление органического углерода происходит наряду с увеличением количества углеводов, которые в кутовой части бухты Южной достигают $1,58 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$.

Бухты Лисья, Карадагская и район стока п. Учкучевка можно отнести к районам со средним уровнем загрязнения. Невысокая концентрация органического вещества (менее 1%) и углеводов ($0,048 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) в б. Лисья свидетельствует о незагрязненности углеводородами данной акватории (рис. 3.4), однако донные осадки в последней, а также в б. Карадагской и в районе стока п. Учкучевка обогащены Zn и Ni, причем наибольшие концентрации Zn отмечены в б. Лисья (превышение «нормы» в 10 раз) (рис. 3.2, 3.3).

Основываясь на анализе содержания всего исследованного комплекса токсикантов в грунтах исследованных районов, можно заключить, что бухты Севастопольская и Южная являются наиболее загрязненными, в то время как бухта Ласпи, устьевые зоны бухт Казачья и Круглая - относительно чистыми.

3.2. Реки Крыма (Чёрная и Кача), река Дунай, озёра в районе г. Измаил.

Данные, характеризующие экологические условия в районах исследований на реках Чёрная, Кача, Дунай и озёрах Ялпуг и Кугурлуй, приведены в табл. 3.2, 3.3 и 3.4 (номера районов в представленных таблицах и диаграммах соответствуют номерам районов на рис. 2.2 и 2.3).

Длина р. Чёрная составляет 41 км, площадь бассейна 436 км², объём стока 75.3 млн.м³, а глубина в среднем течении достигает 2,5 м. Река Чёрная берёт начало в Байдарской долине и впадает в Севастопольскую бухту и является одним из основных источников водоснабжения г.Севастополя и, в то же время, крупным источником загрязнения. С 1993 года ведется постоянный мониторинг состояния реки Черной в следующих районах: 1-й район соответствует среднему течению реки, источники загрязнения отсутствуют, максимальная глубина около 2 м, русло стеснено скалами, образует каскады; 2-й район приурочен к месту впадения притока - ручья Упы, берущего начало в зоне активного садоводства, глубина реки здесь порядка 1,5 м, перепад высот уменьшается; 3-й район находится на территории села Черноречье, подвержен бытовому загрязнению, перепад высот небольшой, скорость течения реки снижается; 4-й район расположен ниже села Хмельницкое в сельскохозяйственной зоне, река выходит на равнину, русло становится мельче и шире (рис.2.2).

Длина реки Кача равна 46 км, площадь бассейна 573 км², объём стока 53,0 млн.м³. Флора и фауна рек Чёрной и Кача, так же как и других крымских рек, не отличаются значительным видовым разнообразием, однако включают большое число редких и эндемичных видов [126]. К одному из таких видов принадлежит перловица Стевена (*Unio stevenianus* (Krynicky, 1837)), эндемик Крыма и Северного Кавказа. Этот редкий и малоизученный двустворчатый моллюск играет существенную роль в экосистемах рек Чёрной и Кача.

Районы исследования в р. Дунай выбирали с учетом скорости течения

воды и степени загрязнения осадков. Первый район представляет собой прямой участок русла Дуная выше г. Измаил. Стоки и другие видимые источники загрязнения отсутствуют. Скорость течения воды $0,75 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Район 2 расположен в излучине реки, где присутствуют бытовые стоки Измаила, скорость течения воды $0,62 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Район 3 представляет собой дельту Дуная (проточная часть озер Ялпуг и Кугурлуй). Видимые источники загрязнения отсутствуют. Скорость течения воды $0,02\text{-}0,03 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Четвертый район находится в плавневой части Дуная с прилежащими районами активного земледелия и воинскими частями. Скорость течения воды не превышает $0,06 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$.

Таблица 3.2.

Некоторые показатели состояния воды и донных осадков реки Чёрная (апрель 2001 года).

Район	Показатели воды				Показатели донных осадков			Гранулометрический состав, %		
	O_2 , $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$	P , $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$	t° С	V , $\text{м}\cdot\text{с}^{-1}$	C орг., %	белок, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ 1 грунта	МДА, D_{532} , мг^{-1} белка	песок	ил	глина
1	8,0	0,5	6,2	1,5	27	0,37	0,394	100	-	-
2	7,9	0,7	6,5	1,2	40	5,48	0,164	5,1	94,9	-
3	7,5	0,9	8,7	0,7	42	1,62	0,235	2,4	97,6	-
4	7,2	1,2	7,0	0,5	51	2,14	0,154	-	25,5	74,5

Из табл. 2.2 следует, что по мере продвижения от района 1 к району 4 наблюдается ухудшение кислородного режима, снижение средней скорости течения реки и незначительное повышение среднесуточной температуры воды. Эти изменения связаны с геоморфологическими особенностями бассейна реки.

О развитии инфавны в донных осадках, взятых по течению реки, судили по количеству в них белка. Максимальное количество белка на единицу массы влажного грунта зафиксировано в районе 2, где в весенний период происходит смыв азотных удобрений с прибрежных садов. Его минимальное кол-во выявлено в районе 1 в верхнем течении реки. Этот район отличается повышенным содержанием свободного кислорода в воде, низким содержанием углерода в грунте и большими глубинами. Низкое содержание белка в районе 1 соответствовало высокому значению показателя малонового диальдегида (МДА). В донных осадках других районов количество МДА было значительно ниже. Это может быть следствием влияния более жестких абиотических факторов на инфавну этого района, не последнее место среди которых занимает возможность образования синглетного кислорода, инициирующего процесс перекисного окисления липидов (ПОЛ) [41], конечным продуктом которого является МДА.

За последние годы сумма ионов в воде р. Чёрная остаётся без изменений, а в р. Кача – увеличивается. Гидрохимические характеристики рек приведены в табл. 3.3. Для р. Кача характерно увеличение концентрации фосфора. С 1996 г. концентрация нефтепродуктов в р. Кача (в районе источников загрязнения) иногда превышала ПДК и достигала максимальных значений в весенне-летний период, причем содержание нефтепродуктов в р. Кача больше, чем в р. Чёрной. Воды в нижнем течении обеих рек характеризуются как эвтрофные [70].

Результаты изучения экологического состояния районов исследования позволяют заключить, что р. Кача в своём среднем течении загрязнена в большей степени, чем аналогичный отрезок р. Чёрной.

Приведенные в табл. 3.4 данные о содержании углеводов в донных осадках р. Дунай свидетельствуют о значительном их увеличении в четвертом районе, характеризующимся слабым течением и наличием источников загрязнения.

Таблица 3.3.

**Некоторые показатели состояния воды и донных осадков реки
Кача по сравнению с таковыми из р. Черная (октябрь 2002 г.).**

Показатели воды	Р. Черная	Р. Кача	Показатели донных осадков	Р. Черная (%)	Р. Кача (%)
O ₂ мг•л-1	7,9	7,2	песок	5,1	2,6
P мг•л-1	0,13	0,21	ил	94,9	95,2
t°С	6,5	8,7	глина	-	2,2
V, м•с-1	1,2	0,8	органич. С	40	45

Таблица 3.4.

**Содержание углеводов в донных осадках разных районов реки
Дунай (мг•г⁻¹) (по [52]).**

Район	УВ	ПАУ	Сумма углеводов
1	2,0±0,11	4,8±0,15	6,8±0,16
2	1,9±0,10	5,2±0,17	7,1±0,21
3	2,5±0,12	7,4± 0,16	9,9±0,23
4	1,7±0,10	14,8± 0,11	16,5±0,22

Примечание: УВ – углеводороды; ПАУ - полициклические углеводороды.

Следует отметить, что в донных осадках разных районов реки происходит накопление полициклических углеводов, наиболее опасных своими канцерогенными свойствами. Наименее загрязнен первый район с максимальным течением воды, расположенный выше г. Измаил.

РАЗДЕЛ 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЖАБЕРНОГО АППАРАТА МОЛЛЮСКОВ В СВЯЗИ С ЭНДОГЕННЫМИ И ЭКЗОГЕННЫМИ ФАКТОРАМИ.

4.1. Морфологическая характеристика жаберного аппарата *Mytilus galloprovincialis* Lam.

4.1.1. Характеристика жабр моллюсков разных возрастных и размерных групп.

Анализом данных, полученных для *M. galloprovincialis* разных возрастных и размерных групп из условно чистой б. Ласпи, выявлена зависимость показателя приведенной удельной поверхности жаберного аппарата S_0 и длины моллюсков L от их возраста. В относительно стабильных условиях, характерных для затишной зоны, этот показатель закономерно возрастает с возрастом и увеличением размеров животных (рис. 4.1).

Вместе с тем показатель S_0 жаберного аппарата у особей одного возраста (5 лет), но с разной длиной створок, собранных в участках бухты с разной прибойной активностью, существенно отличался (рис. 4.2), будучи связанным с различными размерными характеристиками моллюсков, обитающих на внешней и внутренней сторонах причального пирса. Средние размерные характеристики раковин *M. galloprovincialis* ($L = 63,6$ мм, $H=37$ мм, $D=22,9$ мм), собранных с внешней стороны причального пирса, уступали таковым у моллюсков, собранных с его внутренней стороны ($L = 73,7$ мм, $H=38$ мм, $D=27$ мм). Отличия показателей L ($t_s = 4,16$, $p < 0,005$) оказались достоверными. Соответственно этому значения S_0 у моллюсков с длиной раковины $63,6$ мм отличаются от таковых у моллюсков с $L = 73,7$ мм (21-21,7 против 22,5-23,1). Показатели приведённой удельной поверхности S_0 , так же как и длина раковин у моллюсков из представленных размерных групп,

достоверно отличаются ($t_s = 6,55$, $p < 0,001$).

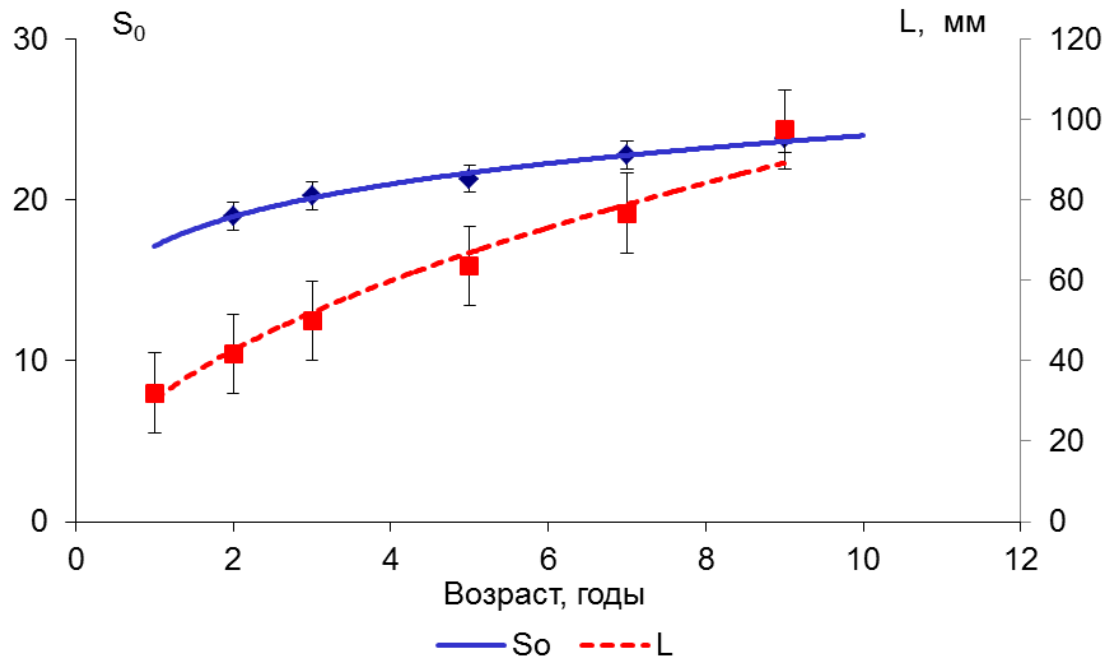


Рис. 4.1. Зависимость длины раковины L и показателя S_0 от возраста моллюсков *M. galloprovincialis* (б. Ласпи, 2003 г.).

Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях прибоя угнетается рост мидий, согласуясь с мнением авторов работы [74], а показатель S_0 изменяется в соответствии с размерами раковины моллюсков - независимо от их возраста.

Дисперсионным анализом размеров одновозрастных мидий из нескольких точек в районе Севастополя выявлено, что их максимальные средние значения в разных участках района достоверно различались; при этом анализ конкретных причин, определяющих различную скорость роста моллюсков, был затруднен сложным совокупным воздействием многих факторов [16].

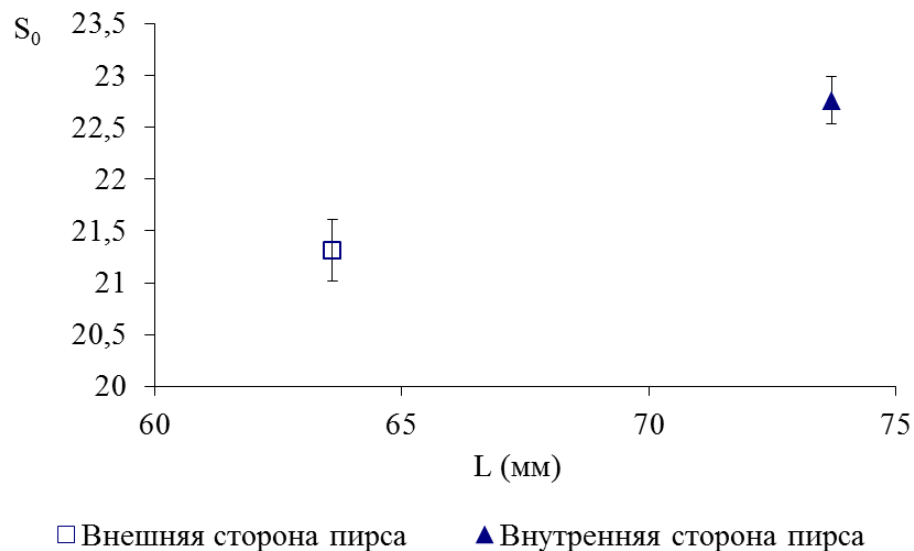


Рис. 4.2. Показатель S_0 у *M. galloprovincialis* в возрасте 5 лет в зависимости от длины раковины в зонах с разной прибойной активностью б. Ласпи.

В связи с этим был проведён сравнительный анализ показателей S_0 у одновозрастных моллюсков из б. Казачья (рис. 4.3), кутовая и устьевая части которой характеризуются разными условиями обитания (табл. 4.9).

В кутовой части б. Казачьей у мидий с длиной раковины $L = 58$ мм средний показатель S_0 равен 21,5, в то время как у моллюсков из устьевой части бухты при высоком показателе L (71 мм) средний показатель S_0 ниже (19,7). Так же как и в случае с мидиями из б. Ласпи, показатели L и S_0 у моллюсков из исследованных районов достоверно отличаются ($t_s = 6,78$ и $4,3$ соответственно, $p < 0,001$).

Таким образом показатель S_0 у одновозрастных мидий возрастает с длиной их раковины (L) и ухудшением условий среды обитания моллюсков.

В указанных ранее точках б. Ласпи (с разной прибойной активностью) были исследованы одноразмерные ($L = 64$ мм) моллюски разного возраста (рис. 4.4). В связи со сложностью отбора моллюсков с одинаковой длиной створок выборка размерной группы была незначительной и составила 9 ± 2 особи из каждого района исследований.

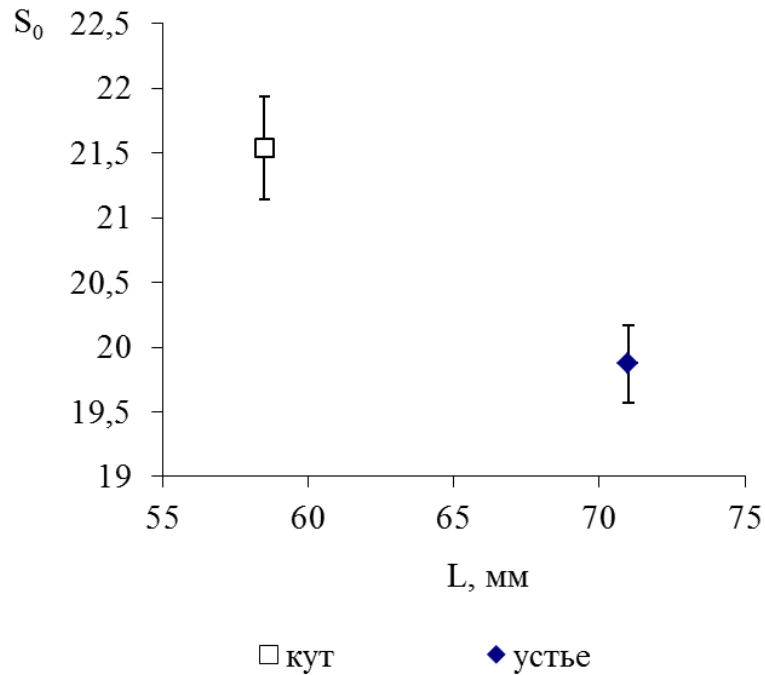


Рис. 4.3. Показатель S_0 у *M. galloprovincialis* в возрасте 5 лет в зависимости от длины раковины (б. Казачья).

У одноразмерных разновозрастных моллюсков с обеих сторон причального пирса средние показатели приведённой удельной поверхности достоверно не отличаются ($t_s = 0,56$, $p > 0,2$).

Отмечены очень большие различия в росте мидий в разных условиях их обитания. Так, *M. galloprovincialis*, обитающие на Одесской банке отличались по возрасту от одноразмерных мидий из других районов Черноморского шельфа [74].

Проведённый нами сравнительный анализ данных, полученных для разновозрастных мидий с одинаковой длиной створок из районов с различным уровнем антропогенной нагрузки (б. Ласпи и кут б. Казачья) (рис. 4.5), показал, что значения S_0 жабр одноразмерных *M. galloprovincialis* разного возраста достоверно не отличаются ($t_s = 1,1$, $p > 0,2$).

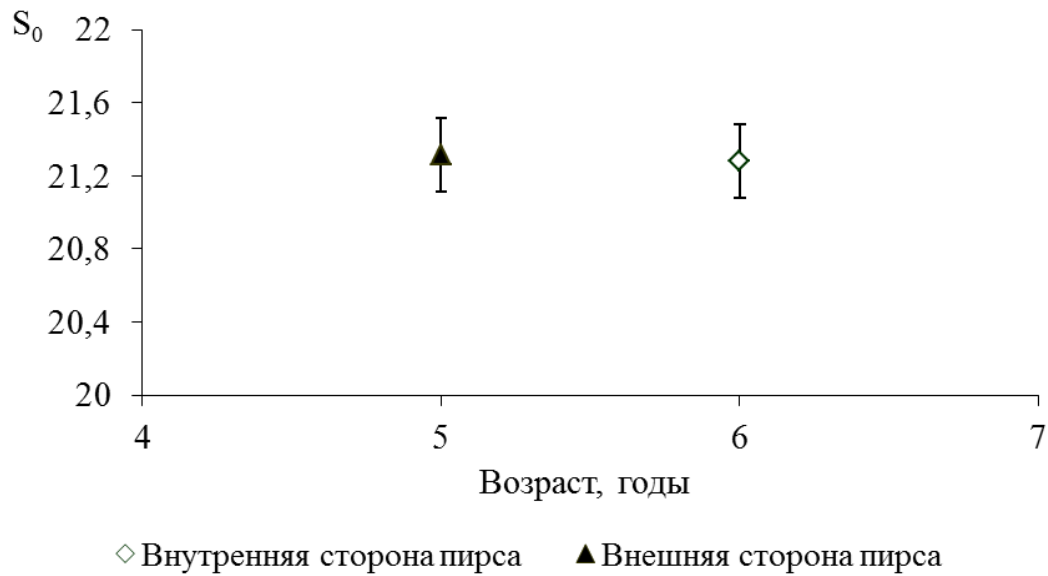


Рис. 4.4. Изменения показателя S_0 у разновозрастных *M. galloprovincialis* с одинаковой длиной створок (причалный пирс б. Ласпи).

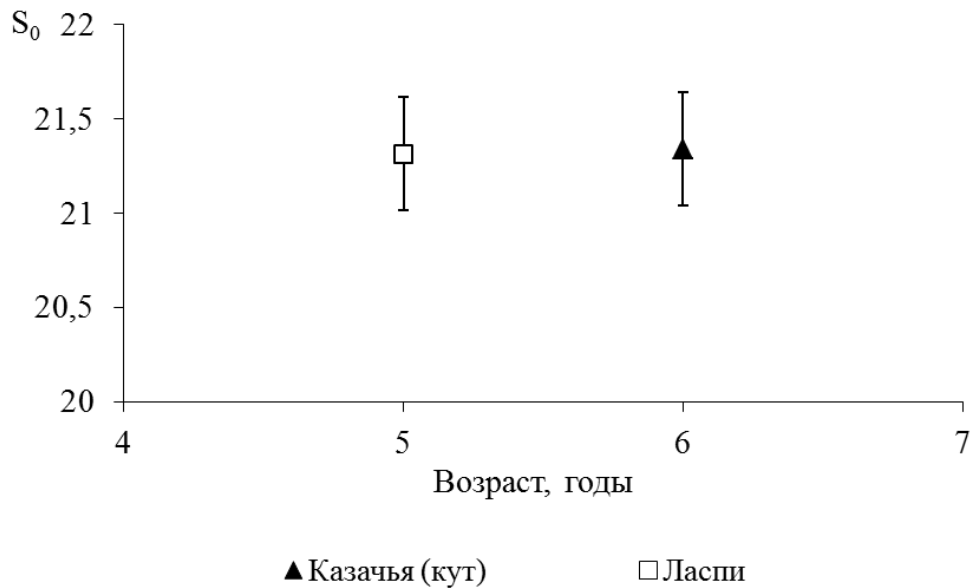


Рис. 4.5. Изменения значений показателя S_0 у одноразмерных *M. galloprovincialis* в связи с возрастом.

Исследованиями моллюсков, не отличающихся возрастом (5 лет) и длиной раковин (63 мм) (рис. 4.6), но обитающих в районах с разным уровнем загрязнения (табл. 3.1), выявлено следующее.

Напомним, что наименьший уровень загрязнения характерен для б.

Ласпи, а наибольший – для б. Южная [71]. Соответственно этому выявлено изменение показателя S_0 жаберного аппарата у одноразмерных одновозрастных моллюсков: с ухудшением условий их обитания начиная с условно чистой б. Ласпи и заканчивая сильно загрязненной кутовой частью б. Южная наблюдается его возрастание (рис. 4.6) при уровне достоверности $r=0,99$. Средний показатель S_0 жабр у моллюсков из б. Ласпи достоверно отличается от такового у двустворок из района Карадага (створ скалы Золотые ворота и акватория биостанции), б. Камышовая и кутových частей бухт Севастопольская и Южная ($t_s = 3,51, 4,73, 6,64, 5,25$ и $3,06$ соответственно, $p < 0,02$).

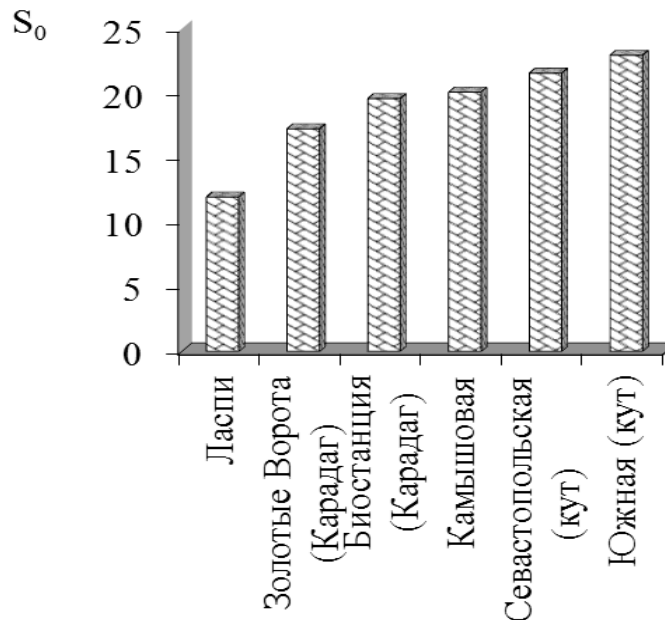


Рис. 4.6. Показатель S_0 у *M. galloprovincialis* в возрасте 5 лет с одинаковой длиной раковины L из акваторий с разной степенью загрязнения (1992 г.).

Исходя из выше изложенного, показатель S_0 в меньшей степени связан с возрастом двустворчатых, чем с размером моллюсков и с условиями их обитания.

4.1.2. Сравнительный анализ морфологии жаберного аппарата мидий, обитающих на разных глубинах побережья Крыма.

Для выявления изменений морфофизиологических характеристик раковины и структуры жаберного аппарата нитчатожаберных моллюсков на примере *Mytilus galloprovincialis* в связи глубиной обитания нами были исследованы морфологические и биохимические показатели одноразмерных *M. galloprovincialis*, отобранных с разных глубин в районе Карадагского природного заповедника.

Установлено, что в условно чистом районе Золотых Ворот и на мидийной плантации с увеличением глубины (h) от 1 до 15 метров происходит уменьшение ширины створок относительно их длины и высоты, что выражается в снижении показателей сагиттальной (D/L) и фронтальной (D/H) кривизны соответственно с 0,39 до 0,34 и с 0,80 до 0,64, а показатель вытянутости (H/L) изменяется в диапазоне 0,48-0,52. Рассмотренные показатели раковины находятся в пределах нормы [32], однако морфометрические показатели жабр мидий – S_0 и N при этом возрастают по мере увеличения глубины ($r=0,99$) (табл. 4.1).

Замедление метаболизма у организмов с увеличением глубины их обитания носит универсальный характер, что свидетельствует о частичной компенсации ингибирующего влияния высоких давлений биологическими средствами. У ряда гидробионтов, в частности у моллюсков, обитающих в диапазоне 1 – 900 метров, процентное содержание белка и скорость метаболизма закономерно снижаются с увеличением глубины их местообитания [50].

В наших исследованиях с увеличением глубины обитания h от 1 до 15 м в районах Золотых ворот и мидийной плантации концентрация каротиноидов в жаберной ткани повышается вдвое. В содержании липидов

Таблица 4.1.

**Габитуально-морфологические показатели исследованных
одномерных мидий (при выборке n = 10).**

Район	h (м)	N	S ₀	Габитуальные показатели (мм)			
				L	D/L	D/H	H/L
Золотые ворота	1	4 203±238	19,6±0,3	62,4±1,03	0,39±0,01	0,80±0,02	0,50±0,01
	4	4 284±62	19,8±0,5	59,3±0,58	0,38±0,01	0,78±0,02	0,49±0,01
	8	4 542±255	19,9±0,3	61,9±1,08	0,38±0,01	0,75±0,02	0,50±0,01
Плантация	15	4 480±398	20,3±0,4	60,3±1,15	0,34±0,01	0,64±0,02	0,53±0,01

Примечание: L – длина; H – высота; D – ширина раковины; h – глубина; N – число жаберных филламентов; S₀ – приведенная удельная поверхность жабр.

наблюдается обратная тенденция: максимальных значений C_л (22,2%) достигает на глубине 1 м в районе Золотых ворот, а минимальных – на глубине 15 м (9,8 %). Аналогичная зависимость прослеживается в отношении белков (C_б) (табл. 4.2 и 4.4).

Таблица 4.2.

**Концентрация каротиноидов (C_к), липидов (C_л) и белков (C_б) в
жаберных тканях *M. galloprovincialis* (M - среднее значение).**

Район	h (м)	C _к , %		C _л , %		C _б , %	
		Колебания	M	Колебания	M	Колебания	M
Золотые ворота	1	0,005-0,009	0,007±0,0008	18,7-24,3	22,2±1,4	34,8-37,4	36,4±0,64
	4	0,010-0,015	0,013±0,0012	11,4-13,6	12,8±0,56	28,5-31,8	30,0±0,72
	8	0,013-0,017	0,015±0,0008	9,9-13,4	12,0±0,84	21,4-23,9	22,8±0,56
Плантация	15	0,013-0,018	0,015±0,0012	9,0-10,2	9,8±0,32	19,1-22,7	20,9±0,72

Содержание щелочерастворимых (C_{ш/р}), кислотогидролизуемых углеводов (C_{к/г}) и их суммарное значение (C_{об}) снижается с увеличением h (табл. 4.3). Уменьшение концентрации гликогена, входящего в фракцию C_{к/г},

с глубиной, вероятно, обусловлено возрастанием интенсивности гликогенолиза.

Таблица 4.3.

Концентрация углеводов в жаберных тканях *M. galloprovincialis* (M - среднее значение).

Район	h (м)	C _{шр} , %		C _{кр} , %		C _{об} , %	
		Колебания	М	Колебания	М	Колебания	М
Золотые ворота	1	17,4-21,0	19,82±0,968	3,9-6,4	4,54±0,744	21,5-26,8	24,36±1,144
	4	15,8-19,2	17,86±0,824	3,4-5,2	4,14±0,424	20,1-23,2	22,0±0,76
	8	12,3-15,9	14,10±0,72	2,9-4,0	3,61±0,284	16,5-19,3	17,71±0,636
Плантация	15	14,9-16,8	15,43±0,548	3,0-5,4	3,50±0,76	17,9-20,5	18,93±0,628

В результате биохимических анализов жаберных тканей моллюсков, обитающих на разной глубине в районе Карадагского природного заповедника установлено, что существует прямая зависимость между h и C_к и обратная между h и C_л, C_б, C_у (рис.4.7). С увеличением h концентрация каротиноидов в жабрах одноразмерных мидий увеличивается более чем в 2 раза, а значения содержания липидов, углеводов и белков снижаются в 2,2, 1,3 и 1,7 раза соответственно, что указывает на снижение физиологической активности моллюсков с увеличением глубины их обитания.

Приведенные выше результаты наших исследований совпадают с литературными [50], согласно которым замедление метаболизма у глубоководных организмов носит универсальный характер, что свидетельствует о частичной компенсации ингибирующего влияния высоких давлений биологическими средствами.

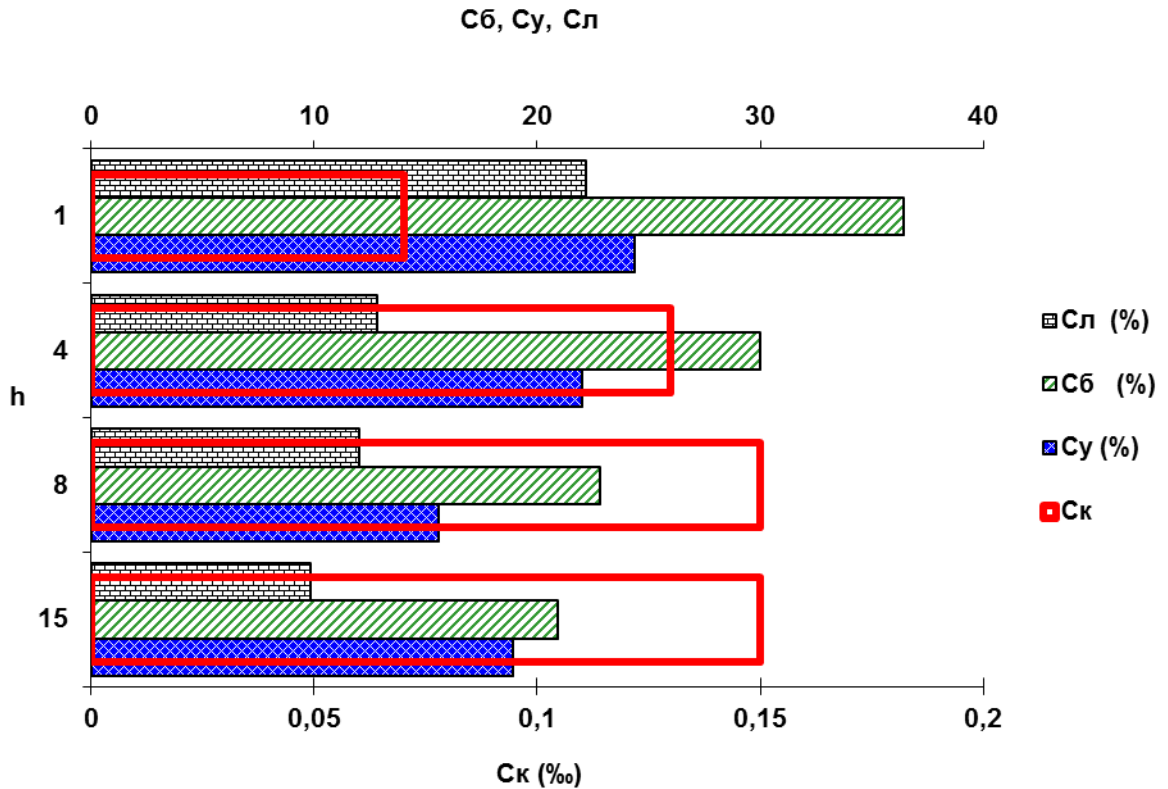


Рис. 4.7. Зависимость концентрации каротиноидов (C_k), белков (C_b), липидов (C_l) и углеводов (C_y) в жабрах *M. galloprovincialis* от глубины обитания.

Таблица 4.4.

Биохимический состав и морфологические показатели жаберного аппарата мидий (при выборке $n=10$).

Район	h, м	C_k (%)	C_l (%)	C_b (%)	C_y (%)	N	S_0
Золотые ворота	1	0,007	22,2	36,4	24,36	4 203	19,6
Золотые ворота	4	0,013	12,8	30,0	22,0	4 284	19,8
Золотые ворота	8	0,015	12,0	22,8	15,56	4 542	19,9
Плантация	15	0,015	9,8	20,9	18,92	4 480	20,3
r		0,591	-0,732	-0,774	-0,457	0,428	

Примечание: r – коэф. корреляции

Выявленные изменения в биохимических показателях моллюсков вероятно компенсируются относительно высокими значениями S_0 жаберного аппарата мидий (19,8 и 20,3 соответственно) (табл. 4.4). Достоверных

отличий между показателями N у исследованных моллюсков с разных глубин не выявлено ($t_s = 0,71$, $p > 0,2$), в то время как показатель приведённой удельной поверхности их жаберного аппарата (S_0) с увеличением h имеет тенденцию к повышению ($t_s = 2,8$, $p < 0,02$).

4.1.3. Морфология жаберного аппарата *Mytilus galloprovincialis* в связи с загрязнением акваторий Крымского побережья.

Известно, что скаловая мидия обитает в районах с разным уровнем тех или иных загрязнений. Данный факт «...отражает выносливость моллюсков этого вида, но не свидетельствует о сохранении ими нормальных морфофизиологических признаков.» [74]. Антропогенное загрязнение приводит к истощению мягких тканей, уменьшению висцеральной массы и размеров моллюсков [124]. Однако, помимо антропогенных факторов на габитуальные показатели мидий значительное воздействие могут оказывать гидрологические характеристики среды, зараженность моллюсков паразитами, свойства грунта и т.д. [134, 151, 170].

Целью данных исследований послужило выявление морфофизиологических адаптивных реакций средиземноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lmk в связи с загрязненностью разных акваторий Крымского побережья (табл. 3.1, рис. 3.1, 3.2, 3.3, 3.4).

Установлено, что из выбранных нами морфологических параметров показатели S_0 и N характеризуются большей достоверностью отличий у моллюсков, обитающих в условно чистом районе (б. Ласпи), и мидий из других, более загрязненных акваторий (табл. 4.5). При сравнении этих показателей для мидий из исследованных районов с контрольными во всех случаях получены достоверные различия ($t_s > t$ табличного), тогда как по другим использованным нами морфологическим показателям столь значимых отличий не установлено.

Были исследованы показатели S_0 жабр и L раковин (средние значения) у моллюсков в зависимости от содержания $N - NO_2$, Fe, нефтепродуктов и СПАВ в донных осадках б. Камышовая и б. Южная (рис. 4.8 и 4.9). Бухта Камышовая является менее загрязнённой, чем б. Южная, но значительно превосходит по антропогенной нагрузке бухты открытого побережья (Ласпи, Карадаг) (табл. 3.1). Как видно из рис. 4.8 и 4.9 четко выявлено более

высокое значение S_0 при меньшей длине раковины моллюсков из б. Южная по сравнению с моллюсками из б. Камышовая ($S_0 = 21,07$ и $20,09$ при $L = 46$ и 59 мм соответственно). Показатели S_0 имеют достоверные отличия ($t_s = -2,75$).

Таблица 4.5.

Габитуально-морфологические характеристики жаберного аппарата *M. galloprovincialis* в разных по загрязненности акваториях Черноморского побережья (1992-96 гг.).

Район	L	t_s	S (мм ²)	t_s	S_0	t_s	N	t_s
Бухта Ласпи	60,2	-	4550	-	12,25	-	3288	-
Карадаг (Золотые ворота)	62,4	0,06	4551	0,01	16,66	3,51	4240	3,25
Карадаг (пляж Биостанции)	56,1	0,26	5096	1,67	18,62	4,73	4664	4,92
Бухта Камышовая (порт)	57,2	0,02	5460	2,63	20,09	6,64	4776	6,01
Бухта Севастопольская (р-он ГРЭС)	53,4	0,17	5460	3,00	20,10	5,25	4882	5,27
Бухта Южная (кут. ч.)	51,8	0,57	5642	2,22	21,07	3,06	4880	4,94

Примечание: L – длина раковины моллюска; S – площадь жаберной поверхности; S_0 – показатель приведенной удельной поверхности жаберного аппарата; N – число жаберных филламентов; t_s -критерий Стьюдента расчётный (t табличный при $P=0,95$ равен 2,26).

Анализ морфологических параметров жаберного аппарата одноразмерных особей *M. galloprovincialis* ($L=62$ мм) из районов с разной степенью загрязнения, показал, что по мере увеличения концентрации хлороформных битумоидов, углеводов, органического вещества и массовой доли углерода в донных осадках бухт происходит рост показателя S_0 (рис. 4.10). Моллюски с минимальной степенью рассечения жабр были найдены в б. Ласпи ($S_0 = 11,96$), а с максимальной – в б. Южная ($S_0 = 22,89$).

Аналогичную тенденцию мы наблюдаем у моллюсков из проб, собранных в разных районах в 2002-2005 гг. При практически не изменяющейся длине жаберного аппарата ($L_{ж}$) изменяется число жаберных

филаментов (табл. 4.6 и 4.7).

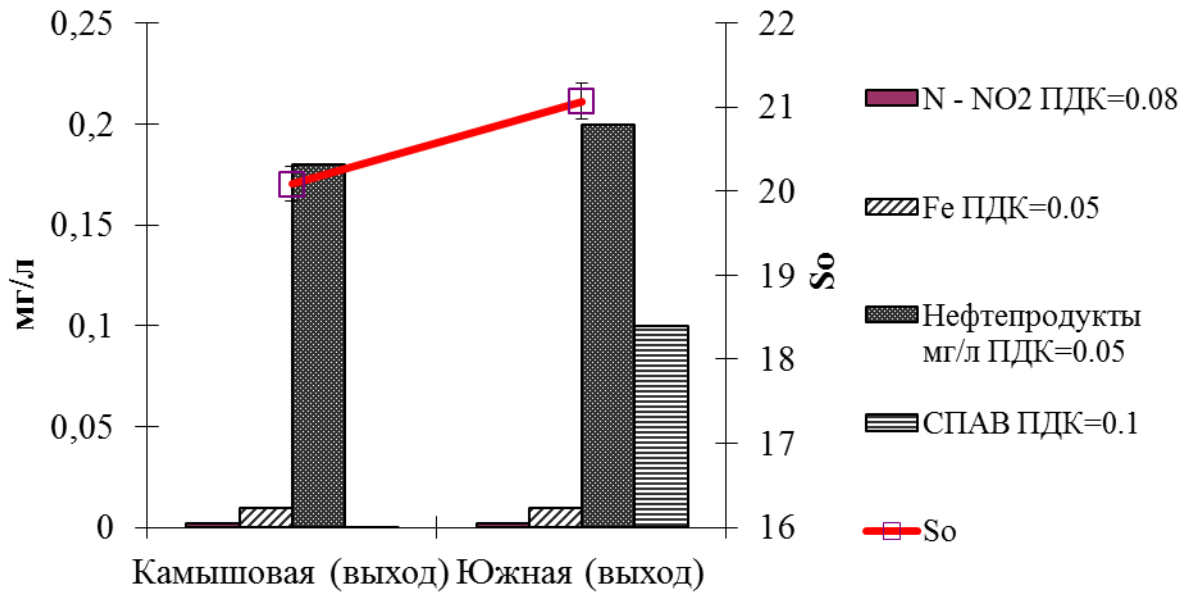


Рис. 4.8. Зависимость показателя S_0 жабр *M. galloprovincialis* от N - NO₂, Fe, нефтепродуктов и СПАВ в донных осадках разных по загрязненности бухтах Крымского побережья (1992-96 гг.).

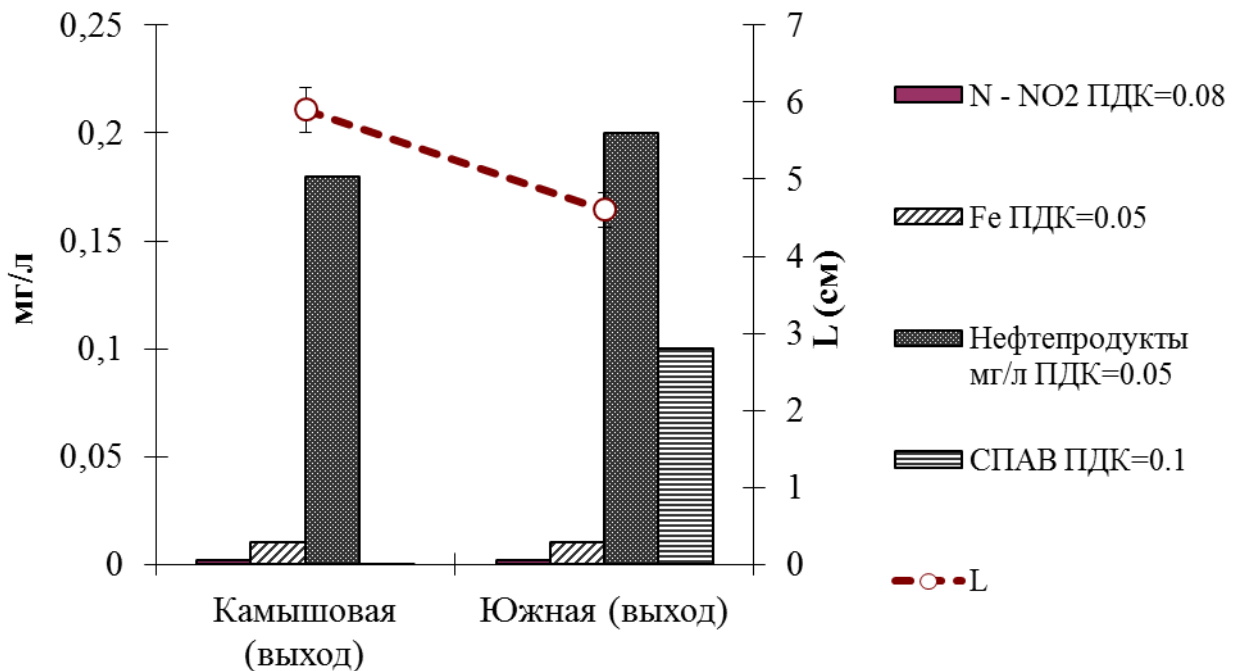


Рис. 4.9. Зависимость длины раковины *M. galloprovincialis* (L) и от N - NO₂, Fe, нефтепродуктов и СПАВ в донных осадках разных по загрязненности бухтах Крымского побережья (1992-96 гг.).

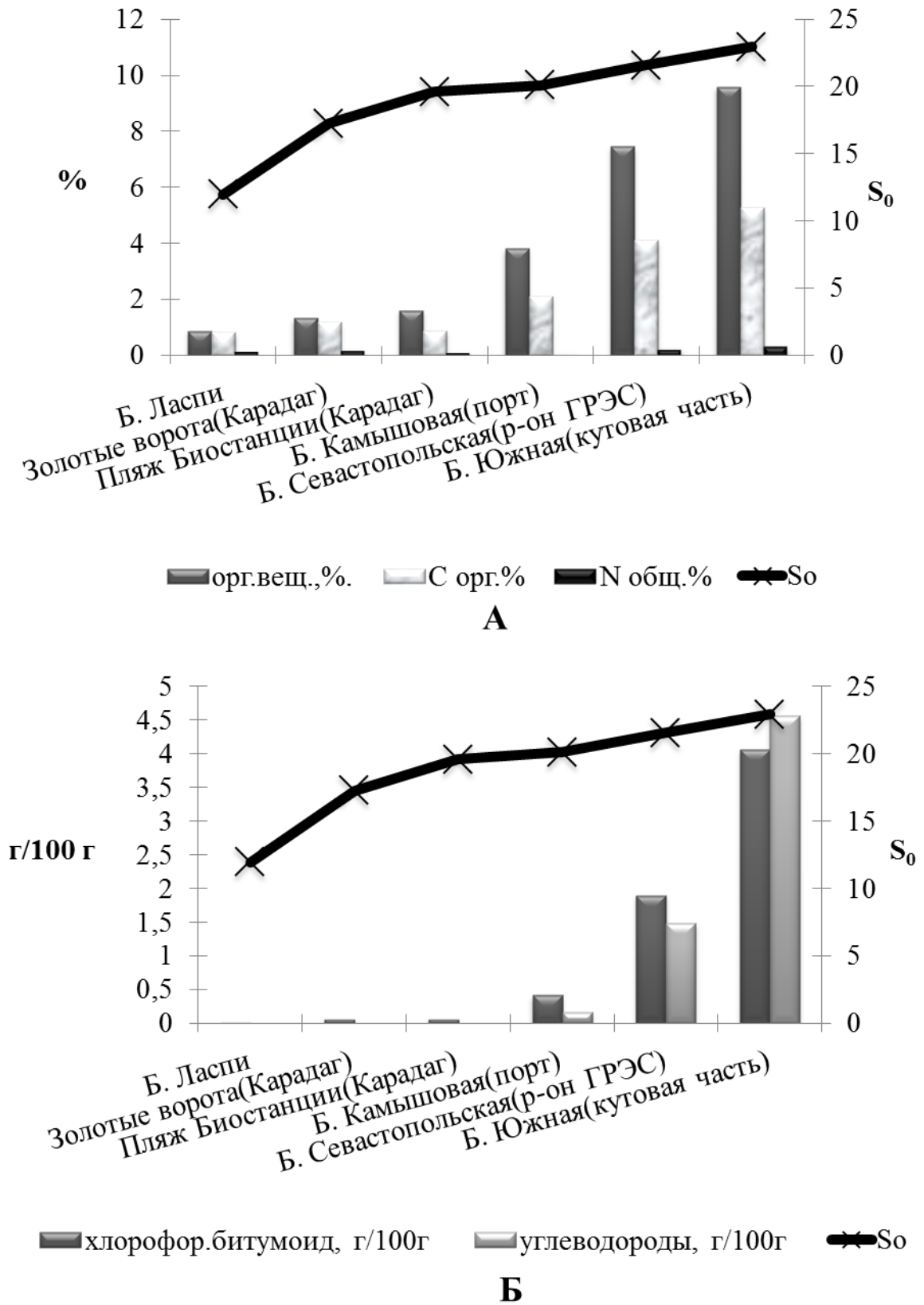


Рис. 4.10. Развитие S₀ жабр *M. galloprovincialis* в различных по загрязненности акваториях Крымского побережья (А, Б) (1992-96 гг.).

Таблица 4.6.

Содержание тяжелых металлов в донных осадках и некоторые морфологические параметры жаберного аппарата моллюсков (2002–2005 гг.)

Район	Тяжелые металлы, мг·кг ⁻¹							<i>M. galloprovincialis</i>	
	Cd	Cu	Pb	Zn	Cr	Hg	Ni	N	N/L _ж
Казачья (устье)	0,26±0,08	3,51±1,05	16,86±5,06	7,37±2,21	5,60±1,68	0,07±0,02	1,84±0,55	510	14
Ласпи	0,47±0,14	5,58±1,67	20,60±6,18	10,92±3,28	3,63±1,09	0,03±0,01	10,99±3,30	550	14
б. Карадагская	0,17±0,05	19,64±5,89	14,97±4,49	136,10±40,83	0,58±0,17	0,03±0,01	42,96±12,89	588	15
Севастопольская (кут)	3,33±1,00	345,97±103,79	168,59±50,58	113,58±34,07	74,92±22,48	1,21±0,36	99,96±29,99	610	18
Южная	3,09±0,93	414,43±124,31	673,45±202,03	146,90±44,07	60,22±18,07	7,85±2,35	94,10±28,23	624	18
Норма*	0,06	30	10	50	100	0,03	40	-	-
Предел обнаруж.	0,007	0,02	0,08	0,50	0,03	0,009	0,08	-	-

Примечание: L_ж – длина жаберного аппарата (мм); N – число жаберных филламентов в 1 жаберной пластинке; N/L_ж – число филламентов на 1 мм жаберной пластинки.

*- по [107; 166]

Таблица 4.7

Содержание органического вещества в донных осадках и некоторые морфологические параметры жаберного аппарата моллюсков (2002–05 гг.)

Район	Углеводороды мг·г ⁻¹	C _{орг.} %	Пигменты, мкг·г ⁻¹		Пигм. Индекс C _{кар} / C _{хла}	<i>M. galloprovincialis</i>	
			C _{хла}	C _{кар}		N	N/L _ж
Ласпи	0,08±0,02	1,56	0,12	0,06	0,50	550	14
Казачья	0,35±0,07	2,84	7,60	2,60	0,34	510	14
Карадагская	0,06±0,01	1,03	0,57	2,16	3,79	588	15
Севастопольская (кут)	1,18±0,24	3,84	42,06	7,39	0,18	610	18
Южная	1,58±0,32	3,52	180,60	46,25	0,26	624	18

Примечание: L_ж – длина жабры (мм); N – число жаберных филламентов в 1 жаберной пластинке; N/L_ж – число филламентов на 1 мм жаберной пластинки; C_{хла} – хлорофилл А; C_{кар} – каротиноиды

Значение N/L_ж увеличивается с уровнем загрязнения района. Так, для моллюсков из б. Казачья это отношение равно 14, а для моллюсков из б. Южная - 18.

Наибольшее количество органического вещества и пигментов содержится в б. Южная (табл. 4.7). Высокая степень загрязнения б. Южной влияет на морфологическую структуру жабр моллюсков. Отношение N/L_ж у двустворок из этого района максимально (18). Рост показателя N/L_ж значительно сказывается на увеличении S₀.

Показатели S₀ у моллюсков из б. Казачья и б. Ласпи достоверно не отличаются (t_s = 0,43, p > 0,05), но имеют достоверные отличия с таковыми у двустворок из б. Южная (t_s = 5, 11 и t_s = 4,01 соответственно, p < 0,05).

Значения S₀ увеличиваются с ростом концентрации тяжелых металлов в донных осадках. Так, S₀ одноразмерных особей *M. galloprovincialis* изменяется в зависимости от содержания в донных осадках Cd, Hg, (рис. 4.11), Cu, Pb, Zn (рис. 4.12, 4.13) и Cr, Ni (рис. 4.14). Номера районов

соответствуют номерам бухт на рис. 2.1.

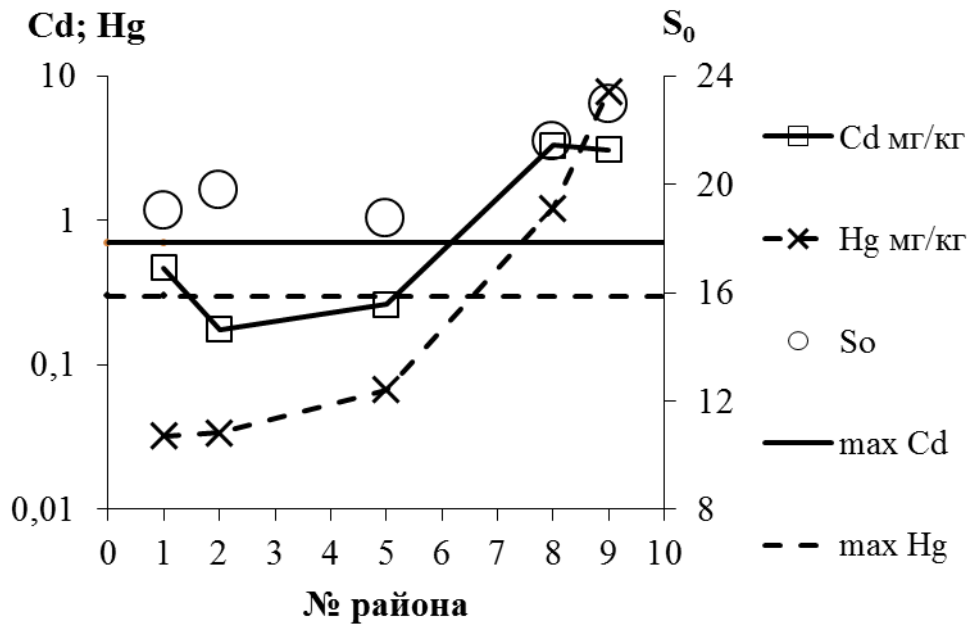


Рис. 4.11. Зависимость S_0 от содержания Cd ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) и Hg ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

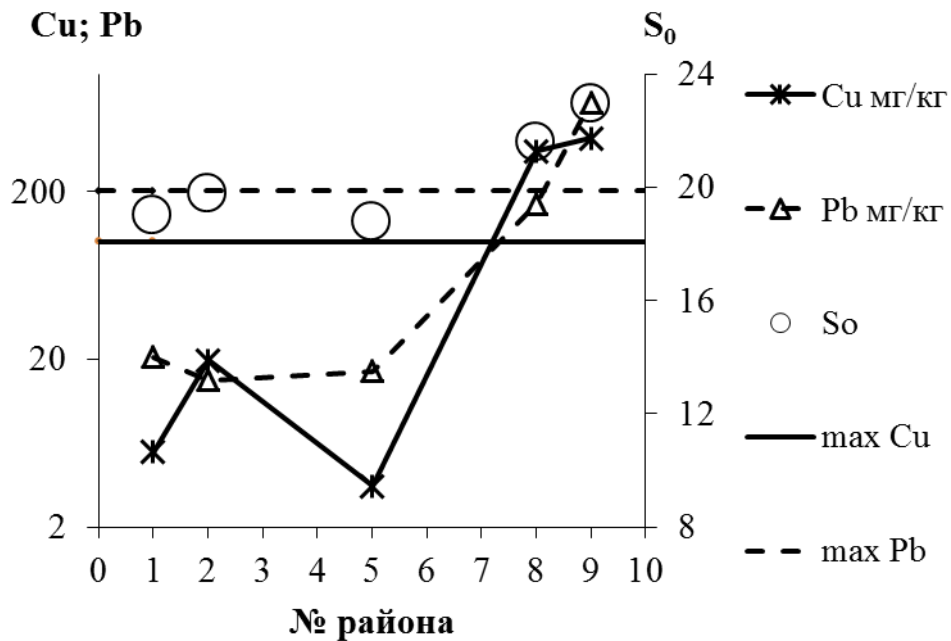


Рис. 4.12. Зависимость S_0 от содержания Cu ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$), Pb ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках

Минимальны показатели S_0 у двустворок из б. Казачья и б. Ласпи: 18,75 и 19. Максимальная степень рассеченности жабр отмечена нами у *M. galloprovincialis* из кутовой части б. Севастопольской и б. Южной (21,56 и

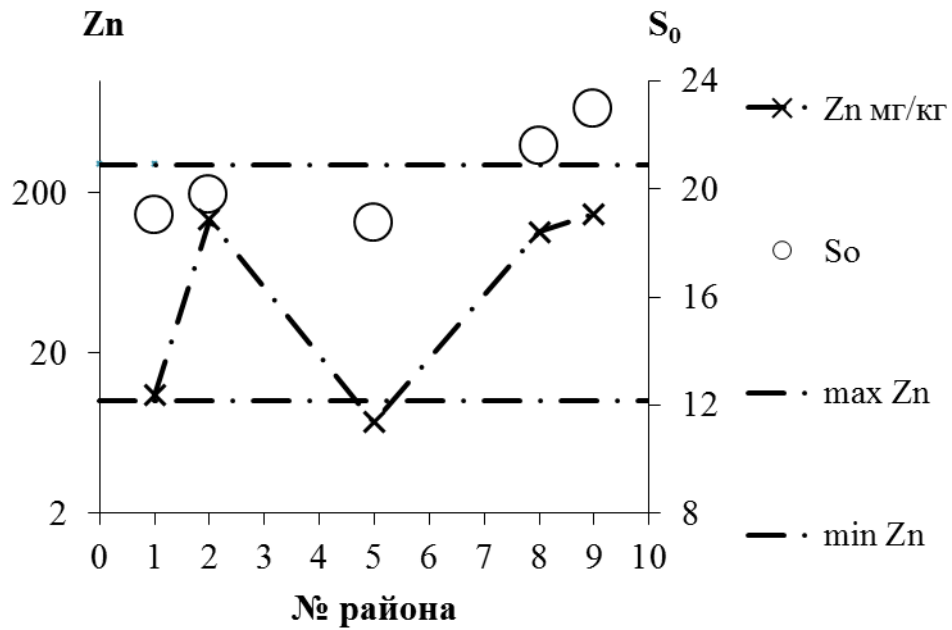


Рис. 4.13. Зависимость S_0 от содержания Zn ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

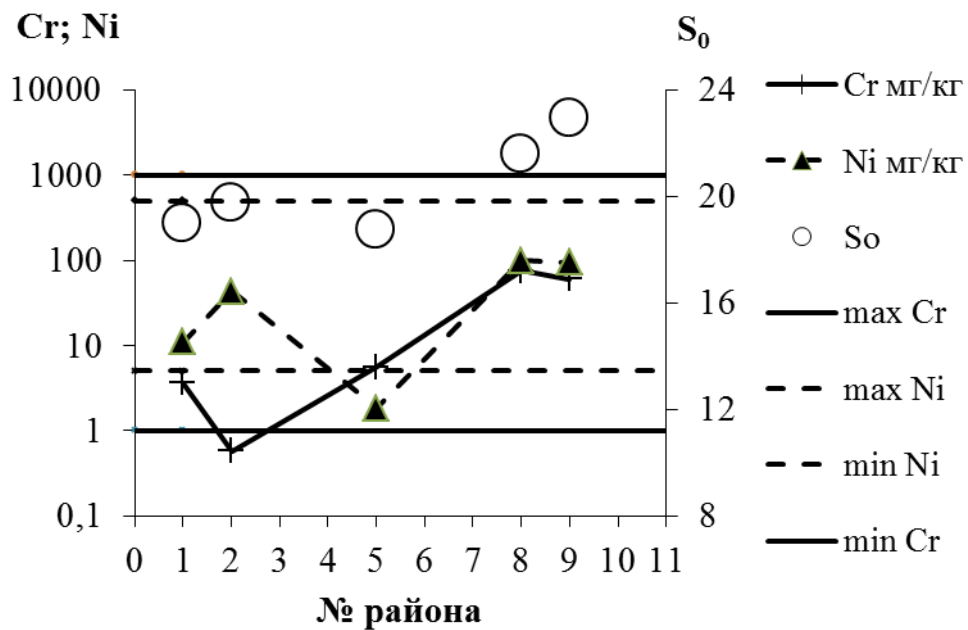


Рис. 4.14. Зависимость S_0 от содержания Cr ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) и Ni ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

22,94 соответственно). Несмотря на то, что в б. Севастопольской содержание Cr и Ni выше ($74,92$ и $99,6 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$), чем в б. Южной ($60,22$ и $94,1 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$), донные осадки последней в большей степени насыщены такими металлами, как Hg, Cu, Pb и Zn (рис. 4.11, 4.12, 4.13). Концентрация Zn в б. Карадагская практически не отличается от таковой в б. Южная ($136,1 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$ и

146,9 мг·кг⁻¹ соответственно). Накопление Zn в мягких тканях *M. galloprovincialis* происходит более интенсивно, чем Pb, Cu, Cd. Несомненно можно согласиться с заключением С. А. Патина, что «различие в содержании токсикантов у моллюсков разных микропопуляций является отражением неравномерной насыщенности металлами окружающей среды» [92]. В нашем случае можно предположить, что высокое содержание цинка в донных осадках б. Карадагская отражается на скорости накопления этого металла в организме, что оказывает негативное воздействие на организм двустворок и проявляется в увеличении степени рассеченности жабр моллюсков.

Кроме этого, показатель S_0 жаберного аппарата *M. galloprovincialis* изменяется в связи с содержанием органики и пигментов в донных осадках районов исследования (рис. 4.15, 4.16, 4.17).

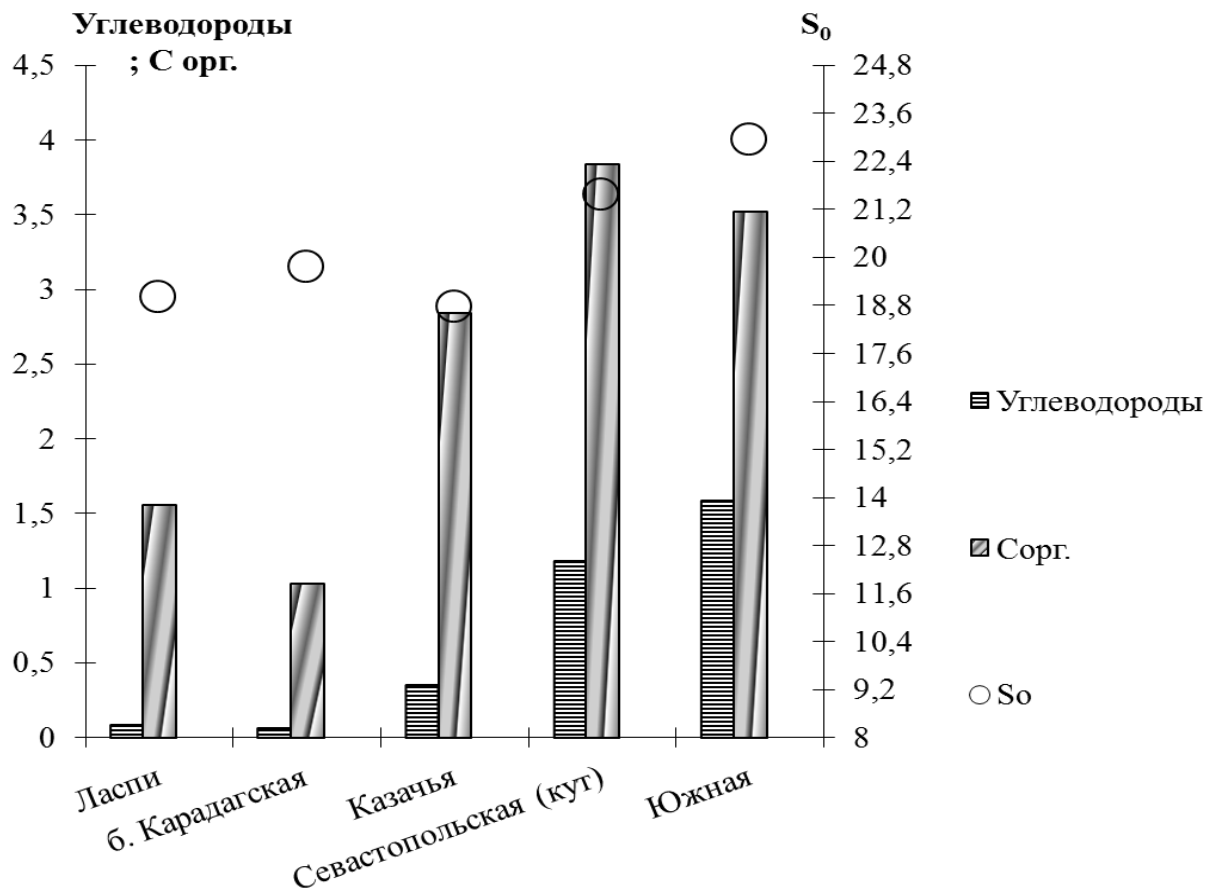


Рис. 4.15. Изменения показателя S_0 в связи с содержанием углеводов (мг·г⁻¹) и $C_{орг.}$ (%) в донных осадках.

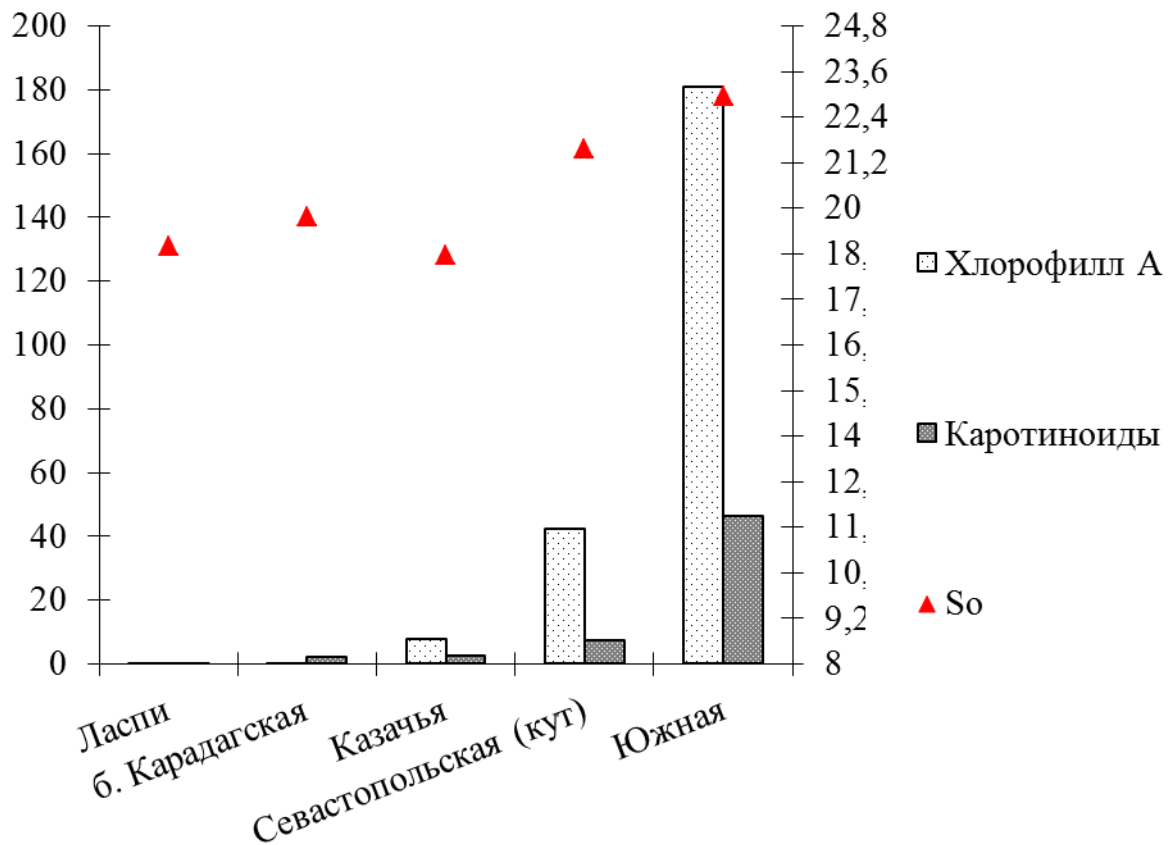


Рис. 4.16. Изменение показателя S_0 в зависимости от содержания хлорофилла А ($\text{мкг}\cdot\text{г}^{-1}$) и каротиноидов ($\text{мкг}\cdot\text{г}^{-1}$) в донных осадках.

Установлена наиболее выраженная корреляционная связь показателя приведенной удельной поверхности жаберного аппарата *M. galloprovincialis* с содержанием в грунте таких металлов как Cu, Pb, Ni, Cd, Zn ($r=0,97, 0,90, 0,94, 0,91$ и $0,79$ соответственно) и содержанием углеводов ($r=0,94$). Однако корреляция между S_0 и пигментным индексом не выявлена ($r=0,27$). Проанализированы показатели S_0 у мидий разных размерных групп из районов обитания, отличающихся по степени загрязнения. Значения S_0 жабр моллюсков из условно чистой б. Ласпи значительно меньше, чем S_0 у *M. galloprovincialis* из остальных районов исследования (рис. 4.18). Максимальные показатели S_0 отмечены у мидий, обитающих в наиболее загрязненной б. Южная. Значения S_0 моллюсков из остальных районов

исследования возрастают по мере увеличения степени загрязнения места обитания. S_0 моллюсков из района скалы Золотые Ворота, б. Карадагская (район биостанции), Камышовая, Севастопольская (ГРЭС) и Южная (кутовая часть) имеют достоверные отличия ($t_s=3,51; 4,73; 6,64; 5,25; 3,06$, соответственно, $p < 0,05$) от S_0 моллюсков из б. Ласпи.

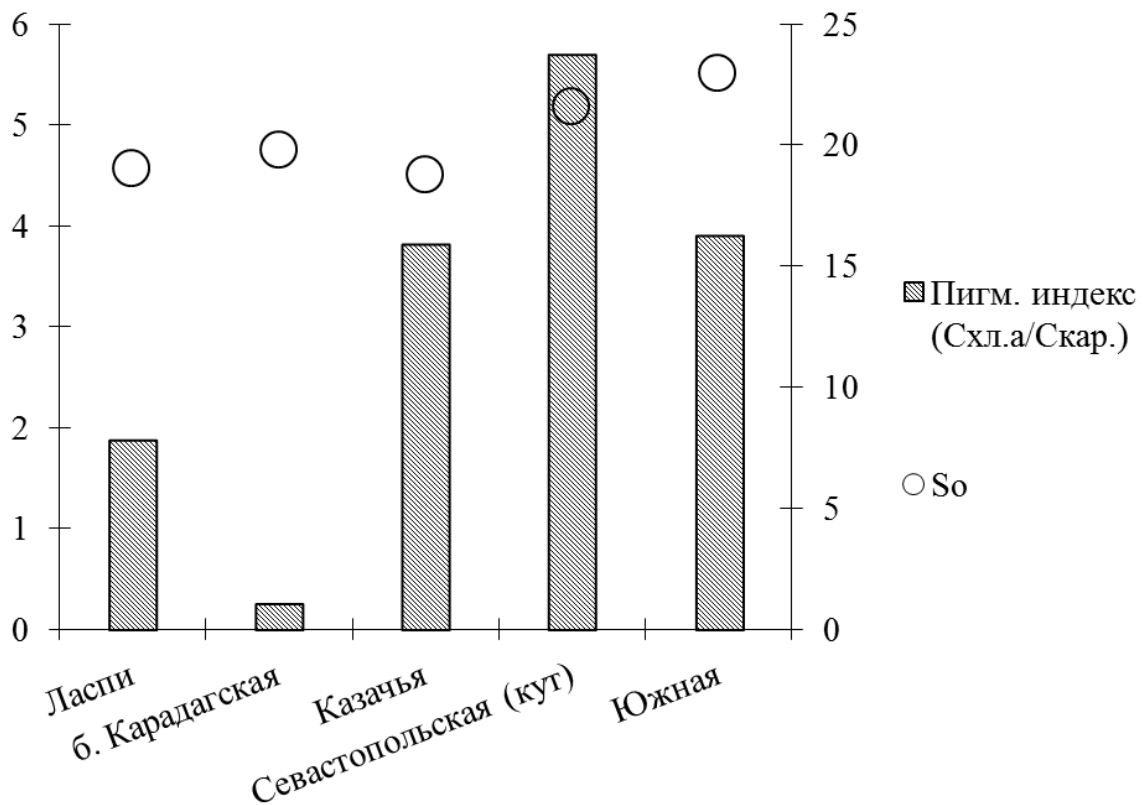


Рис. 4.17. Изменения показателя S_0 в зависимости от значения пигментного индекса.

Угол наклона прямой «б. Южная» намного выше, чем угол наклона контрольной прямой «б. Ласпи». Вероятно, это связано с тем, что прирост жаберной поверхности в загрязненных акваториях в 1,5 раза опережает прирост линейных размеров раковины. Очевидно, что такая ростовая диспропорция может существенным образом отражаться на физиологии двустворок. Ранее уже упоминалось, что *M. galloprovincialis* является малоподвижным видом, у которого физиолого-биохимические адаптивные реакции на изменения условий среды обитания развиты в большей степени,

чем габитуально-морфологические. В данном случае для сравнительного анализа были выбраны концентрация липидов (C_L) и концентрация каротиноидов (C_K), так как из всех выбранных биохимических показателей именно они характеризуются большей достоверностью отличий у моллюсков контрольного и сравниваемого с ним района.

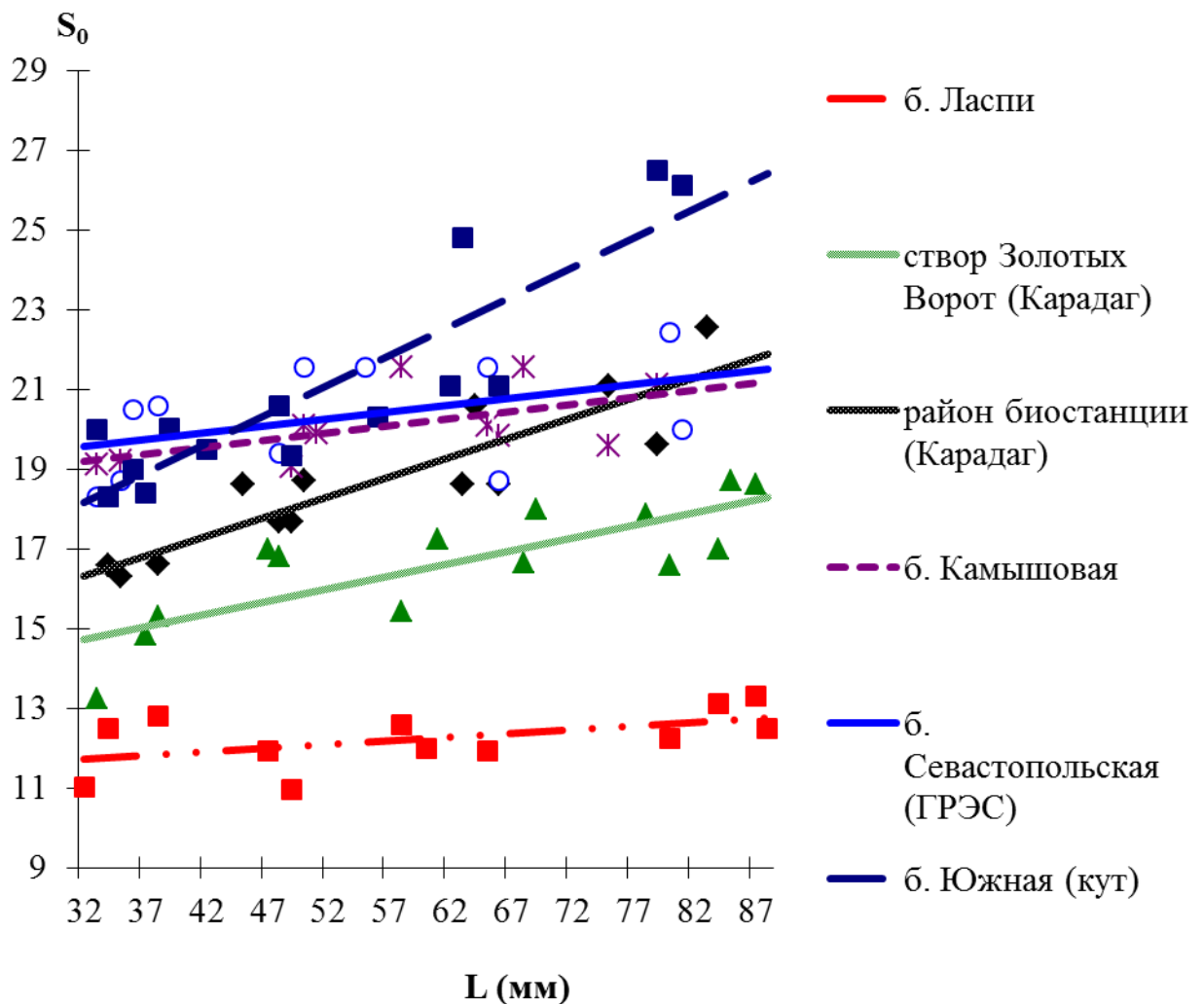


Рис. 4.18. Зависимость приведенной удельной поверхности жаберного аппарата от длины раковины L у мидий из разных районов.

Снижение значений отношения сухой массы тела к массе створок (m_t/m_c) свидетельствует о нарушении ростовых процессов, а снижение C_K более, чем в 2 раза и C_L в 7,6 раза говорит о воздействии неблагоприятных

факторов среды на мидий из бухт Севастопольская и Южная. Этот факт может служить подтверждением сильного воздействия загрязнителей на организм *M. galloprovincialis* в данных акваториях (табл. 4.8).

Таблица 4.8.

Биохимические характеристики *M. galloprovincialis* (средние значения) из различных черноморских бухт.

Район	m_i/m_c	t_s	C_k (%)	t_s	$C_{л}$ (%)	t_s
Бухта Ласпи,	0,11±0,01	-	0,012±0,001	-	6,2±0,18	-
Карадаг (Золотые ворота)	0,12±0,01	0,10	0,012±0,001	0,00	6,0±0,21	0,70
Карадаг (пляж Биостанции)	0,11±0,01	0,00	0,010±0,001	0,02	5,4±0,37	1,8
Бухта Камышовая (порт)	0,08±0,01	0,30	0,007±0,001	0,05	1,1±0,16	21,2
Бухта Севастопольская (р-он ГРЭС)	0,07±0,01	0,40	0,005±0,001	0,07	0,8±0,18	21,6
Бухта Южная (кутовая часть)	0,07±0,01	0,40	0,005±0,001	0,07	0,8±0,20	21,6

Примечание: m_i/m_c – отношение сухой массы тела к массе створок; C_k – концентрация каротиноидов; $C_{л}$ – концентрация липидов; t_s -критерий Стьюдента расчётный, t табличный при $P=0,95$ равен 2,26.

Если в экспериментах при кратковременном влиянии токсикантов на моллюсков наблюдается увеличение в их тканях содержания каротиноидов и липидов [71], то в естественных местообитаниях при их долговременном воздействии мы наблюдаем подавление физиологических реакций.

Так же изменения в морфологии жабр наблюдаются у моллюсков из разных по степени загрязнения районов в пределах одной акватории.

В качестве примера рассмотрим структурные изменения в строении жаберного аппарата *M. galloprovincialis* (L= 60 – 70 мм) при увеличении уровня загрязнения в б. Казачьей.

Наибольшему загрязнению нефтяными фракциями подвержена Северо-Западная часть бухты, органическими веществами - кутовая часть бухты. Наибольшая концентрация общего взвешенного вещества и бактериопланктона отмечена в кутовой части бухты (табл. 4.9).

Таблица 4.9.

Распределение оптически активных веществ в разных районах акватории бухты Казачья (по [122]).

Район	Общее взвешенное вещество (мг·л ⁻¹)	Растворенные нефтеуглеводороды (отн.ед)	Растворенное органическое вещество (мг·л ⁻¹)	Бактериопланктон (отн.ед)
Мидийная ферма	$\bar{x} \pm \sigma$			
	2,438 ± 0,1082	1,371 ± 0,0277	5,438 ± 0,4790	0,2672 ± 0,016
	Пределы крайних значений			
	2,30-2,60	1,34-1,40	4,93-6,22	0,24-0,29
кут	$\bar{x} \pm \sigma$			
	2,7361 ± 0,0015	1,3184 ± 0,0077	6,9340 ± 0,8848	0,3341 ± 0,0032
	Пределы крайних значений			
	2,73-2,74	1,31-1,33	6,05-7,82	0,33-0,34

Примечание: σ - среднее квадратичное отклонение; \bar{x} - среднее значение

Анализ полученных данных дает возможность заключить, что морфометрические показатели жабр *M. galloprovincialis* - приведенная удельная поверхность (S_0) и количество жаберных филламентов (N) возрастают по мере увеличения степени загрязнения бухты Казачьей ($r= 0,99$) (табл. 4.10). Наибольшие средние показатели жабр *M. galloprovincialis* S_0 и N

отмечены у особей, взятых из кутовой части бухты (20,8 и 5176 соответственно). Наименьшие – в районе мидийной фермы, расположенной в центре ближе к выходу (19,65 и 4683).

Таблица. 4.10.

Морфологические характеристики жаберного аппарата *M. galloprovincialis* (б. Казачья).

Район	L/D	N	H _ж	S ₀	S/W
Мидийная ферма	2,64	4 683	64056	19,6	72,79
Кут	2,63	5 176	70601	20,8	91,83

Примечание: L / D – отношение длины моллюска к его ширине; S/W – отношение площади жаберной поверхности к объему жабр; S₀ – показатель приведенной удельной поверхности жаберного аппарата; N – число жаберных филламентов; H_ж – общая высота жаберных филламентов.

Более низкие значения биохимических показателей жабр были у мидий из загрязненной кутовой части акватории б. Казачья по сравнению с таковыми у моллюсков, выращивавшихся на мидийной ферме в относительно чистом районе бухты: концентрации каротиноидов – в 1,3 раза ($t_s = 3,2$, $p < 0,05$), липидов – в 2,3 раза ($t_s = 6,5$, $p < 0,01$), углеводов – в 1,1 раза ($t_s = 2,6$, $p < 0,05$) и белков – в 1,41 раза ($t_s = 3,8$, $p < 0,05$) (табл. 4.11). Достоверных отличий показателя S₀ не выявлено ($t_s = 1,1$, $p > 0,05$), что является подтверждением слабых морфологических изменений у ведущего прикрепленный образ жизни *M. galloprovincialis*, но при этом показатель N достоверно отличается ($t_s = 4,3$, $p < 0,02$), что отражает наметившуюся тенденцию роста показателя S₀ с увеличением уровня загрязнения.

Известно, что в зависимости от условий среды химические вещества могут как усиливать, так и подавлять биологическое воздействие на организм. Некоторые токсиканты могут взаимно увеличивать эффект воздействия на организм [92, 126].

Таблица 4.11.

Биохимические характеристики жаберного аппарата *M. galloprovincialis* (б. Казачья).

Район	C_k , %	C_l , %	C_b , %	C_y , %
Мидийная ферма	0,182	8,4	38,4	23,0
Кут	0,138	3,6	27,3	20,8

Примечание: C_k - концентрация каротиноидов; C_b – белков; C_l – липидов; C_y – углеводов;

Можно предположить, что рост N и S_0 жабр моллюсков по мере увеличения содержания токсикантов в донных осадках обусловливается адаптацией мидий к условиям их обитания. В данном случае изменение в жаберном аппарате *M. galloprovincialis*, вероятно, происходит под действием целого комплекса факторов, включающего в себя исходные загрязнители и продукты их реакции. Кроме этого, анализ данных, полученных для *M. galloprovincialis* разных размерных групп из разных по антропогенному воздействию акваторий Крыма, позволяет заключить, что развитие жабр под влиянием загрязнителей происходит таким образом, что снижение определяемых нами биохимических характеристик (C_k , C_l , C_b , C_y) компенсируется увеличением числа филаментов, расширяющим рабочую поверхность жабр. За счет повышения степени рассеченности жаберного аппарата происходит рост приведенной удельной поверхности. Такая компенсаторная реакция может служить для выравнивания интенсивности обменных процессов, а выявленная закономерность – характеристикой качества водной среды.

Этот факт может служить основанием для использования показателей N и S_0 жаберного аппарата *M. galloprovincialis* для биоиндикации морской среды.

4.2. Морфология жабр у *Chamelea gallina* L. в связи с условиями обитания.

Целью работы послужило выявление морфофизиологических адаптивных реакций моллюсков *Chamelea gallina* L. в связи с разными экологическими условиями мест их обитания.

Такие морфологические показатели жабр как количество филламентов (N), их общая длина (H), объем (W) и площадь поверхности жабр (S) при увеличении длины раковины до 20 мм возрастают в среднем на 10 - 30 %. Это свидетельствует о наиболее быстром развитии и дифференциации тканей жабр в этом размерном диапазоне. При L = 23 мм увеличивается S за счет увеличения общего объема филламентов W. Площадь жабр наиболее интенсивно увеличивается при длине раковины от 17 до 20 мм - более чем на 30%. Показатель приведенной удельной поверхности (S_0) практически не изменяется. *Ch. gallina* – малоподвижный вид, у которого габитуально-морфологическая реакция на изменения условий среды обитания может быть менее развита, чем физиолого-биохимическая (табл. 4.12).

Таблица 4.12.

Габитуально-морфологические показатели жаберного аппарата *Ch.gallina* (б. Лисья, 2002 г.)

L (мм)	N	H _ж (мм)	S (мм ²)	W (мм ³)	S ₀
17,14	1656	1536,6	391,4481	8,009857	11
17,96	1619,2	1598	386,6282	7,744174	11,2
19,56	1736,8	1960,04	595,6266	14,943741	11,16
21	1946,4	2303,12	635,7181	14,32581	11,62
22,78	1667,2	2019,12	647,468	16,93013	11,13
23,7	2198,4	2702	842,9016	21,04724	11,69

Примечание: L – средняя длина раковины, H_ж – общая высота жаберных филламентов, N – число жаберных филламентов, S – площадь поверхности жабр, W – объем жабр, S₀ – приведенная удельная поверхность жабр.

Как видно из рис. 4.19, прослеживается зависимость S_0 от длины раковины *Ch. gallina*. Важно отметить, что моллюски собраны в одном районе, в один сезон, но в разные годы. Для исследований была выбрана б. Ласпи, т. к. она характеризуется относительно стабильными гидрохимическими показателями (табл. 3.1). Показатели S_0 жабр моллюсков 2002 г. незначительно меньше, чем 1992 г. Это может быть связано с тем, что моллюски, отловленные в 2002 году, были подвержены кратковременному влиянию нефтяных фракций, разлившихся в результате аварии сухогруза. По-видимому, у этих двустворок проявляются те же свойства организма, что и у *M. galloprovincialis*: при изменении условий среды они приспосабливаются к пессимальным условиям обитания за счет определенных изменений в организме.

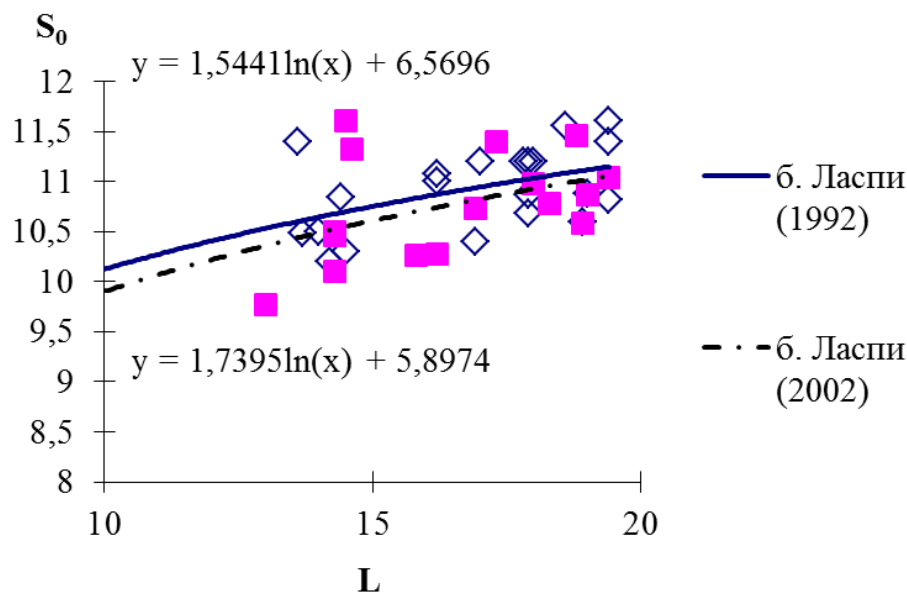


Рис. 4.19. Зависимость S_0 жаберного аппарата *Ch.gallina* от длины моллюска (L) (б. Ласпи).

Были исследованы габитуально-морфологические показатели раковин и жабр *Ch. gallina* (табл. 4.13) из разных по экологическому состоянию акваторий, гидрохимические показатели которых были приведены ранее табл. 3.1 и рис. 3.1, 3.2, 3.3, 3.4).

Таблица 4.13.

Габитуально-морфологические характеристики *Ch. gallina* из различных по уровню загрязнения бухт (1992-96 гг.).

Район	N	t_s	S_0	t_s	Показатели раковины							
					L (мм)	t_s	D/L	t_s	D/H	t_s	H/L	t_s
б. Ласпи	1532	-	11,10	-	19,13	-	0,47	-	0,55	-	0,85	-
б. Лисья	1746	0,90	11,12	0,07	19,91	0,17	0,50	0,97	0,53	0,04	0,96	0,99
Карадаг (пляж Биостанции)	2389	3,57	11,17	0,23	18,26	0,24	0,52	1,46	0,52	0,17	0,90	0,31
п. Учкюевка (сток)	2448	3,67	11,30	0,37	16,46	0,61	0,49	0,14	0,54	0,26	0,89	0,21
б. Камышовая (порт)	2490	4,02	11,80	1,70	16,24	0,70	0,47	0,97	0,57	1,10	0,89	0,59

Примечание: L – длина, H – высота, D – ширина раковины, N – число жаберных филламентов, S_0 – приведенная удельная поверхность жабр; t_s -критерий Стьюдента расчётный (t табличный при $P=0,95$ равен 2,26).

Показатели D/L, D/H и H/L находятся в пределах нормы, выявленной А. А. Драголи [32]. У моллюсков, взятых в загрязненной акватории б. Камышовая, габитуальные показатели не имеют достоверных отличий от таковых из проб, взятых с аналогичной глубины в других районах исследования. Показатель S_0 жабр моллюсков из б. Ласпи и из других рассматриваемых районов так же достоверно не отличается (табл. 4.13), что является подтверждением слабых габитуально-морфологических изменений у малоподвижного *Ch. gallina*. При этом, в отличие от габитуальных параметров, показатель N достоверно отличается у моллюсков из б. Ласпи и сравниваемых с ним двустворок из района стока у п. Учкюевка, пляжа

Биостанции (Карадаг) и б. Камышовая ($t_s = 3,67, 3,57$ и $4,02$ соответственно, $p < 0,05$), что отражает возможную тенденцию роста показателя S_0 с увеличением влияния пессимальных факторов среды.

Наблюдаемое увеличение числа жаберных филламентов при слабо изменяющемся габитусе створок моллюсков по мере нарастания влияния загрязнения среды обуславливает рост объемных показателей с нарушениями пропорций раковины. Влияние загрязнения сказывается в большей степени на морфологии жабр двустворчатых, тогда как габитуальные характеристики раковины изменяются незначительно.

Полученные данные свидетельствуют о том, что степень рассеченности жаберного аппарата моллюсков из бухты Камышовая на 10% выше, чем у моллюсков из относительно чистой бухты Ласпи. В бухте Камышовая венусы длиной 18 мм имеют жабры с $S_0 = 11,8$ (содержание хлороформенных битумоидов здесь достигает $0,42 \text{ г} \cdot 100 \text{ г}^{-1}$ донных осадков, а органического углерода – 6,89 %), тогда как в б. Ласпи при той же длине – $S_0 = 10,65$ (хлороформенных битумоидов - $0,02 \text{ г} \cdot 100 \text{ г}^{-1}$ донных осадков, $S_{\text{орг.}} - 0,82 \%$).

Аналогичные изменения наблюдались у моллюсков из проб, собранных в 2002-2005 гг.

Были исследованы моллюски одной размерной группы ($L = 18 \pm 1$ мм) из разных по степени загрязнения районов (табл.4.14 и 4.15).

Небольшая концентрация тяжелых металлов в донных осадках бухты Ласпи предполагает незначительное токсическое воздействие на исследуемые организмы. Относительно низкое содержание органического вещества (0,36%) и углеводов ($0,048 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) в б. Лисья свидетельствует о незагрязненности углеводородами данной акватории, однако, донные осадки последней, а также б. Карадагской и района стока (п. Учкуевка) обогащены Zn, Hg и Ni. Наибольшее содержание цинка отмечено в б. Лисья ($280,8 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$), а Сг – у п. Учкуевка ($9,98 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$) (табл. 4.14) . Донные осадки акватории п. Учкуевка (сток) и б. Круглой обогащены органическим

Таблица 4.14.

Содержание тяжелых металлов в донных осадках и некоторые морфологические параметры жаберного аппарата моллюсков (2002–2005 гг.)

Район	Тяжелые металлы, мг/кг							<i>Ch. gallina</i>	
	Cd	Cu	Pb	Zn	Cr	Hg	Ni	N	N/L _ж
Ласпи	0,47±0,14	5,58±1,67	20,60±6,18	10,92±3,28	3,63±1,09	0,03±0,01	10,99±3,30	191	27
Круглая (выход)	0,90 ± 0,27	9,69 ± 2,91	17,12 ± 5,14	9,61 ± 2,88	2,81 ± 0,84	0,05 ± 0,01	12,87 ± 3,86	211	27
б. Лисья	0,19±0,06	14,71±4,41	14,11±4,23	280,80±84,24	2,14±0,64	0,08±0,02	17,54±5,26	218	27
б. Карадагская	0,17±0,05	19,64±5,89	14,97±4,49	136,10±40,83	0,58±0,17	0,03±0,01	42,96±12,89	298	33
Учкуевка (сток)	0,48±0,14	13,98±4,19	23,09±6,93	14,75±4,42	9,98±2,99	0,06±0,02	34,69±10,41	306	45
Круглая (кут)	0,84 ± 0,25	11,20 ± 3,36	20,45 ± 6,13	9,28 ± 2,78	2,86 ± 0,86	0,08 ± 0,02	8,29 ± 2,49	331	48
Норма*	0,06	30	10	50	100	0,03	40	-	-
Предел обнаруж.	0,007	0,02	0,08	0,50	0,03	0,009	0,08	-	-

Примечание: L_ж – длина жаберного аппарата (мм), N – число жаберных филламентов в 1 жаберной пластинке, N/L_ж – число филламентов на 1 мм жаберной пластинки

*- по [107; 166]

углеродом (2,84, 2,68 и 2,64 % соответственно). Накопление органического углерода происходит наряду с концентрацией углеводов, которая в районе стока достигает $0,23 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, а в кутовой части б. Круглой – $0,31 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. В этих же районах отмечено высокое содержание пигментов (табл. 4.15). Из приведенных материалов следует, что наибольшему антропогенному воздействию подвергаются районы стока в бухте п. Учкучевка и кут б. Круглой.

Таблица 4.15.

Содержание органического вещества в донных осадках и некоторые морфологические параметры жаберного аппарата моллюсков (2002–2005 гг.)

Район	Углеводороды $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$	$C_{\text{орг.}} \%$	Пигменты, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$		Пигм. Индекс $C_{\text{кар.}}/C_{\text{хл.а}}$	<i>Ch. gallina</i>	
			$C_{\text{хл.а}}$	$C_{\text{кар}}$		N	$N/L_{\text{ж}}$
Ласпи	$0,08 \pm 0,02$	1,56	0,12	0,06	0,50	191	27
Круглая (вых)	$0,08 \pm 0,02$	2,68	1,68	0,22	0,13	211	27
Лисья	$0,05 \pm 0,01$	0,36	0,64	1,44	2,25	218	27
Карадагская	$0,06 \pm 0,01$	1,03	0,57	2,16	3,79	298	33
Учкучевка (сток)	$0,23 \pm 0,05$	2,84	12,30	4,45	0,36	306	45
Круглая (кут)	$0,31 \pm 0,06$	2,64	1,70	0,23	0,13	331	48

Примечание: $L_{\text{ж}}$ – длина жаберного аппарата (мм), N – число жаберных филламентов в 1 жаберной пластинке, $N/L_{\text{ж}}$ – число филламентов на 1 мм жаберной пластинки, $C_{\text{хл.а}}$ – хлорофилл А, $C_{\text{кар}}$ – каротиноиды

Так же как в случае с другими объектами исследования, при практически не изменяющейся длине жаберного аппарата, изменяется число жаберных филламентов. Значение $N/L_{\text{ж}}$ увеличивается с уровнем загрязнения района. У *Ch. gallina* из б. Ласпи $N/L_{\text{ж}} = 27$, а в районе стока в б. Учкучевка и кута б. Круглая – 45 и 48 (табл.4.14 и 4.15). Рост показателя $N/L_{\text{ж}}$ отражается на увеличении S_0 .

Как показал корреляционный анализ между значениями S_0 и концентрацией загрязнителей в донных осадках, наибольший коэффициент корреляции между S_0 и углеводородами ($r = 0,70$), пигментным индексом ($r=0,81$), а из тяжелых металлов - Cd ($r = 0,69$). Меньше всего показатель S_0 коррелирует с $C_{орг.}$ ($r = 0,40$), а с Cu, Pb, Cr, и Ni практически корреляция отсутствует ($r = 0,10$, $r = 0,13$, $r = 0,03$ и $r = -0,20$ соответственно).

Отмечены изменения показателя приведенной удельной поверхности жаберного аппарата S_0 одноразмерных особей *Ch. gallina* в зависимости от содержания в донных осадках таких металлов как Zn (рис. 4.20), Cu, Pb (рис. 4.21), Cd, Hg (рис. 4.22) и Cr, Ni (рис. 4.23).

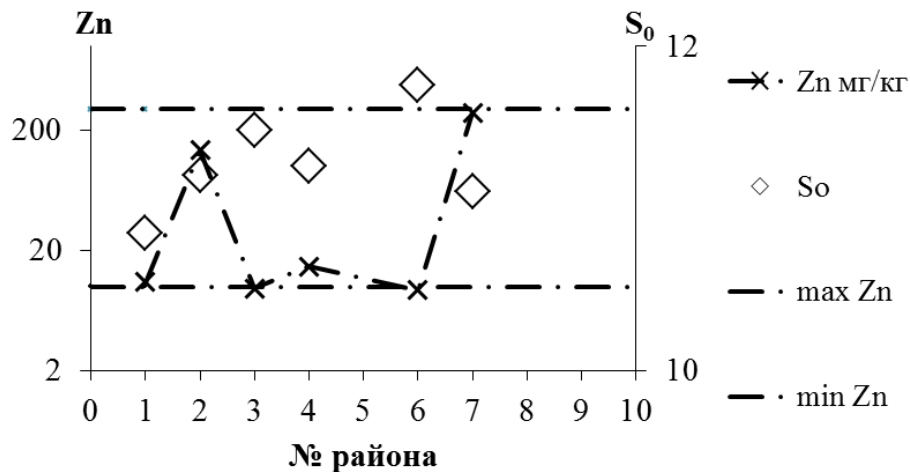


Рис. 4.20. Зависимость S_0 от содержания Zn ($\text{мг} \cdot \text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

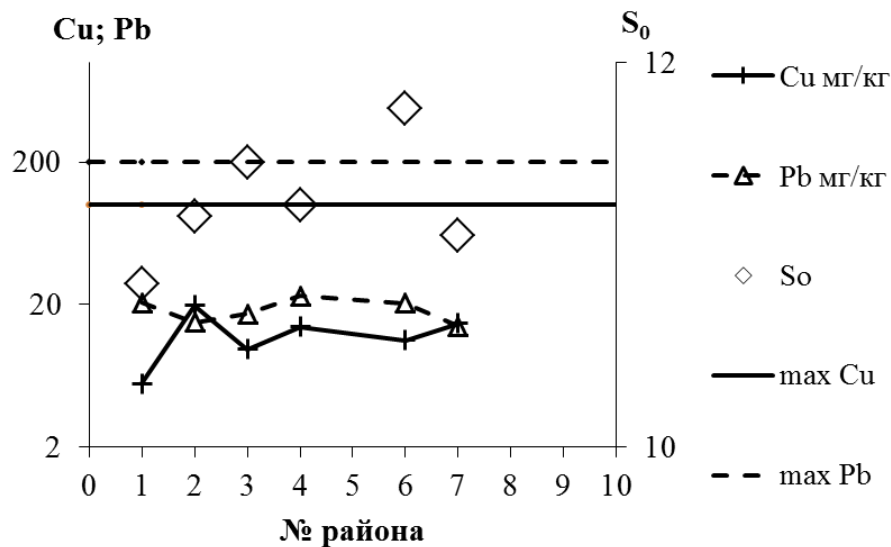


Рис. 4.21. Зависимость S_0 от содержания Cu ($\text{мг} \cdot \text{кг}^{-1}$) и Pb ($\text{мг} \cdot \text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

Как следует из рис. 4.20, наблюдается повышенное, по сравнению с остальными бухтами, содержание цинка в донных осадках б. Карадагская и б. Лисья (136,1 и 280,8 мг/кг соответственно), что, вероятно, отражается на скорости накопления данного металла в тканях моллюсков. Это, скорее всего, оказывает негативное влияние на организм двустворок и сказывается на увеличении степени рассеченности жабр моллюсков.

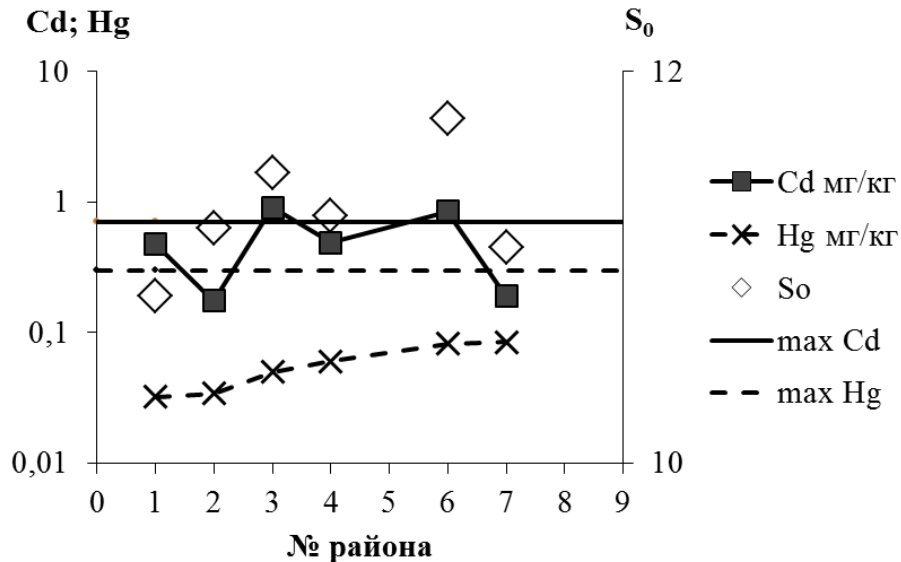


Рис.4.22. Зависимость S_0 от содержания Cd ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) и Hg ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках

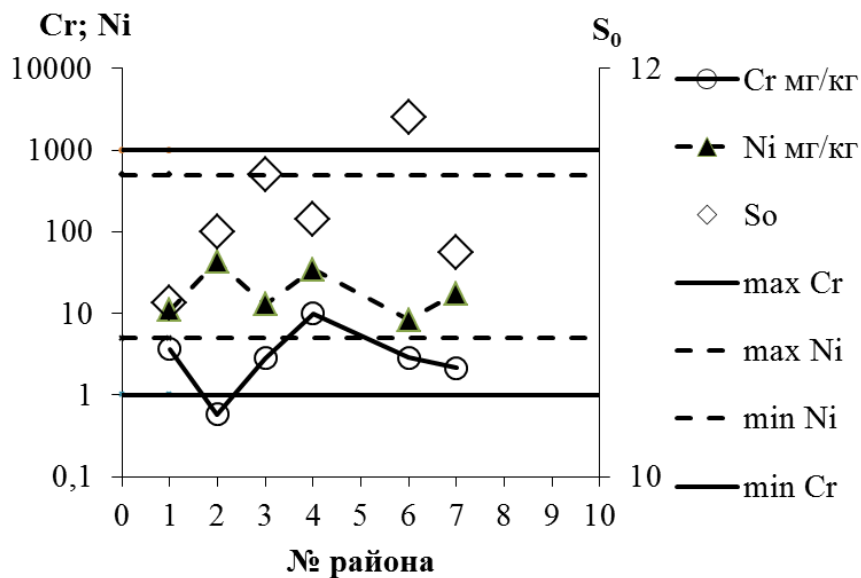


Рис. 4.23. Зависимость S_0 от содержания Cr ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) и Ni ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

В донных осадках б. Круглая, в целом наблюдалось превышение максимального содержания Cd, а в ее кутовой части содержание углеводов было выше, чем в районе выхода из нее (рис. 4.22). В районе стока (п. Учкучевка), бухтах Карадагская и Лисья содержание Cu, Zn и Ni выше, чем в кутовой части б. Круглая (рис. 4.20, 4.21 и 4.23), но при этом донные осадки последней в большей степени насыщены углеводородами (рис. 3.24). Показатель S_0 жабр *Ch. gallina* из этих трех бухт ниже (11,26, 11,2 и 11,1 соответственно), чем у моллюсков из кута б. Круглая (11,76).

По-видимому, высокое содержание тяжелых металлов в донных отложениях исследованных бухт оказывает не такое значительное влияние на структуру жаберного аппарата *Ch. gallina*, как углеводороды (рис. 4.24). Как уже ранее отмечалось, высокую чувствительность жаберного аппарата двустворчатых к действию углеводородов, можно объяснить тем, что этот орган первым вступает в непосредственный контакт с нефтяными углеводородами, которые воздействуют на его ткани, растворяя и повреждая их. В результате этого происходит нарушение газообмена [31].

Выявлено изменение S_0 жаберного аппарата *Ch. gallina* в связи с содержанием органики и пигментов в донных осадках районов исследования (рис. 4.24, 4.25, 4.26).

Анализ данных диаграмм дополняет ранее сделанные выводы о влиянии комплекса факторов среды на морфологические показатели жабр *Ch. gallina*. По мере увеличения степени загрязнения морских акваторий показатель S_0 у моллюсков возрастает и достигает максимума в кутовой части бухты Круглая. Степень рассеченности жаберного аппарата *Ch. gallina* из этой бухты на 8% выше, чем у моллюсков из относительно чистой бухты Ласпи. В б. Круглая моллюски длиной 18 мм имеют жабры с $S_0 = 11,76$ (содержание углеводов здесь достигает $0,31 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ донных осадков, а органического углерода – 2,64 %), тогда как в б. Ласпи содержание углеводов – $0,077 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ донных осадков, $C_{\text{орг.}}$ – 0,56 % при той же длине моллюсков S_0 равна 10,85.

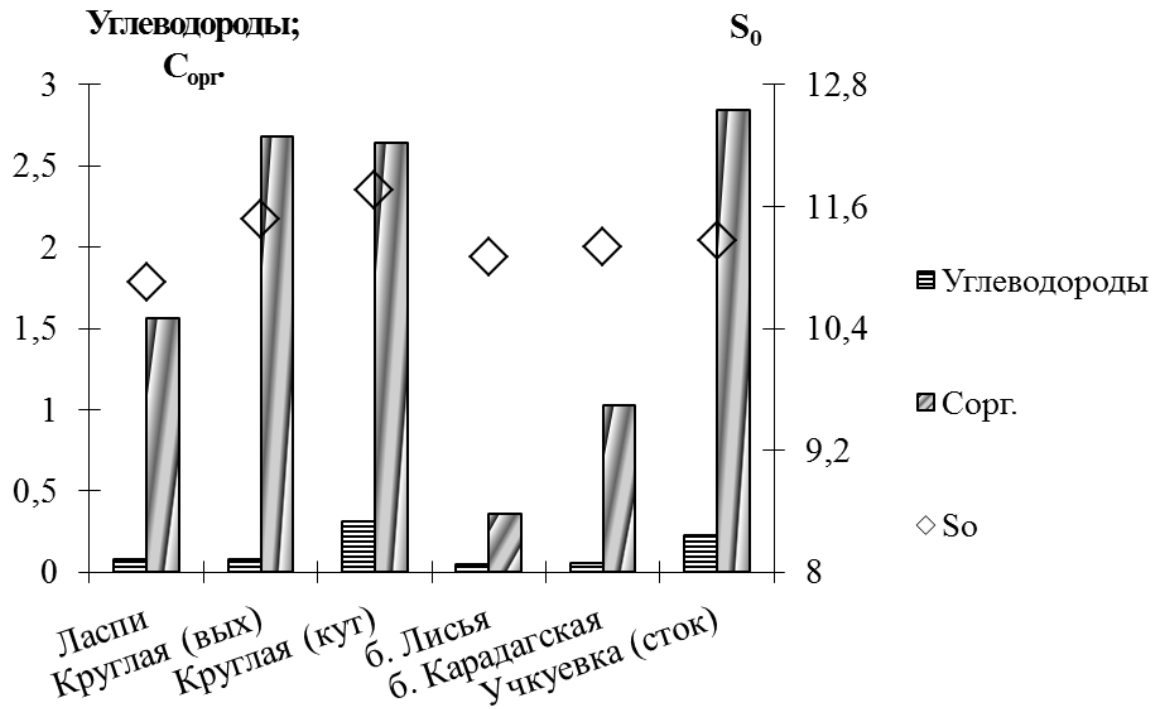


Рис. 4.24. Изменения показателя S_0 в связи с содержанием углеводов ($\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$) и $C_{\text{орг.}}$ (%) в донных осадках.

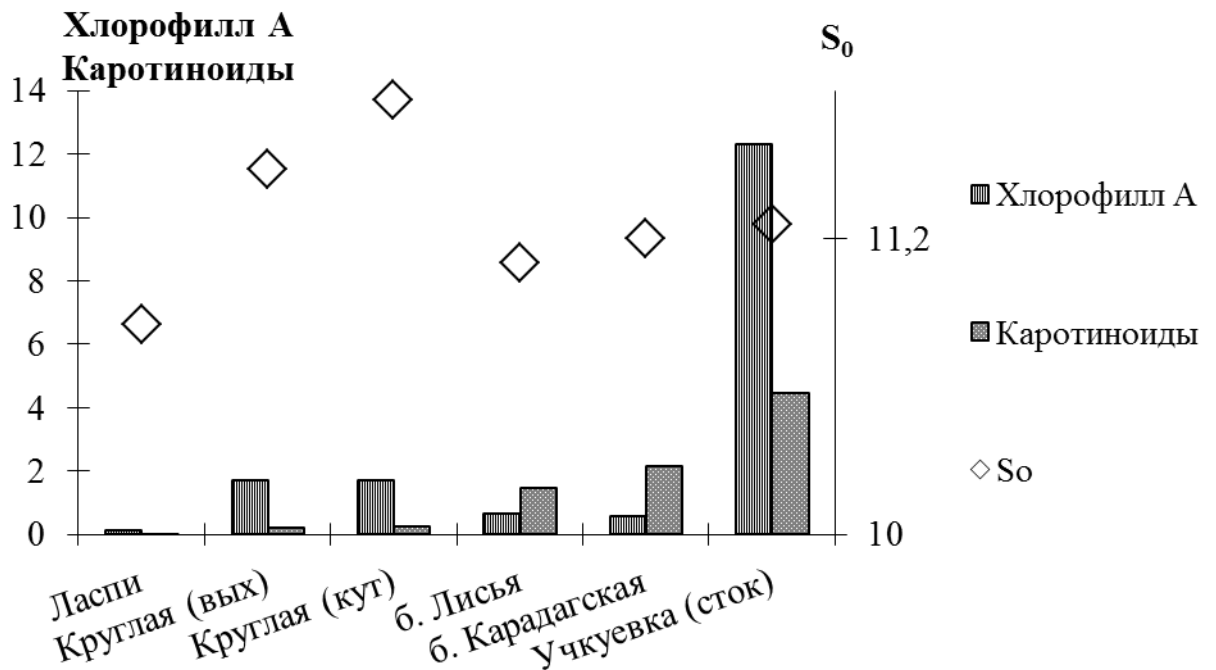


Рис. 4.25. Изменения показателя S_0 в связи с содержанием хлорофилла А ($\mu\text{г}\cdot\text{г}^{-1}$) и каротиноидов ($\mu\text{г}\cdot\text{г}^{-1}$) в донных осадках.

Показатели S_0 у моллюсков из б. Ласпи имеют достоверные отличия с таковыми у двустворок из кутовой части б. Круглая ($t_s = 2,95$, $p < 0,05$).

Так же, как и в случае с *M. galloprovincialis*, наблюдается увеличение S_0 с ростом концентрации загрязняющих веществ в донных осадках.

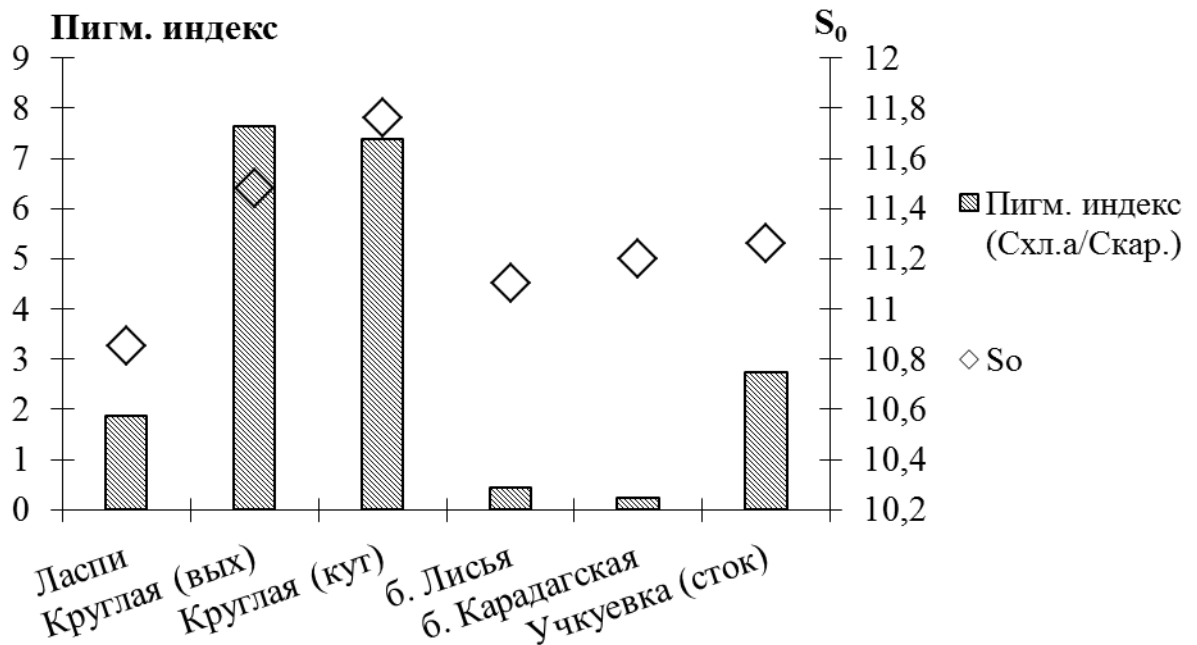


Рис. 4.26. Изменения показателя S_0 в связи со значением пигментного индекса.

В результате исследований развития жаберной поверхности *Ch. gallina* разных размерных групп из разных по степени загрязнения бухт Крыма выявлено, что для всех размерных групп моллюсков значения показателя S_0 были максимальными в бухте Камышовая (рис. 4.27). Как и следовало ожидать, минимальные значения показателей приведённой удельной поверхности жабр были отмечены у моллюсков, обитающих в наименее загрязненной бухте Ласпи (табл. 3.1 и 4.14). Линии регрессии, отражающие зависимость показателя S_0 от L и условий среды обитания моллюсков, находятся на графике между этими двумя крайними позициями, что соответствует промежуточному уровню загрязнения (сток у п. Учкучевка). Показатель S_0 моллюсков из бухты Ласпи и из бухт Лисья, Карадагская достоверно не отличаются ($t_s = 0,07$ и $0,23$ соответственно, $p > 0,05$). Рост

значений S_0 в наиболее загрязненных районах происходит за счет увеличения длины жаберных филламентов на 4 – 5 % и большей плотности их расположения на осевом стержне.

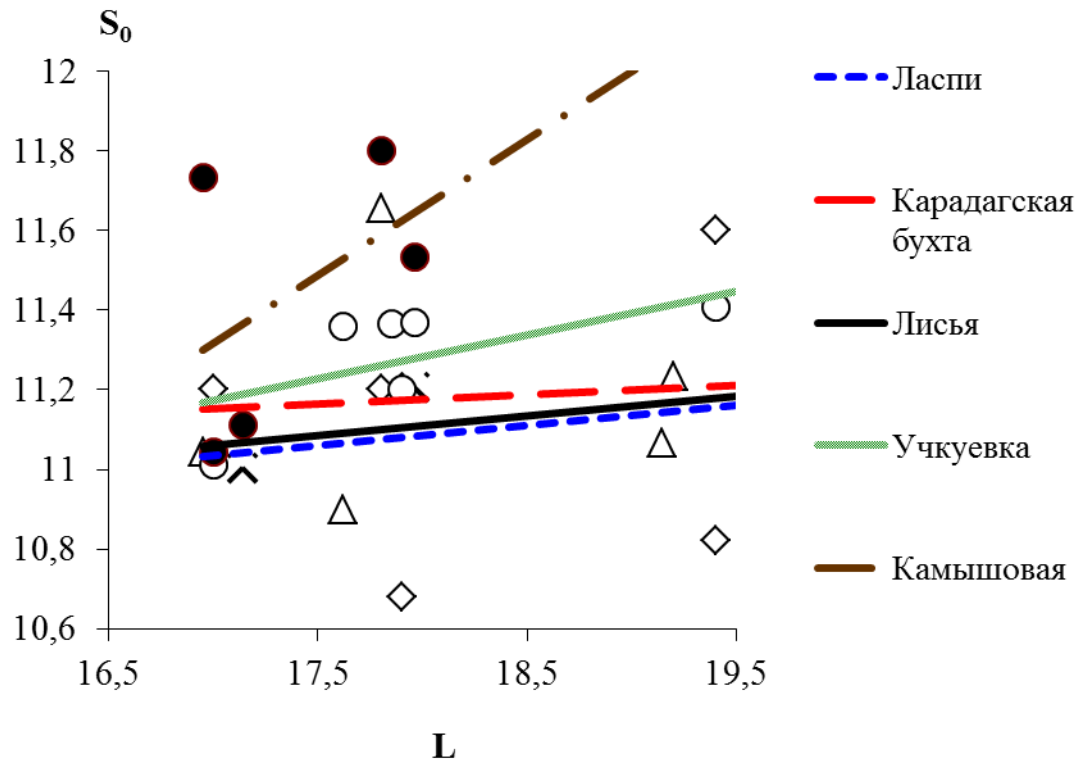


Рис. 4.27. Зависимость показателя степени расщепленности (S_0) от длины раковины (L) *Ch. gallina* L.

В результате изучения морфофизиологического отклика представителей зообентоса на изменения условий среды можно заключить, что с увеличением загрязненности района исследования линия регрессии развития жаберной поверхности *Ch. gallina* располагается выше контрольной (б. Ласпи), достигая максимального уровня у моллюсков из б. Камышовая.

При этом наблюдается заметная разница в биохимических показателях жабр моллюсков – $C_{л}$, $C_{к}$ (табл. 4.16). Происходит снижение $C_{к}$ более, чем в 7 раз, и $C_{л}$ – в 5,3 раза у *Ch. gallina* из наиболее загрязненной бухты Камышовая по сравнению с моллюсками из условно чистой б. Ласпи. При сравнении показателей $C_{б}$, $C_{у}$, $C_{л}$ и $C_{к}$ для венусов из б. Камышовая (порт) с контрольным (б. Ласпи) получены достоверные отличия ($t_s = 5,23, 3,07, 7,69$ и $5,28$ соответственно, $p < 0,05$). Как и у ранее рассмотренного *M.*

galloprovincialis, снижение этих показателей можно объяснить влиянием абиотических факторов среды на метаболизм *Ch. gallina*.

Таблица 4.16.

Биохимические и физиологические характеристики жаберной ткани *Ch. gallina* L из бухт с разным уровнем загрязнения.

Район	C _б %	C _у %	C _к %	C _л %
Б. Ласпи	19,3	74	0,058	3,7
Б. Лисья	19,0	74	0,043	3,5
Карадаг (пляж Биостанции)	17,8	71	0,038	2,7
Б. Учкюевка	17,4	69	0,022	2,4
Б. Камышовая (порт)	16,8	66	0,008	0,7

Примечание: C_к - концентрация каротиноидов; C_б – белков; C_у – углеводов; C_л -липидов.

В предыдущем разделе уже упоминалось, что прирост жаберной поверхности в загрязненных акваториях в 1,5 раза опережает прирост линейных размеров раковины двустворчатого, и что такая ростовая диспропорция приводит к предельной нагрузке на физиологический аппарат моллюска. В естественных местообитаниях при долговременном воздействии токсикантов на *Ch. gallina* наблюдается снижение в тканях моллюсков содержания каротиноидов и липидов.

Регрессионным анализом выявлено, что с увеличением загрязненности акватории степень рассеченности жаберной поверхности *Ch. gallina* возрастает, достигая максимального уровня у моллюсков в районах с худшими показателями качества морской среды.

При длительном антропогенном прессе у *Ch. gallina* отмечаются такие же морфологические изменения жаберного аппарата, что и у *M.*

galloprovincialis: происходит увеличение компактности расположения филаментов на осевом стержне, что приводит к значительному расширению рабочей поверхности жабр и, способствует увеличению интенсивности дыхания. Иными словами: в условиях, отличных от оптимальных, снижение рассмотренных биохимических характеристик моллюска должно компенсироваться увеличением площади поверхности жабр и количества жаберных филаментов, что находит отражение в росте приведенной удельной поверхности его жаберного аппарата. Этот механизм присущ и для других рассматриваемых нами представителей двустворчатых моллюсков-фильтраторов.

4.3. Морфологические показатели жаберного аппарата у *Cerastoderma glaucum* L. из разных по уровню загрязнения бухт.

Цель исследований – определить изменения габитуально-морфологических и физиолого-биохимических показателей жаберного аппарата двустворчатого моллюска *Cerastoderma glaucum* L в связи с экологическим состоянием среды его обитания, а также физиолого-биохимические ответные реакции этого моллюска в остром «токсикологическом» опыте.

На основании анализа исследованного комплекса токсикантов в донных грунтах (табл. 3.1 и рис. 3.1, 3.2, 3.3 и 3.4), бухту Южная можно назвать наиболее загрязнённой, что подтверждается литературными данными [71, 73]. Её донные осадки обогащены органическим углеродом (5,27%), накопление которого происходит наряду с концентрацией хлороформных битумоидов, которые достигают $2,73 \text{ г} \cdot 100\text{г}^{-1}$ (табл.3.1). В то же время, донные осадки районов выхода из бухты Казачья и выхода из бухты Круглая характеризуются низким содержанием хлороформного битумоида (0,06 и $0,04 \text{ г} \cdot 100\text{г}^{-1}$ соответственно) и тяжелых металлов, что предполагает слабое токсическое воздействие на *C. glaucum*.

При сравнении габитуально-морфологических показателей *C. glaucum*, обитающих в указанных выше районах, наблюдаются те же изменения как у рассмотренных ранее *M. galloprovincialis* и *Ch. gallina*: а) значения показателей D/L, D/H и H/L не выходят за пределы нормы, выявленной А. А. Драголи [31]; б) с увеличением загрязнения района габитус створок достоверно не отличается, но изменяется N; в) в пессимальных условиях обитания отмечен рост показателя S_0 жаберного аппарата; г) нарушения пропорций раковины могут быть связаны с изменением N и S_0 жабр моллюсков в зонах загрязнения (табл. 4.17).

Ранее уже указывалось, что наряду с высокой концентрацией Cr и Ni ($60,22$ и $94,1 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$), донные осадки б. Южная насыщены такими металлами

как Hg, Zn, Pb и Cu, а концентрация органического углерода здесь достигает 3,52 %, углеводов – 1,58 мг·г⁻¹, в то время как условно чистая б. Казачья характеризуется более низким содержанием тяжёлых металлов в осадках. Однако донные осадки последней и б. Круглая обогащены органическим углеродом (2,84, 2,68 и 2,64 % соответственно), а содержание Cd, Pb и Hg превышает норму – как и во всех исследованных бухтах (табл. 4.18). Накопление органического углерода происходит наряду с накоплением углеводов. Содержание последних в осадках б. Казачья достигает 0,35 мг·г⁻¹, а в кутовой части б. Круглой – 0,31 мг·г⁻¹. В этих же районах отмечено высокое содержание пигментов (табл. 4.19).

Таблица 4.17.

Габитуально-морфологические характеристики *C. glaucum* из различных по уровню загрязнения районов.

Район	N	t _s	S ₀	t _s	Показатели раковины							
					L (мм)	t _s	D/L	t _s	D/H	t _s	H/L	t _s
Б. Казачья	1512	-	9,57	-	18,4	-	0,69	-	0,75	-	0,93	-
Б. Круглая (выход)	1960	2,99	10,5	6,03	18,7	0,06	0,70	0,08	0,78	0,52	0,90	0,41
Б. Круглая (кут)	2296	5,24	10,8	5,48	19,6	0,18	0,71	0,26	0,79	0,62	0,90	0,45
Б. Южная	2352	3,71	11,2	3,54	16,0	0,48	0,75	0,66	0,78	0,45	0,96	0,65

Примечание: L – длина, H – высота, D – ширина раковины, N – число жаберных филламентов, S₀ – приведенная удельная поверхность жаберного аппарата.

Из приведенных материалов следует, что наибольшему комплексному загрязнению подвергается б. Южная. В этой бухте у моллюсков отмечен максимальный показатель N. Значение N/L_ж так же увеличивается с уровнем загрязнения района. Так, у моллюсков из б. Казачья это отношение равно 31,

Таблица 4.18.

Содержание тяжелых металлов в донных осадках и некоторые морфологические параметры жаберного аппарата *C. glaucum* (2001-05 гг.)

Район	Тяжелые металлы, мг/кг							<i>C. glaucum</i>	
	Cd	Cu	Pb	Zn	Cr	Hg	Ni	N	N/L _ж
Казачья (выход)	0,26±0,08	3,51 ± 1,05	16,86± 5,06	7,37± 2,21	5,60± 1,68	0,07±0,02	1,84±0,55	189	31
Круглая (выход)	0,90±0,27	9,69± 2,91	17,12± 5,14	9,61 ± 2,88	2,81 ± 0,84	0,05 ± 0,01	12,87± 3,86	245	35
Круглая (кут)	0,84±0,25	11,20± 3,36	20,45 ± 6,13	9,28± 2,78	2,86±0,86	0,08±0,02	8,29± 2,49	287	37
Южная	3,09±0,93	414,43 ± 124,31	673,45 ± 202,03	146,90± 44,07	60,22 ± 18,07	7,85 ± 2,35	94,10± 28,23	294	45
Норма*	0,06	30	10	50	100	0,03	40	-	-
Предел обнаруж.	0,007	0,02	0,08	0,50	0,03	0,009	0,08	-	-

Примечание: L_ж – длина жаберного аппарата (мм), N – число жаберных филламентов в 1 жаберной пластинке, N/L_ж – число филламентов на 1 мм жаберной пластинки

*- по [107; 166]

а у моллюсков из б. Южная – 45 (табл. 4.18 и 4.19). С ростом показателя $N/L_{ж}$ связано и увеличение S_0 .

Таблица 4.19.

Содержание органического вещества в донных осадках и некоторые морфологические параметры жаберного аппарата моллюсков *C. glaucum* (2002–05 гг.)

Район	Углеводороды $мг \cdot г^{-1}$	$C_{орг.} \%$	Пигменты, $мкг \cdot г^{-1}$		Пигм. Индекс $C_{кар.}/C_{хл.а}$	<i>C. glaucum</i>	
			$C_{хл.а}$	$C_{кар}$		N	$N/L_{ж}$
Казачья	$0,35 \pm 0,07$	2,84	7,60	2,60	0,34	189	31
Круглая (выход)	$0,08 \pm 0,02$	2,68	1,68	0,22	0,13	245	35
Круглая (кут)	$0,31 \pm 0,06$	2,64	1,70	0,23	0,13	287	37
Южная	$1,58 \pm 0,32$	3,52	180,60	46,25	0,26	294	45

Примечание: $L_{ж}$ – длина жабр (мм), N – число жаберных филламентов в 1 жаберной пластинке, $N/L_{ж}$ – число филламентов на 1 мм жаберной пластинки, $C_{хл.а}$ – хлорофилл А, $C_{кар}$ – каротиноиды

Выявлены изменения показателя приведенной удельной поверхности жаберного аппарата S_0 одноразмерных ($L = 20 \pm 1$ мм) особей *C. glaucum* в зависимости от содержания Cd, Hg, (рис. 4.28), Cu, Pb (рис. 4.29), Zn (рис. 4.30) и Cr, Ni (рис. 4.31) в донных осадках исследованных бухт.

Определена корреляционная зависимость показателя S_0 от содержания тяжелых металлов в донных осадках. Наибольшая корреляция показателя S_0 найдена с такими металлами как Ni и Cd ($r = 0,70$ и $0,80$ соответственно), наименьшая - с Cr ($r = 0,60$).

В донных осадках б. Южная и б. Круглая наблюдалось превышение максимального содержания Cd (рис. 4.28). В этих же бухтах отмечены моллюски с более высоким показателем S_0 , чем у двустворок из б. Казачья. Сходная картина наблюдалась и в отношении Cr и Ni (рис. 4.31). При этом

содержание Ni в донных осадках б. Казачья было минимальным, в то время как в остальных бухтах колебалось в широких пределах – от минимальных до максимальных значений.

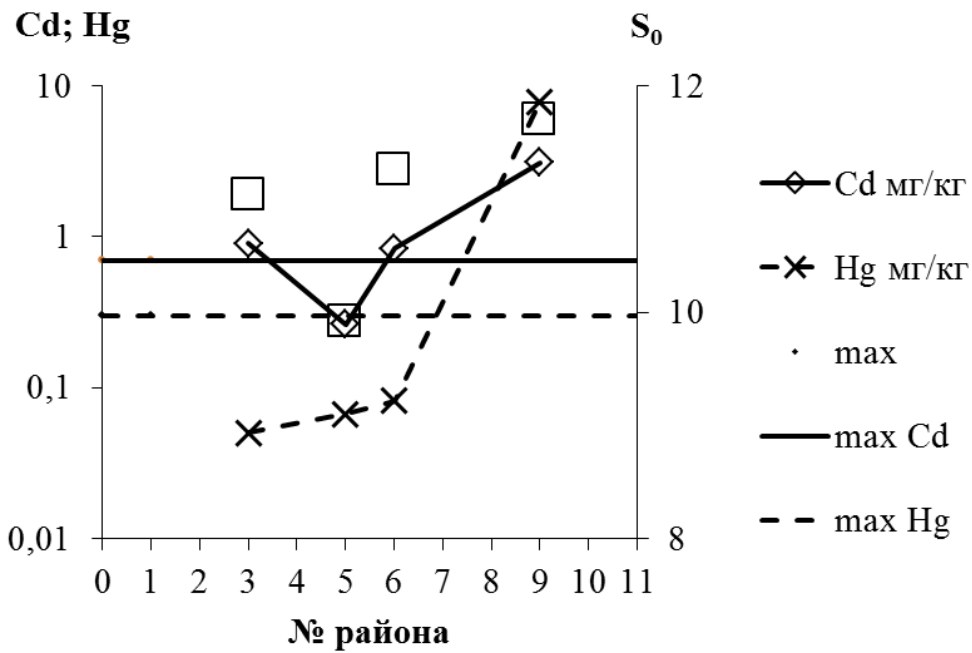


Рис. 4.28. Зависимость S_0 от содержания Cd ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) и Hg ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

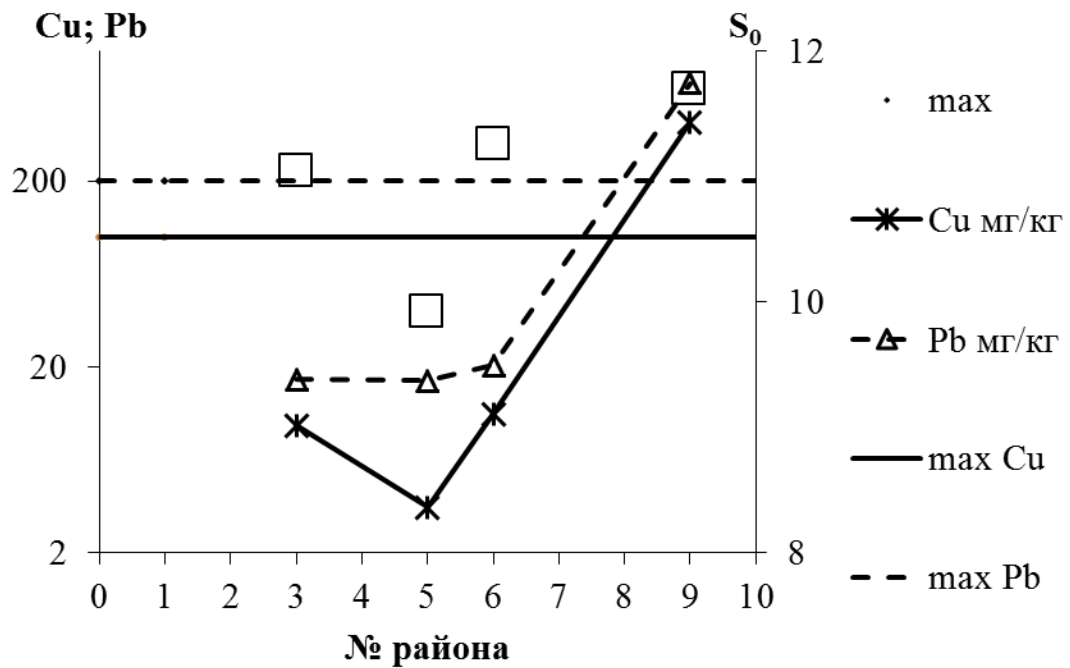


Рис. 4.29. Зависимость S_0 от содержания Cu ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$), Pb ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в донных осадках.

В отношении Zn (рис. 4.30) его содержание в донных осадках б. Южная (146,9 мг·кг⁻¹) значительно превышало таковое в донных осадках б. Казачья и б. Круглая, составляя 7,37, 9,61 и 9,28 мг·кг⁻¹ соответственно.

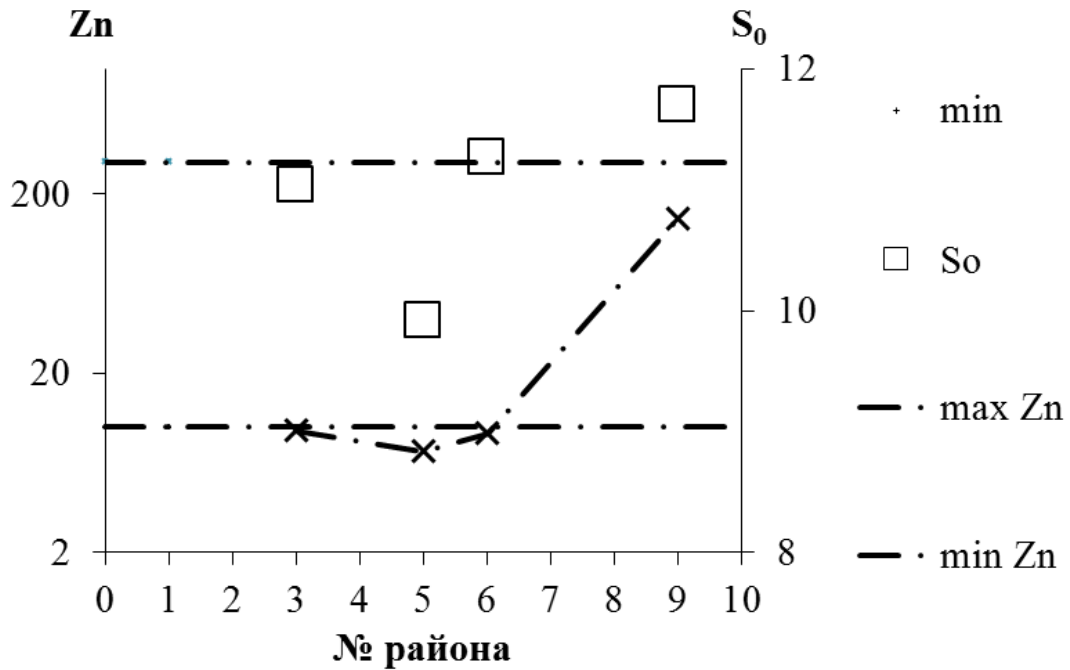


Рис. 4.30. Зависимость S_0 от содержания Zn (мг·кг⁻¹) в донных осадках.

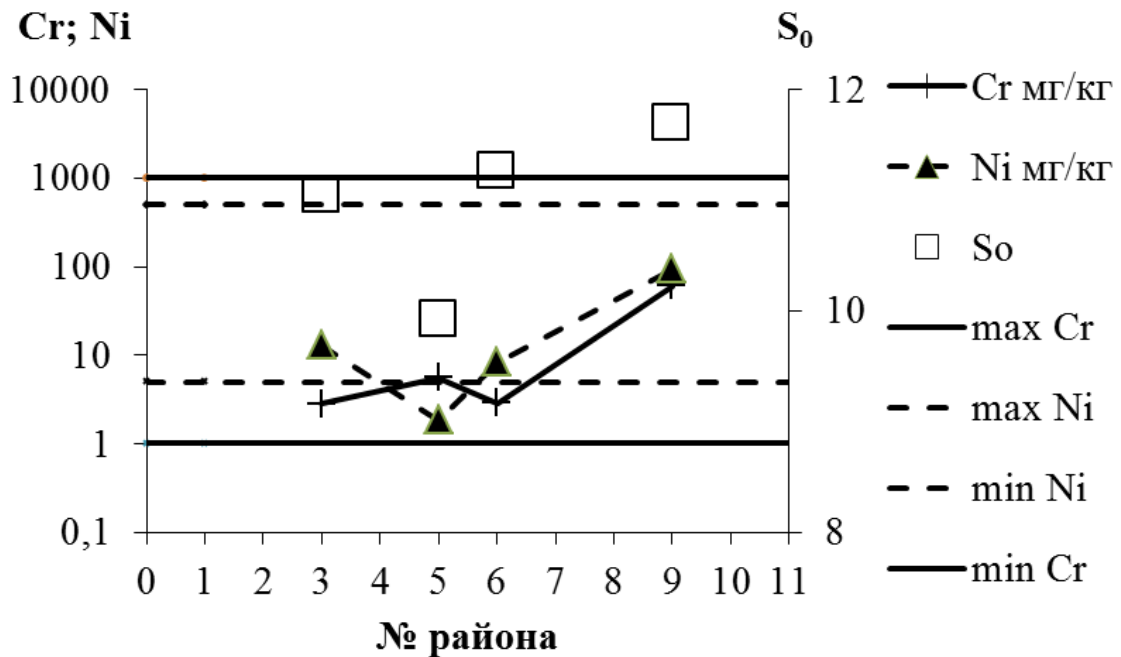


Рис. 4.31. Зависимость S_0 от содержания Cr (мг·кг⁻¹) и Ni (мг·кг⁻¹) в донных осадках.

Наряду с этим содержание Cd, Hg, Cu и Pb в донных осадках б. Южная выше максимально допустимых концентраций (рис. 4.28 и 4.29). При этом её донные осадки в большей степени, чем в остальных бухтах, насыщены углеводородами и $C_{\text{орг.}}$ (рис. 4.32). Нет сомнений в том, что эти загрязнители вкупе оказывают наибольшее негативное влияние на моллюсков из б. Южная, которое проявляется и на степени рассеченности их жабр: показатель S_0 жабр *C. glaucum* из этой бухты выше (11,7), чем у моллюсков из б. Казачья и б. Круглая (9,92, 11,04 и 11,26 соответственно).

Следует отметить, что изменения показателя S_0 жаберного аппарата *C. glaucum* согласуются и с содержанием органики и пигментов в донных осадках во всех районах исследования (рис. 4.32, 4.33, 4.34).

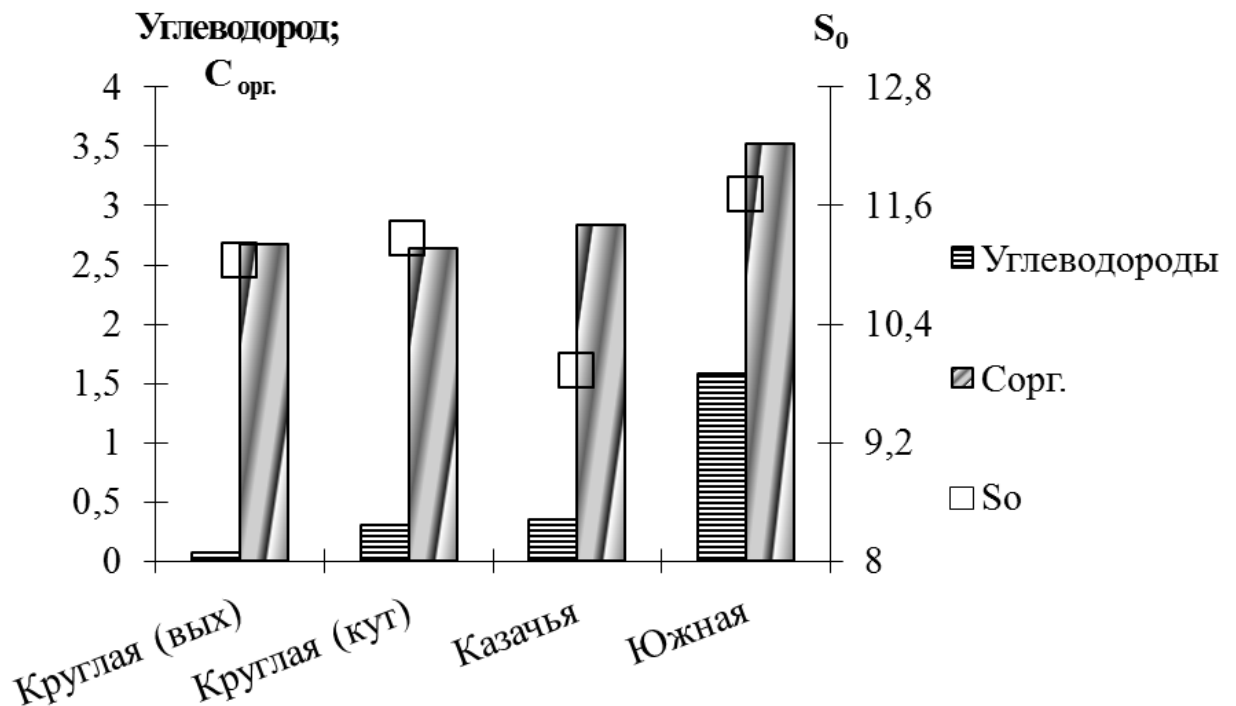


Рис. 4.32. Изменения показателя S_0 в связи с содержанием углеводородов (мг·г⁻¹) и $C_{\text{орг.}}$ (%) в донных осадках.

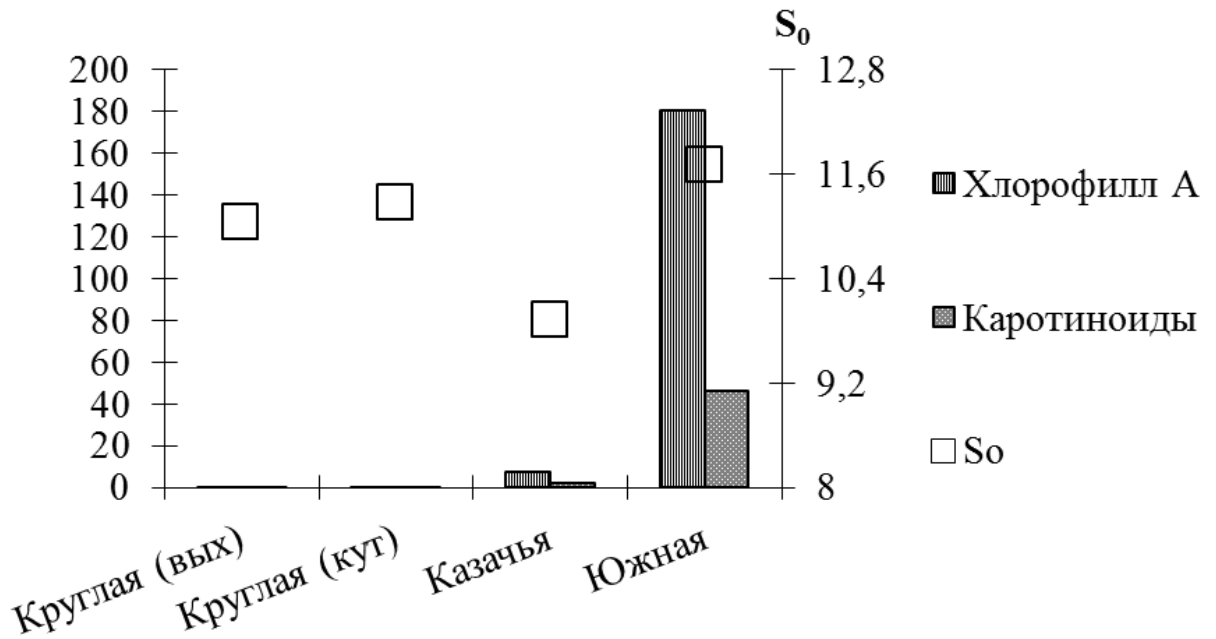


Рис. 4.33. Изменения показателя S_0 в связи с содержанием хлорофилла А ($\text{мкг}\cdot\text{г}^{-1}$) и каротиноидов ($\text{мкг}\cdot\text{г}^{-1}$) в донных осадках.

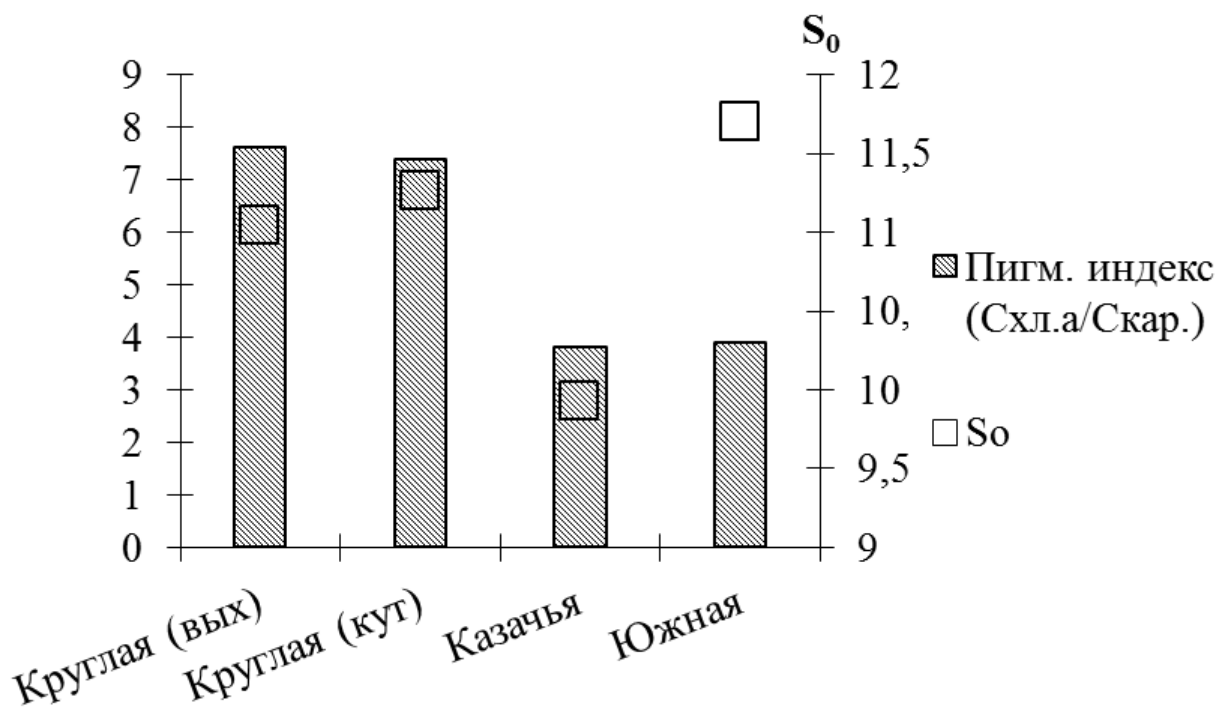


Рис. 4.34. Изменения показателя S_0 в связи со значением пигментного индекса.

Незначительная корреляция наблюдалась между S_0 жабр этого моллюска и содержанием в донных осадках углеводородов ($r = 0,56$) и содержанием пигментов (0,61). С пигментным индексом эта корреляция практически отсутствует ($r = 0,27$).

Степень рассеченности жаберного аппарата *C. glaucum* из этой бухты на 15% выше, чем у моллюсков из условно чистой бухты Казачья.

Так же, как у *M. galloprovincialis* и *Ch. gallina*, выявлена зависимость развития жаберной поверхности моллюсков *C. glaucum* разных размерных групп от экологического состояния районов их обитания (рис. 4.35).

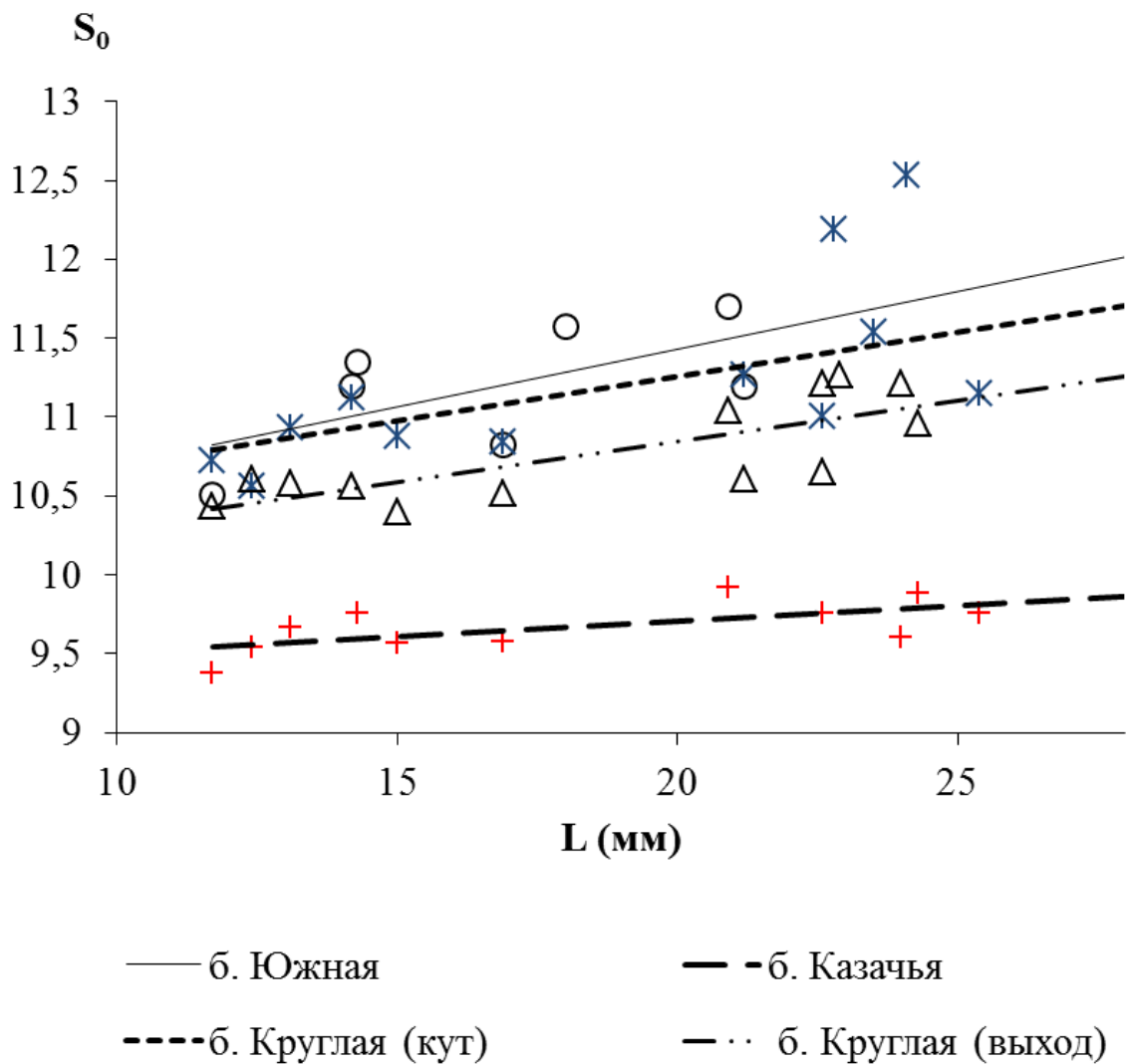


Рис. 4.35. Зависимость S_0 от длины раковины (L) у *C. glaucum*.

Из рис. 4.35 следует, что с увеличением загрязненности района линии регрессии, характеризующие развитие жаберной поверхности, располагаются значительно выше контрольной прямой (условно чистая бухта Казачья). Аналогичные тенденции были выявлены у *M. galloprovincialis* и *Ch. gallina*. Для всех размерных групп показатели S_0 максимальны в бухте Южная и кутовой части б. Круглая. Линии регрессии для остальных бухт разместились ниже этих двух позиций, занимая положение, обусловленное уровнем загрязнения.

Установлено, что S_0 и N достоверно отличаются у моллюсков контрольного (б. Казачья) и сравниваемого с ним наиболее загрязненного района (б. Южная) ($t_s = 3,54$ и $t_s = 3,71$ соответственно, $p < 0,05$). В бухте Южная *S. glaucum* с длиной раковины 21 мм имеют жабры с $S_0 = 11,70$ (содержание хлороформенных битумоидов здесь достигает $2,73 \text{ г}/100\text{г}$ донных осадков, а нефтяных углеводородов – $1307 \text{ мг}\cdot100\text{г}^{-1}$), а в бухте Казачья при той же длине $S_0 = 9,92$ (хлороформенных битумоидов – $0,1 \text{ г}\cdot100\text{г}^{-1}$ донных осадков, а углеводородов – $11 \text{ мг}\cdot100\text{г}^{-1}$). Рост значений S_0 в наиболее загрязненных районах происходит за счет увеличения длины жаберных филламентов на 5 - 6 % и большей плотности их расположения на осевом стержне.

Нужно так же отметить, что на выходе из бухт степень рассеченности жаберного аппарата моллюсков на 9 - 11% ниже, чем у моллюсков из кутовых частей бухт. В кутовой части бухты Круглая моллюски длиной 23 мм имеют жабры с $S_0 = 11,60$, а на выходе из бухты при той же длине - $10,96$. Физико-химические показатели донных осадков кутовой части бухты Круглая значительно отличаются от таковых в других исследованных бухтах. Так, содержание хлороформенных битумоидов здесь достигает $0,13 \text{ г}\cdot100\text{г}^{-1}$, а органического углерода - $1,98 \%$ [73].

Содержание каротиноидов в жабрах моллюсков, сформировавшихся в наиболее загрязненных и обедненных кислородом частях бухт, в $4,2 - 5,7$ раз ниже по сравнению с аналогичными показателями жабр моллюсков,

обитающих в относительно чистых районах ($t_s = 3,35$, $p < 0,05$) (табл. 4.20). Подобная тенденция отмечена и в отношении содержания в жабрах животных липидов ($t_s = 7,4$, $p < 0,01$), тогда как отличия в концентрации в них углеводов и белков недостоверны ($t_s = 1,75$ и $2,24$ соответственно, $p > 0,05$). Данные биохимических анализов позволяют судить о негативном влиянии внешних факторов на *C. glaucum* в условиях комплексного загрязнения.

Таблица 4.20.

Биохимические характеристики жаберной ткани *C. glaucum* из разных по экологическому состоянию районов

Район	C_b %	C_y %	C_k %	C_l %
Б. Казачья	19,5	72	0,028	6,1
Б. Круглая (выход)	18,4	67	0,027	5,8
Б. Круглая (кут)	17,8	67	0,016	4,3
Б. Южная	16,7	65	0,007	2,1

Примечание: C_l – концентрация липидов, C_k – концентрация каротиноидов, C_b – концентрация белков, C_y – концентрация углеводов.

Таким образом у этого моллюска наблюдалась такая же компенсаторная реакция, как у *M. galloprovincialis* и *Ch. gallina*: снижение биохимических характеристик компенсируется увеличением приведенной удельной поверхности жаберного аппарата животного.

Для выявления особенностей ответных реакций *C. glaucum* на токсическое влияние в лабораторных условиях были поставлены острые опыты, в которых действующим веществом являлся фенол (табл. 4.21).

Зона толерантности *C. glaucum* к фенолу лежит в пределах от $320 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ до $460 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. Его минимально летальная концентрация – $340 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, а средний процент выживаемости при содержании реагента в воде – $400 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. При сублетальных концентрациях фенола ($300 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) отмечено некоторое

повышение содержания каротиноидов в жаберной ткани моллюсков, что можно расценить как адаптивный ответ на интоксикацию. Такая фазовость реакции отмечена для C_k , тогда как C_l снижается с $C_\phi = 300 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$. После $C_\phi = 320 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$, по мере роста токсического воздействия, все биохимические показатели значительно снижаются, достигая минимальных значений при $C_\phi = 400 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$.

Таблица 4.21.

Ответные реакции *C. glaucum* на воздействие фенола

№ сосуда	C_ϕ , $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$	Выживаемость, %	C_k	C_l
1	0	100	0,29	6,2
2	300	100	0,32	6,0
3	320	100	0,27	5,4
4	340	90	0,21	5,0
5	360	80	0,17	4,7
6	380	60	0,16	4,2
7	400	50	0,12	4,0
8	420	30	0,12	3,4
9	440	10	0,11	3,2
10	460	0	-	-

Примечание: C_ϕ – концентрация фенола, C_l – концентрация липидов, C_k – концентрация каротиноидов.

Исходя из вышеизложенного по *C. glaucum*, можно сделать следующие заключения: а) морфометрические показатели жабр *C. glaucum* – N и S_0 – возрастают по мере увеличения степени загрязнения исследованных районов и достигают максимума у моллюсков из бухты Южная; б) в загрязненной б. Южная биохимические показатели жабр (содержание в них C_k и C_l) значительно снижаются, что свидетельствует о

сильных нагрузках внешних факторов на этого двустворчатого; в) с увеличением загрязненности районов исследования значения показателя развития жаберной поверхности *C. glaucum* увеличиваются по сравнению с таковыми у моллюсков из контрольной условно чистой б. Казачья, достигая их максимального уровня в наиболее загрязненной б. Южная; г) адаптивные реакции жаберного аппарата *C. glaucum* на рост уровня загрязнения морской среды подкрепляет предположение существования компенсаторного механизма, позволяющего двустворчатым моллюскам-фильтраторам увеличивать интенсивность работы дыхательного аппарата в пессимальных условиях за счет роста степени рассеченности жабр, выражающиеся в увеличении показателя S_0 ; д) в остром опыте выявлена фазовость в биохимических ответных реакциях *C. glaucum*, тогда как при длительном воздействии неблагоприятных условий все изученные показатели, вероятно, снижаются поступательно, по мере нарастания концентрации негативного реагента.

4.4. Морфологическая характеристика жаберного аппарата *Ostrea edulis* L. из б. Карадагская (Карадагский природный заповедник).

Известно, что к истощению мягких тканей моллюсков, уменьшению их висцеральной массы и размеров приводит загрязнение среды обитания [74, 124]. Многочисленные экспериментальные данные по взаимодействиям различных классов органических соединений с кальцитом и арагонитом показывают сильную адсорбцию растворенных органических веществ, снижающую активность поверхности гидробионтов [178].

С целью выявить габитуально-морфологические изменения раковины и жаберного аппарата *O. edulis* в связи с условиями среды обитания были изучены моллюски разных размерных групп из бухты Карадагская (в районе причального пирса), собранные с глубины 3 – 6 метров в последнюю декаду августа 1991 и 1992 гг.

Установлено, что показатели S_0 и N характеризуются большей достоверностью отличий у моллюсков с длиной раковины 47 и 54 мм ($t_s = 8,97$ и $4,64$, $p < 0,01$), чем таковые у моллюсков длиной 54 и 62 мм ($t_s = 2,25$ и $0,02$ соответственно, $p > 0,05$) (табл. 4.22).

Значение S_0 при увеличении длины раковин от 47 до 54 мм возрастает более, чем на 30 %, тогда как по мере роста её длины с 54 до 62 S_0 повышается лишь на 19%. Это свидетельствует о наиболее быстром развитии и дифференциации тканей жабр устриц в размерном диапазоне от 47 до 54 мм. Закладка новых жаберных филаментов, вероятно, прекращается, когда длина моллюсков достигает 54 мм. Площадь жабр наиболее интенсивно увеличивается при длине раковины от 54 до 62 мм – более чем на 46%, от 47 до 54 мм – около 40 %. Наибольший показатель приведенной удельной поверхности ($S_0 = 7,27$) отмечен для жабр устрицы с наибольшими габитуальными показателями ($L = 62$ мм; $D = 52,1$ мм; $H = 24$ мм).

Таблица 4.22.

Габитуально-морфологические показатели *Ostrea edulis* L. из бухты Карадагская (средние значения).

L (см)	D (см)	H (см)	D/L	D/H	H/L	S (см ²)	N	S ₀
4,7	10	4,19	0,21	0,24	0,89	3,7	7	4,25
4,96	1,12	4,48	0,23	0,25	0,90	4,75	10	5,4
5,44	1,31	4,57	0,24	0,29	0,84	6,3	11	6,28
6,2	2,4	5,21	0,39	0,46	0,84	10,8	11	7,27

Примечание: L – длина раковины, H – высота раковины, D – ширина раковины; H/L – вытянутость раковины, D/L – сагиттальная кривизна раковины, D/H – фронтальная кривизна раковины, S – площадь жабр; N – число жаберных филламентов; S₀ – показатель приведенной удельной поверхности жаберного аппарата.

Найдена корреляционная зависимость между габитуальными показателями раковины моллюсков и особенностями формирования их жаберного аппарата. Коэффициент корреляции (r) между показателями отношения высоты раковин к их длине (H/L) и S₀ равен 0,71; между D/H и S – 0,92; между S₀ и S – 0,91; между S₀ и N – 0,90.

Отмеченное сокращение численности *O. edulis* в районе Карадагского заповедника в период с 1991 по 1996 гг. можно объяснить тем, что устрица менее устойчива к влиянию таких факторов как мутность воды, гипоксия и высокий уровень эвтрофикации, чем более выносливая *M. galloprovincialis*, обитающая в местах с высоким уровнем загрязнения.

Сочетание факторов мутности воды и высокого уровня эвтрофикации приводит к интенсивному налипанию взвешенных частиц на адсорбционных поверхностях [95]. Было установлено, что количество осадка в Карадагской бухте на период исследований колебалось в пределах 0,3 – 0,7 г·л⁻¹. Ил, вероятно, засоряет жабры устрицы, вследствие чего у нее сильно затрудняется процесс фильтрации воды, что в свою очередь приводит к гипоксии и пищевому голоданию и, как следствие – к истощению

энергетических запасов организма. Это заключение согласуется с мнением других авторов, исследовавших энергетический обмен у двустворчатых моллюсков в условиях гипоксии [177]. Ими было показано, что скорость утилизации АТФ у олигосапробных видов, к которым относят и *O. edulis*, резко изменяется, что приводит к энергетическому истощению.

Имея маленькую степень рассеченности жабр (S_0 от 4,25 до 7,27), по сравнению с остальными рассматриваемыми морскими двустворчатыми, устрица, возможно, в большей степени подвержена пессимальному влиянию выше указанных факторов среды, вплоть до летального исхода. При их продолжительном неблагоприятном влиянии у моллюсков этого вида могли происходить такие же морфофизиологические и биохимические изменения организма, как у ранее рассмотренных двустворок.

В 1994 г. этот вид был занесен в Красную книгу Украины, в связи с чем сбор этого моллюска для лабораторных исследований был запрещен. В дальнейшем в данном районе нами проводились визуальные наблюдения – вплоть до 1999 года. Полное исчезновение этого вида из б. Карадагская, зафиксированное нами, скорее всего, объясняется высоким уровнем загрязнения и эвтрофированием среды, носящих постоянный характер.

4.5. Морфологическая характеристика жаберного аппарата *Unio stevenianus* Krenick в условиях Крымских рек Чёрная и Кача.

Являясь фильтратором, *U. stevenianus*, выполняет важную функцию в трансформации вещества и конденсации взвеси из речной воды. Гемоглобин жаберных филламентов переносит сульфиды к бактериальным симбионтам и поглощает аминокислоты из воды [21].

С целью выявления изменений в морфологии жабр перловиц *Unio stevenianus* Krenick в связи с условиями их обитания был проведен сравнительный анализ показателей S_0 жаберной поверхности перловиц разных размерных групп из разных по экологическому состоянию районов р. Черная. Выявлено, что значения S_0 у моллюсков из района 4 выше значений S_0 у моллюсков из района 1 (рис. 4.36).

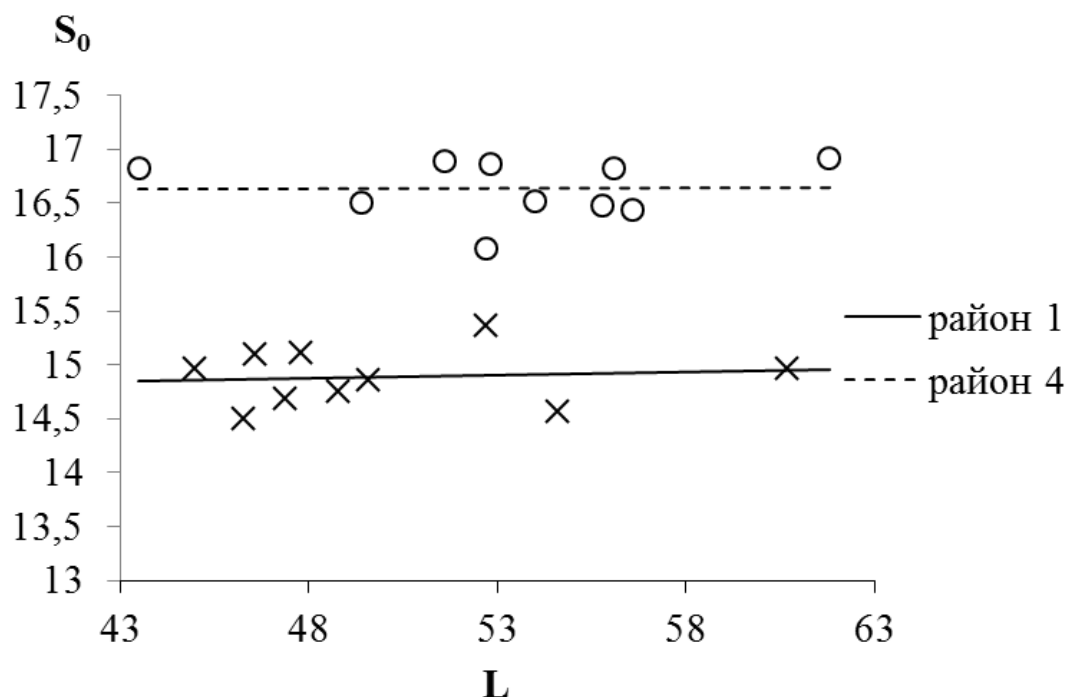


Рис. 4.36. Зависимость приведенной удельной поверхности жаберного аппарата от длины раковины L (мм) у *U. stevenianus* из разных районов р. Черная.

По мере снижения концентрации кислорода в воде и увеличения концентрации биогенов (и соответственно эвтрофирования) показатель S_0 возрастает, достигая значения 16,6 в районе 4. Он достоверно отличается от S_0 жабр моллюсков из района 1 ($t_s = 4,85$, $p < 0,001$). У *U. stevenianus*, так же как у морских двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis*, *Ch. gallina* и *C. glaucum*, рост значений S_0 в наиболее загрязненных районах происходит за счет увеличения длины и плотности расположения жаберных филламентов.

Увеличение концентрации фосфора в воде и углерода в донных осадках, а также уменьшение размера составляющих осадок частиц свидетельствуют о значительной эвтрофикации и заилении р. Черная (табл. 3.2)

Изменения условий среды сказываются как на габитуально-морфологических, так и на биохимических показателях перловицы (табл. 4.23): а) размерно-весовые характеристики максимальны для моллюсков, собранных в условно чистом районе 1; б) результаты биохимического анализа свидетельствуют о некотором увеличении концентрации белков и углеводов в мягких тканях моллюсков и подавлении синтеза липидов и каротиноидов, обладающих антиоксидантными свойствами по мере роста эвтрофикации. Наряду с этим, в жаберной ткани моллюсков определялись продукты ПОЛ – гидроперекиси липидов и МДА (табл.4.24). В норме количество продуктов ПОЛ находится под контролем антиоксидантной системы и на стационарно низком уровне. При действии на организм неблагоприятных факторов различной природы количество продуктов ПОЛ возрастает и может служить характеристикой состояния живых организмов. Из таблицы следует, что уровень образования продуктов ПОЛ в жаберной ткани моллюсков из всех исследованных районов практически одинаков. Так как реакции ПОЛ являются частью механизма обратимых изменений внутриклеточных структур при долговременной адаптации [69], логично предположить, что у моллюсков, отличающихся морфологическими

характеристиками, процессы ПОЛ в жабрах стабилизировались и стали оптимальными для мест их обитания.

Таблица 4.23.

Некоторые морфофизиологические характеристики *U. stevenianus* из разных участков реки Черной (средние значения для размерной группы с L от 48 до 53 мм)

Район	H/L	$m_{T+M.Ж.}/L$	Концентрация (на сухой вес)							
			$C_б, \%$		$C_у, \%$		$C_л, \%$		$C_к, \%$	
			Ж	ГП	Ж	ГП	Ж	ГП	Ж	ГП
1	0,71	0,91	7,0	23,3	70,9	64,2	12,2	11,9	8,0	7,3
2	0,63	0,52	7,9	23,1	79,1	66,4	11,7	9,2	7,7	7,0
3	0,63	0,64	10,4	23,2	78,7	68,2	10,3	7,7	7,2	6,4
4	0,68	0,66	14,0	23,2	79,9	70,0	6,0	6,7	6,1	5,3

Примечание: H/L - отношение высоты створок моллюсков к их длине; $m_{T+M.Ж.}/L$ - отношение массы моллюсков с мантийной жидкостью к длине их створок; $C_л$ - концентрация липидов, $C_к$ - концентрация каротиноидов, $C_б$ - концентрация белков, $C_у$ - концентрация углеводов.

Морфофизиологическая пластичность жабр *U. stevenianus*, выражающаяся в увеличении степени их рассеченности при снижении концентрации липидов и каротиноидов, позволяет моллюскам адаптироваться к районам обитания с пониженным содержанием кислорода в воде и повышенным содержанием биогенов.

Очевидно, что увеличение степени рассеченности жабр в эвтрофированной части реки компенсирует снижение важнейших физиологических параметров. Кроме того, отмечено, что продуктивность перловицы в нижнем течении реки увеличивается в 1,5 раза, что соответствует стратегии выживания вида [88].

В соавторстве с О.И. Оскольской и О.А. Болтачевой впервые были

получены данные об основных популяционных характеристиках и биохимическом составе жаберных тканей этого вида двустворчатых из реки Кача.

Таблица 4.24.

Количество гидроперекисей липидов (ГП) и МДА в жаберной ткани *U. steverianus* (по [89])

Район	Белок ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сыр. веса)	ГП ($\text{D}_{480} \cdot \text{мг}^{-1}$ белка)	МДА ($\text{D}_{532} \cdot \text{мг}^{-1}$ белка)
1	54,54	5,95	0,035
2	65,03	4,08	0,039
4	64,91	5,95	0,037

Сопоставив собственные данные (табл. 3.3) с литературными [70] можно заключить, что р. Чёрная является более благоприятным биотопом для перловицы, чем р. Кача.

Проанализировав рисунок, отражающий зависимость массы тела моллюсков с мантийной жидкостью ($m_{\text{T+M.Ж.}}$) от длины раковины L , можно отметить, что во всех размерных группах масса тела одноразмерных перловиц выше в р. Черной, причем эта разница возрастает после достижения длины 55 мм (рис. 3.37). Показатели $m_{\text{T+M.Ж.}}/L$ моллюсков из р. Черная свидетельствуют о достижении их максимальных значений у моллюсков размерной группы 55 – 65 мм ($m_{\text{T+M.Ж.}}/L = 0,407 - 0,701$ соответственно).

Исследованы размерно-весовые характеристики перловиц из рек Чёрная и Кача (рис. 4.38). Показатели у моллюсков из реки Чёрная значительно превышают таковые у перловиц из р. Кача во всех размерных группах. Можно предположить, что это связано с большей полноводностью и лучшим гидрологическим режимом р. Черной.

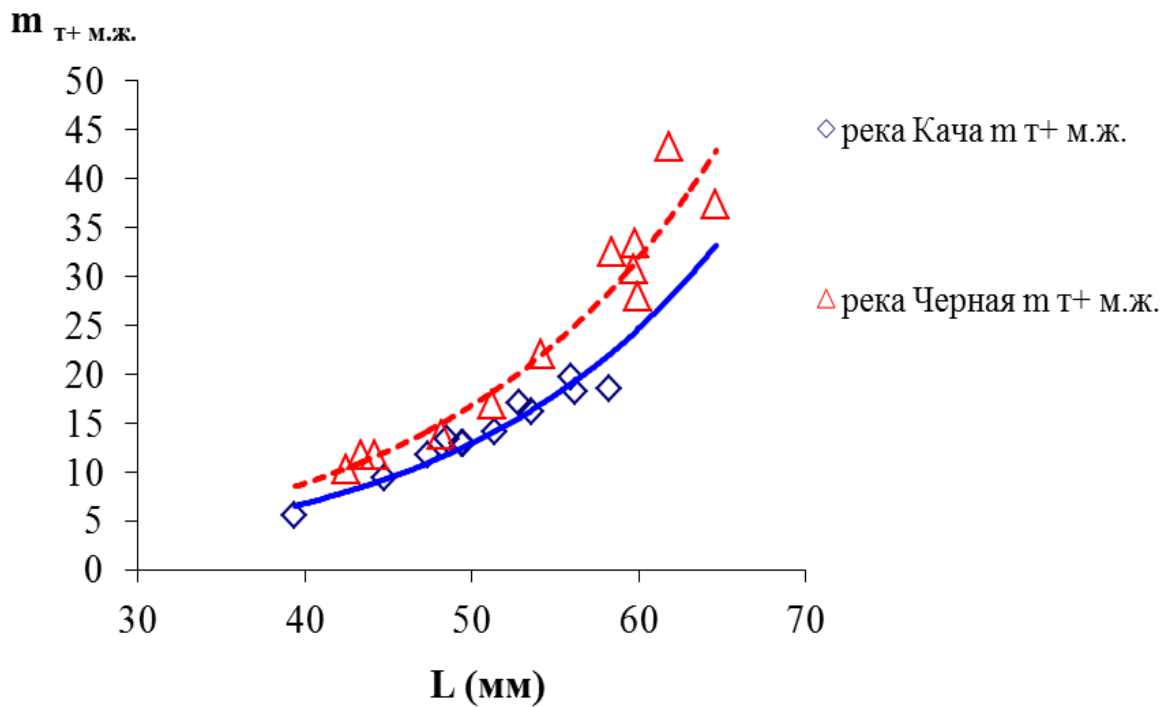


Рис. 4.37 Зависимость массы моллюсков с мантийной жидкостью от длины створок *U. stevenianus* из среднего течения рек Черная и Кача (2002 г., октябрь).

Обнаружены изменения показателя S_0 жабр у моллюсков разных размерных групп, обитающих в реках Чёрная и Кача (рис. 4.39). Эти показатели у моллюсков, обитающих в р. Кача выше, чем у двустворок из р. Чёрная ($t_s = 2,44$, $p < 0,05$). что подтверждает полученные ранее данные [85] о компенсаторном росте степени рассечённости жабр пресноводных двустворчатых моллюсков в условиях загрязнения.

Низкие биохимические показатели зарегистрированы у моллюсков из р. Кача, особенно в сравнении с таковыми у моллюсков из р. Черная (табл. 4.25). Значительны различия в содержании в жаберных тканях моллюсков веществ, обладающих антиоксидантными свойствами. В жабрах моллюсков из р. Черная содержание липидов в 15,3 раза, каротиноидов в 2,6 раза и углеводов в 1,8 раза ($t_s = 6,22$, 4,49 и 7,8 соответственно, $p < 0,001$) выше, чем таковое у моллюсков из р. Кача.

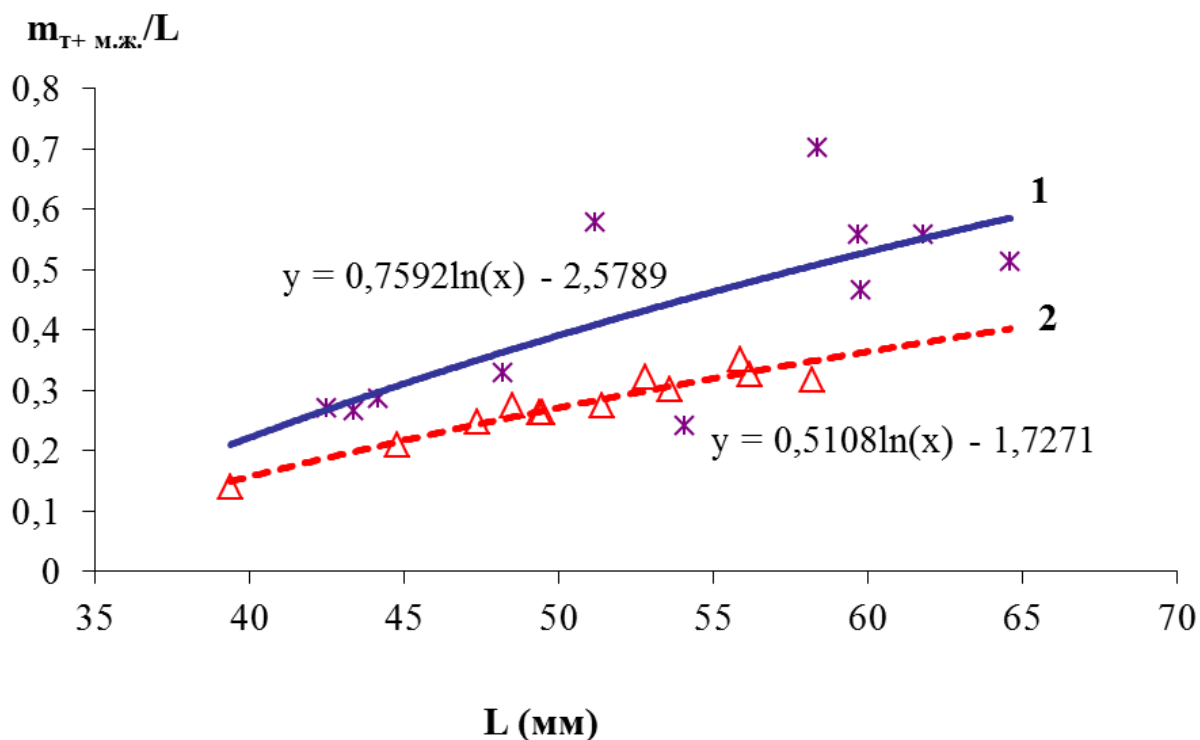


Рис. 4.38. Размерно-весовые характеристики *U. stevenianus* из среднего течения рек Чёрная (1) и Кача (2).

Увеличение степени рассечённости жаберного аппарата у моллюсков р. Кача, возможно, является компенсаторной реакцией, направленной на активизацию обменных процессов. Вероятно, меньшие размерно-весовые показатели моллюсков из р. Кача связаны с адаптацией к условиям загрязнения, в ходе которой значительная часть энергии расходуется на поддержание метаболических процессов.

Распространение перловицы Стевена в р. Чёрной ниже с. Хмельницкого лимитировано стоками с полей, а выше Чернореченского каньона – недостаточным количеством донного осадка и высокими скоростями течения реки (более $1.7 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$), тогда как в р. Кача основной ограничивающий фактор ареала – высокий уровень бытового загрязнения воды ниже Орловского моста. Размерно-весовые характеристики перловицы из среднего течения р. Чёрной превышают таковые у моллюсков из р. Кача. Морфофизиологическая пластичность жабр перловицы Стевена из р. Кача, выражающаяся в увеличении степени их рассечённости при снижении

концентрации липидов и каротиноидов, в сравнении с моллюсками из р. Чёрная, позволяет моллюскам адаптироваться к районам обитания с пониженным содержанием кислорода в воде и повышенным содержанием биогенов.

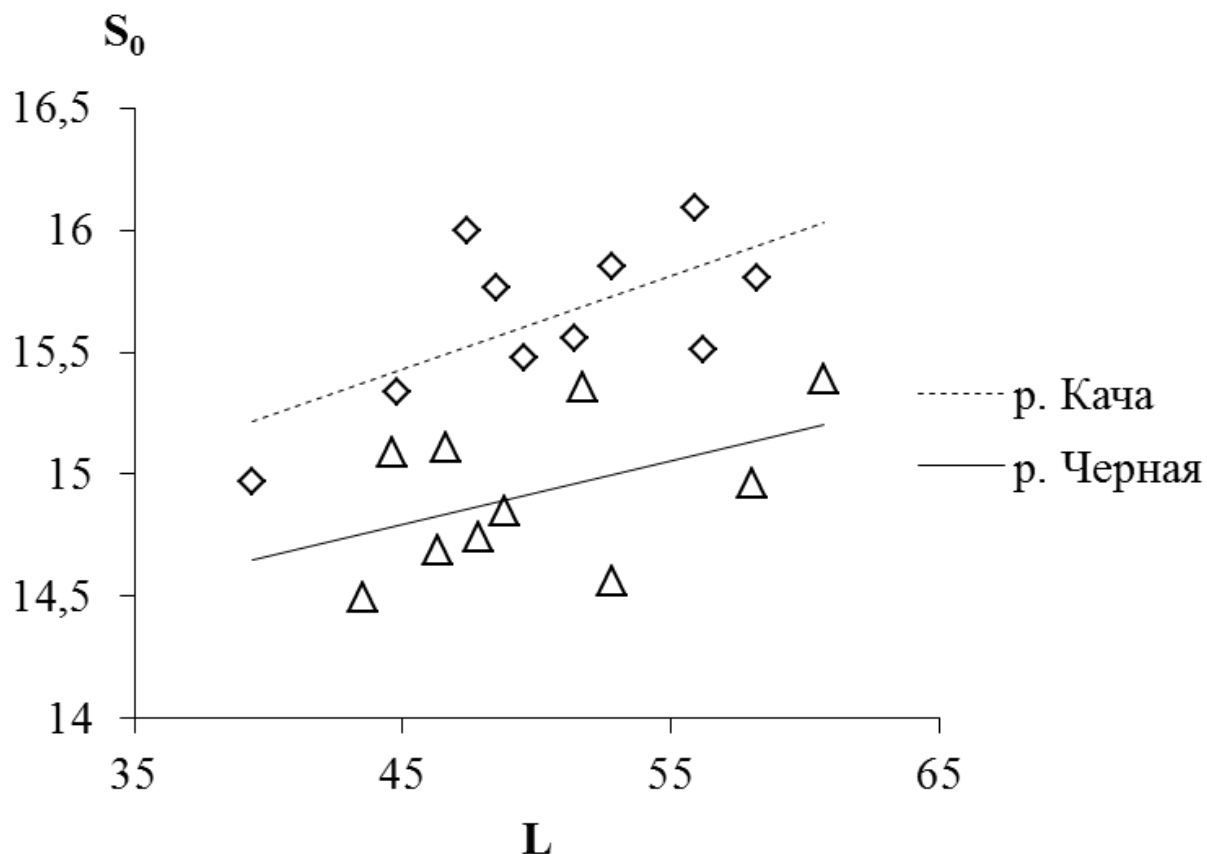


Рис. 4.39. Зависимость приведенной удельной поверхности жаберного аппарата от длины раковины L (мм) у *U. stevenianus* из р. Черная и р. Кача.

В данном случае также наблюдается рост показателей N и S_0 жабр моллюсков по мере увеличения содержания загрязняющих веществ в донных осадках. Это, как и в случае исследованных морских двустворок, может быть связано с адаптацией организмов к неблагоприятным условиям обитания, а изменения в морфологии жаберного аппарата *U. stevenianus* – с влиянием комплекса факторов, включающего в себя исходные загрязнители и продукты их реакции.

Таблица 4.25.

Морфофизиологические характеристики *U. stevenianus* из среднего течения рек Чёрная и Кача (октябрь 2002г., средние значения).

Район	Концентрация веществ (% сухого веса)				D/H	m _{T+M.ж} /H
	C _б	C _у	C _л	C _к		
р.Чёрная	7,0	70,9	12,2	8,0	0,71	0,91
р. Кача	7,5	38,9	0,8	3,1	0,61	0,49

Примечание: D/H - отношение ширины створок моллюсков к их высоте; m_{T+M.ж}/H - отношение массы моллюсков с мантийной жидкостью к высоте их створок.

Анализ данных, полученных для *U. stevenianus* разных размерных групп из отличающихся по состоянию загрязнения районов рек Крыма, позволяет заключить, что развитие жабр под влиянием загрязнителей происходит таким же образом, как у морских двустворчатых моллюсков: снижение основных биохимических характеристик (C_к, и C_л) компенсируется увеличением компактности расположения филаментов, приводящим к расширению рабочей поверхности жабр. При повышении степени рассеченности жаберного аппарата происходит рост S₀, что ведёт к нормализации интенсивности обменных процессов.

4.6. Морфологическая характеристика жаберного аппарата *Anodonta subcircularis* Clussin, *Anodonta stagnalis* Gmelin и перловицы *Unio pictorum* Linne в условиях реки Дунай и озёр вблизи г. Измаил.

С целью определения изменений в морфологических характеристиках жабр пресноводных моллюсков в связи с разными условиями среды обитания были проведены исследования S_0 жабр беззубок *Anodonta subcircularis* Clussin, *Anodonta stagnalis* Gmelin и перловицы *Unio pictorum* Linne из бассейна р. Дунай.

В литературе упоминается о депрессии дыхания и нарушении фильтрационной активности моллюсков при увеличении концентрации эмульсии топливной нефти в воде [29]. Увеличение компактности расположения филаментов приводит к расширению рабочей поверхности жабр *A. subcircularis*, *A. stagnalis* и *U. pictorum*, что, в свою очередь, ведет к наращиванию общей работы жаберного аппарата. Слабый водообмен, способствуя накоплению углеводородов в донных осадках и снижению концентрации кислорода, так же влияет на формирование органов дыхания как морских [67], так и пресноводных двустворчатых моллюсков [86].

Морфологические показатели моллюсков изменяются при разных концентрациях углеводородов в среде обитания (табл. 3.4).

Прослеживается рост показателей S_0 и N с повышением концентрации углеводородов в донных осадках исследуемых районов (рис. 4.40 (А, Б)).

По мере увеличения концентрации углеводородов в донных осадках наблюдается снижение важнейших физиологических показателей: наибольшим колебаниям подвержены концентрация липидов ($C_{л}$) и каротиноидов ($C_{к}$) (рис. 4.41 (А, Б)). Так, $C_{л}$ в жабрах изученных моллюсков снижается более чем в 2 раза при увеличении концентрации углеводородов в 2,4 раза. В наибольшей мере это снижение наблюдалось у *A. subcircularis* (в 2,6 раз). Почти в 2 раза в жабрах моллюсков из района 4 в сравнении с моллюсками из района 1 снижается концентрация каротиноидов, достигая

максимального уменьшения у *A. stagnalis*. Это согласуется с литературными

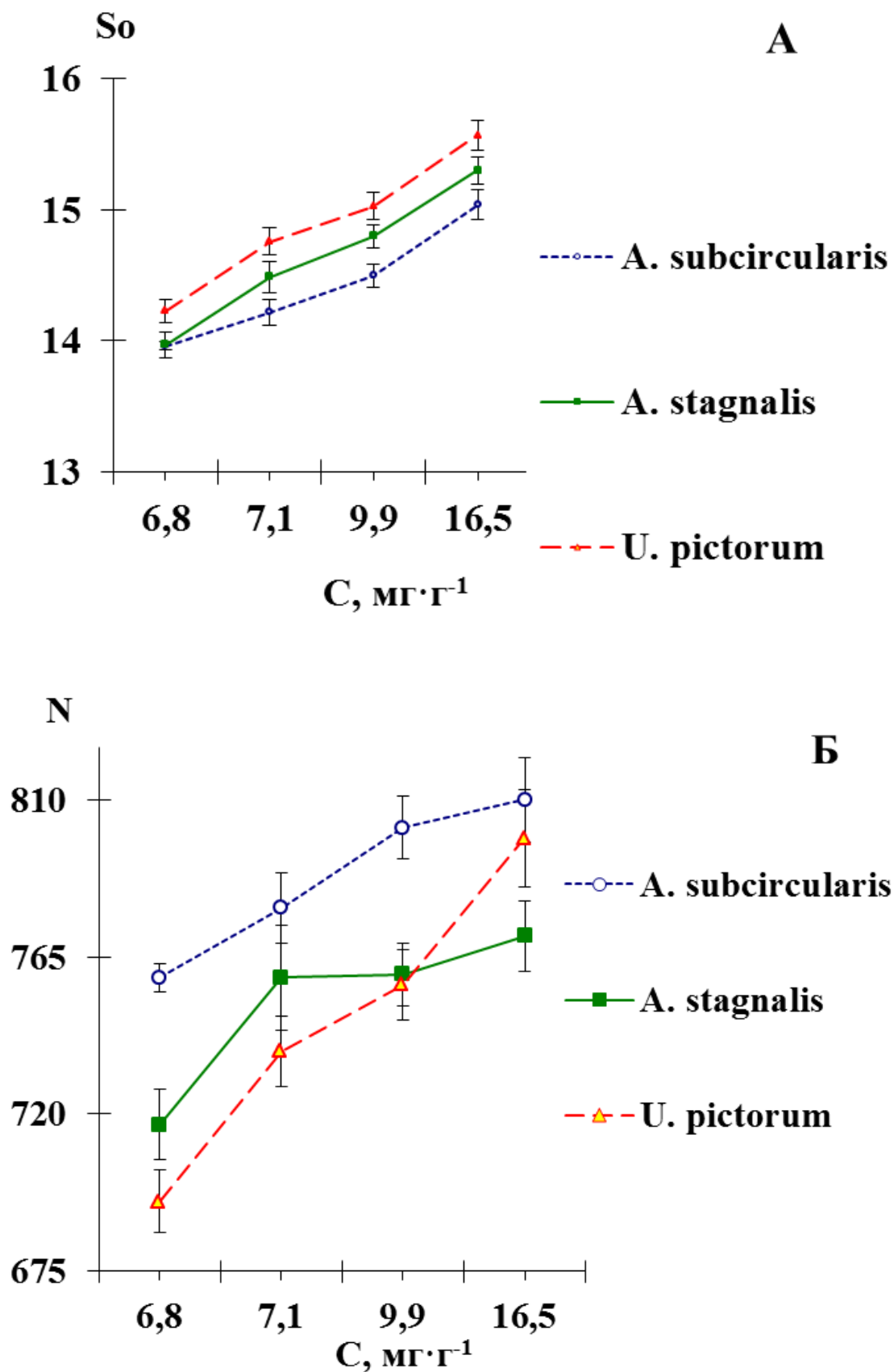


Рис. 4.40. Зависимость S_0 (А) и N (Б) от концентрации углеводов в донных осадках (С).

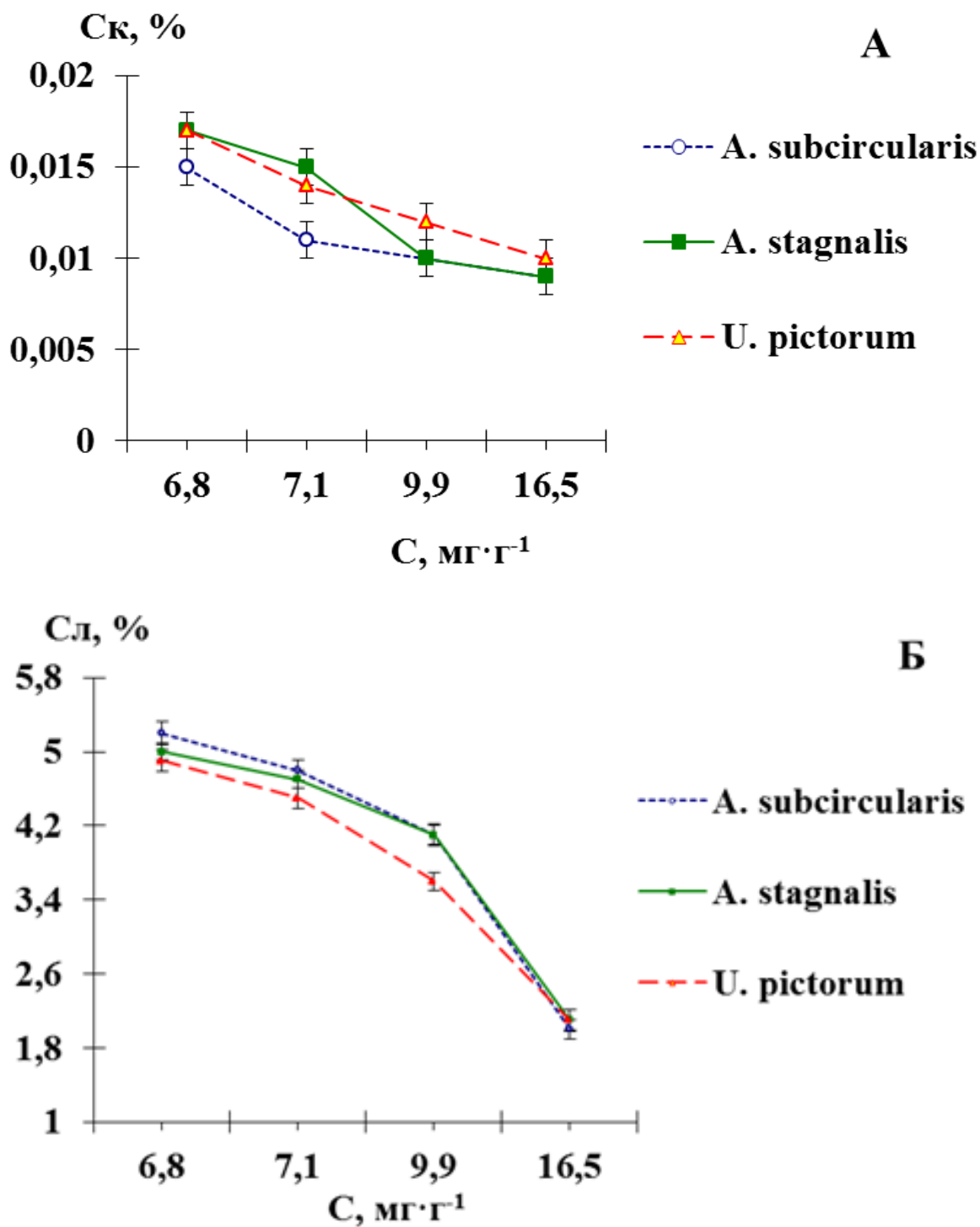


Рис. 4.41. Зависимость C_k (А) и C_l (Б) от концентрации углеводородов (C) в донных осадках.

данными о том, что сырая нефть может до 50% снижать чистый поток углерода, усвоенного в процессе питания и затраченного на дыхание [71]. Относительно изменений концентрации каротиноидов в тканях моллюсков

при воздействии углеводов существуют различные данные: в острых опытах наблюдали рост C_k [31], тогда как в природной среде проявляется обратная тенденция [87]. Можно предположить, что согласно закону фазовых реакций одни и те же концентрации углеводов при кратковременном воздействии могут стимулировать синтез каротиноидов, а при длительном воздействии, которому подвергаются моллюски в природной среде, C_k заметно снижается. Кроме этого известно, что в зависимости от условий среды химические вещества могут как усиливать, так и подавлять биологическое воздействие на организм. Как правило, токсиканты взаимно увеличивают эффект влияния [93, 126].

Основываясь на выше приведенном материале, так же как в случае с морскими двустворчатыми моллюсками и пресноводной *U. stevenianus*, можно сделать следующее заключение: по мере увеличения содержания углеводов в донных осадках происходит рост N и S_0 жабр *A. subcircularis*, *A. stagnalis* и *U. Pictorum*, что, вероятно, связано с реакцией исследованных организмов на негативные условия среды их обитания.

ВЫВОДЫ.

1. Показатель приведённой удельной поверхности S_0 жаберного аппарата настоящих пластинчатожаберных и нитчатожаберных моллюсков-фильтраторов возрастает с увеличением концентрации загрязняющих веществ в донных осадках.

2. На основании выявленной связи между изменением показателя приведенной удельной поверхностью жабр двустворчатых моллюсков разных размерных групп и уровнем загрязнения среды обитания разработан способ биоиндикации морской среды.

3. В загрязнённых районах, как морских, так и пресноводных, у моллюсков происходит снижение таких биохимических показателей как концентрация каротиноидов и липидов по сравнению с таковыми у моллюсков из относительно чистых районов.

4. Морфологическая пластичность жабр двустворчатых моллюсков-фильтраторов, выражающаяся в увеличении степени их рассеченности, при снижении концентрации липидов и каротиноидов позволяет моллюскам адаптироваться к районам обитания с пониженным содержанием кислорода в воде и повышенным содержанием биогенных элементов.

5. Изменения показателя приведённой удельной поверхности жаберного аппарата *M. galloprovincialis* в связи с возрастом (как отдельным параметром) не выявлены. Возраст мидий не является основным фактором, влияющим на развитие показателя S_0 жабр моллюсков.

6. Площадь приведённой удельной поверхности и степень рассечённости жаберного аппарата *M. galloprovincialis* не имеют достоверных отличий у моллюсков, обитающих на исследованных глубинах в пределах 1-15 м. Однако при этом с увеличением глубины отмечено снижение морфологического показателя формы раковины моллюсков – её фронтальной кривизны (D/H).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агатова А. Н. Определение суммы углеводов в морской воде, взвеси и осадках с триптофаном / А. Н. Агатова, В. Ф. Полуяктов // Методы исследования органического вещества в океане. – М, 1980. – С. 115-121.
2. Алеев Ю. Г. О биогидродинамических различиях планктона и нектона / Ю. Г. Алеев // Зоол. журн. –1972. – Т. 51. – вып. 1.– С. 5 – 12.
3. Алимов А. Ф. Некоторые общие закономерности процесса фильтрации у двустворчатых моллюсков / А. Ф. Алимов // Журн. общей биологии. – 1969. – Т. 30, № 5. – С. 621-631.
4. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков / А. Ф. Алимов – Л.: Наука, 1981. – 247с. – (АН СССР. Труды Зоол. Ин-та, Т. 96).
5. Алмазов А. М. Гидрохимия устьевых областей рек (северное причерноморье) / А. М. Алмазов; АН УССР, Ин-т гидробиологии. – Киев: Изд-во, 1962. – 253 с.
6. Алякринская И. О. Гемоглобин и гемоцианины беспозвоночных. Биохимические адаптации к условиям среды / И. О. Алякринская; АН СССР. Ин-т эволюц. Морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова. – М.: Наука, 1979. – 155 с.
7. Бедова П. В. Содержание каротиноидов в тканях пресноводных моллюсков / П. В. Бедова // Вторые Вавиловские чтения. – Йошкар-Ола, 1997. –С. 187-188.
8. Бедова П. В. Использование моллюсков в биологическом мониторинге состояния водоемов / П. В. Бедова, Б. И. Колупаев // Экология. 1998. - №5. -С. 410-411.
9. Безносков В. Н. Содержание некоторых металлов в черноморских мидиях / В. Н. Безносков, С. Е. Плеханов // Экология. – 1986.– №5.– С.80-81.
10. Безносков В. Н. О накоплении тяжелых металлов черноморскими мидиями и устрицами / В. Н. Безносков., Плеханова, И. О. Прохоров В. Г., С.

Е. Плеханов // Использование и охрана ресурсов флоры и фауны СССР. – М., 1987. – С. 54-57.

11. Беспмятнов Г. П. Предельно допустимые концентрации химических веществ в окружающей среде / Г. П. Беспмятнов, Ю. А. Кротов – Л.: Химия, Ленингр. отд.-е, 1985. – 528 с.

12. Биологические аспекты нефтяного загрязнения морской среды / О. Г. Миронов, Н. Ю. Миловидова, Т. Л. Щекатурина и др.; под общ. ред. О. Г. Миронова; АН УССР, Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Киев: Наук. думка, 1988. – 248 с.

13. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов / В. В. Бульон; отв.ред. Г. Г. Винберг– Л.: Наука, Ленингр. отд.-е, 1983. – 150 с. – (АН СССР. Труды Зоол. Ин-та, Т. 98).

14. Бурдин К. С. Тяжелые и переходные металлы в черноморских мидиях / К. С. Бурдин, И. Б. Савельев // Тез. докл. II Всесоюз. конф. По биологии шельфа. – Севастополь, 1978. – Ч.2.– С. 10-11.

15. Бурдин К. С. Моллюски рода *Mytilus* как возможные показатели содержания тяжелых металлов и переходных металлов в морской воде / К. С. Бурдин, М. В. Крупина, И. Б. Савельев // Океанология. – 1979.– Т. 9, вып. 6. – С. 1038-1044.

16. Валовая Н. А. К оптимизации выращивания черноморских мидий / Н. А. Валовая, В. И. Холодов // Состояние, перспективы улучшения и использования экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию Севастополя.– Севастополь, 1983. – С. 140-142.

17. Відходи: Методика виконання вимірювань масової частки заліза, міді, нікелю, цинку атомно-абсорбційним методом. МВВ 081/12-0168-05. – Київ, 2005. – 16 с.

18. Гавриленко В. Ф. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, Л. М. Хандобина – М.: Высшая школа, 1975. – 242 с.

19. Гордзялковский А. В. Влияние фенола на содержание каротиноидов в тканях моллюсков / А. В. Гордзялковский, О. Н. Макурина // Вестн. Самар. гос. ун-та. 2006.- №8. - С. 60-68.

20. Головенко В. Е. Черноморская мидия как индикатор загрязнения окружающей среды / В. Е. Головенко, В. П. Полудина // Проблемы охраны здоровья населения и защиты окружающей среды от химических вредных факторов: Тез. докл. I Всесоюз. съезда океанологов. – Ростов на/Д., 1986. – С. 173-174.

21. Горомосова С. А. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий / С. А. Горомосова, А. З. Шапиро – М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1984. – 120 с.

22. Грунти: Методика виконання вимірювань масової частки свинцю методом атомно-абсорбційної спектрофотометрії. МВВ 081/12-0009-01. – Київ, 2002. – 10 с.

23. Грунти: Методика виконання вимірювань масової частки хрому методом атомно-абсорбційної спектрофотометрії. МВВ 081/12-0012-01. – Київ, 2002. – 12 с.

24. Губанов В. И. Динамика состояния химического загрязнения вод взморья г. Севастополя в 1992-1996 годах / В. И. Губанов, Б. Ф. Андрющенко, Н. П. Клименко, Е. В. Катунина, Е. А. Лазарева, Ю. А. Мальченко, А. И. Рябинин // Диагноз состояния экосистемы Черного моря и зоны сопряжения суши и моря: сб. научн. конф. 29 сент. – 3 окт. 1997 г., г. Севастополь – пос. Качивели (Крым) / под ред. В. Н. Еремеева; НАН Украины, МГИ. – Севастополь, 1997. – С. 43-44.

25. Губанов В. И. Проблемы балансовой оценки источников загрязнения Черного моря / В. И. Губанов, А. И. Рябинин, В. Г. Симов // Диагноз состояния экосистемы Черного моря и зоны сопряжения суши и моря: сб. научн. конф. 29 сент. – 3 окт. 1997 г., г. Севастополь – пос. Качивели (Крым) / под ред. В. Н. Еремеева; НАН Украины, МГИ. – Севастополь, 1997. – С. 23-24.

26. Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов / Т. Гудвин, пер. с англ. В. Б. Евстигнеева; под. ред. и с предисл. А. В. Благовещенского. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1954. – 396 с.

27. Данилин И. А. Удельное содержание металлотioneинов в тканях моллюсков биоиндикатор загрязнения водоема тяжелыми металлами / И. А. Данилин, В. В. Павловская // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экология. и безопасность жизнедеятельности. – 2006. – №2. – С. 87-91.

28. Дехта В. А. Содержание химических элементов в раковинах и изменчивость их формы у мидии *Mytilus galloprovincialis* прибрежной зоны Черного моря / В. А. Дехта, Н. И. Каталевский // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна (1996-1997): сб. науч. тр. АЗНИИРХ. – Ростов на/Д., 1998. – С.312-319.

29. Дивавин И. А. Влияние нефти и нефтепродуктов на морские организмы и их сообщества / И. А. Дивавин, Л. Н. Кирюхина, Н. Ю. Миловидова. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – 136 с. – (Проблемы химического загрязнения вод Мирового океана, Т. 4)

30. Дивавин И. А. Динамика изменений биохимического состава отдельных органов мидий *Mytilus galloprovincialis* при интоксикации соляром / И. А. Дивавин, Ю. П. Копытов // Экология моря: респ. межвед. сб. науч. тр. – Киев, 1986.– Вып. 24.– С.102-110.

31. Дивавин И. А. Обменные процессы в тканях мидий в период адаптации к углеводородной интоксикации и изменениям условий среды обитания / И. А. Дивавин, Ю. П. Копытов, В. Н. Белойваненко // Известия Академии Наук СССР. Серия биологическая. – 1989. – № 2.– С. 204–214.

32. Драголи А. А. К вопросу о взаимосвязи между вариациями черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*) / А. А. Драголи //Распределение бентоса и биологии донных животных в южных морях / отв. ред. В.А. Водяницкий. – Киев, 1966.– С. 3-15.

33. Егоров В. Н. Исследование и оценка загрязнения ущерба и состояния экосистем на шельфе Черного моря / В. Н. Егоров, Г. Г. Поликарпов, Н. Н. Терещенко, Н. А. Стокозов., Н. Ю. Мирзоева, С. Б. Гулин, Ю. Г. Артемов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. науч. тр. / НАН Украины, МГИ; редкол.: В. А. Иванов (отв.). – Севастополь, 2001.– С. 111-127.

34. Животова Е. Н. Роль фильтраторов в процессах самоочищения Воронежского водохранилища / Е. Н. Животова, И. В. Романова // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи : сб. ст. – Воронеж, 2004. – С. 54-57. – (Труды учеб.-науч. центра Воронежского гос. ун-та «Веневитиново»; Вып. 18)

35. Зайцев Ю. П. Современное состояние экосистемы северо-западной части Черного моря / Ю. П. Зайцев, Г. П. Гаркавая, Д. А. Нестерова // Современное состояние экосистемы Черного моря. – М., 1987. – С.216-228.

36. Зацепин В. И. Класс двустворчатые моллюски (Bivalvia) / В. И. Зацепин, З. А. Филатова // Жизнь животных. – М., 1968. – Т. 2. – С. 95-155.

37. Золотарёв В. Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков / В. Н. Золотарёв; АН УССР, Ин-т биологии юж. морей. – Киев: Наук. думка, 1989. – 112 с.

38. Золотницкий А. П. Интенсивность дыхания и фильтрации японской устрицы (*Crassostrea gigas* Thunberg), акклиматизируемой в Чёрном море / А. П. Золотницкий // Труды южного науч.-исслед. ин-та мор. рыб. хоз-ва и океанографии. – 1998. – Т. 44. – С. 55-59.

39. Зотин А. И. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела мидий / А. И. Зотин, В. А. Коноплев, Л. И. Радзинская, И. С. Никольская // Гидробиол. журн. – 1987. – Т. 23, №2. – С. 64-67.

40. Иванов В. А. Липиды мембран животных при адаптации к экстремальным воздействиям: автореф. дис. на соиск. учён. степ. докт. биол. наук / В. А. Иванов. – Ташкент, 1989. – 36 с.

41. Иванов А. И. Накопление тяжелых металлов в культивируемых мидиях северо-западной части Черного моря / А. И. Иванов, М. Ф. Назаренко // Научно-технические проблемы марикультуры в стране. – Владивосток, 1989. – С.90-91.

42. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды / Ю. А. Израэль. – Л.: Гидрометеиздат, 1979.– 375 с.

43. Карнаухов, В. Н. Биологические функции каротиноидов / В. Н. Карнаухов. – М.: Наука, 1988. – 241 с.

44. Карнаухов В. Н. Каротиноиды и устойчивость морских моллюсков к загрязнению среды / В. Н. Карнаухов, Н. Ю. Миловидова, И. Н. Каргополова // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1997. – Т. 13, №2. – С. 134-138.

45. Картавых Т. Н. Влияние электромагнитного поля линии электропередачи и повышенной температуры окружающей среды на содержание гликогена у двустворчатых моллюсков / Т. Н. Картавых, В. Г. Подковкин // Вестник САМГУ. – 2003. – №4. – С. 189.

46. Кирюхина Л. Н. Влияние биоценоза *Chamelea gallina* на состав органического вещества донного осадка / Л. Н. Кирюхина, Н. Ю. Миловидова // Экология моря: респ. межвед. сб. науч. тр. – Киев, 1989.– Вып. 32. – С. 41-44.

47. Клишко О. К. Особенности биоаккумуляции тяжелых металлов у моллюсков в аспекте оценки состояния окружающей среды / О. К. Клишко, Д. В. Авдеев, Е. М. Голубева // Доклады академии наук. – 2007. – Т. 413, №1. – С. 132-134.

48. Кодолова О. П. Сравнение разных популяций двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* L. и *U. Tumidus* Retz. (Unionidae) по системам

миогенов и морфологии раковины / О. П. Кодолова, Б. М. Логвиненко // Зоол. журн. – 1973.– Т. 52, №7. – С. 987-988.

49. Кодолова О. П. Сравнение разных популяций двустворчатых моллюсков рода *Anodonta* (Unionidae) по системам миогенов и морфологии раковины / О. П. Кодолова, Б. М. Логвиненко // Зоол. журн. – 1974. – Т. 53, №4. – С. 531-545.

50. Константинов А.С. Общая гидробиология / А. С. Константинов– М.: Высшая школа. 1986 – 472 с.

51. Копытов Ю. П. Схема комплексного биохимического анализа гидробионтов / Ю. П. Копытов, И. А. Дивавин, И. М. Цымбал // Рациональное использование ресурсов моря – важный вклад в реализацию продовольственной программы: материалы конф. / АН УССР, Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. – Севастополь, 1985.– Ч. 2. – С. 227-231. – Деп. в ВИНТИ 16.04.85, № 2556 – 85.

52. Коренман Н. М. Фотометрический анализ. Методы определения органических соединений / Н. М. Коренман. – Изд. 2-е, пер. и доп. – М., 1975. – Гл. 10. – Определения по собственному поглощению света. – С. 316 – 330.

53. Корнюшин А.В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны / А. В. Корнюшин // Вестник зоологии. – 2002. – Т. 36, №1. – С. 9-23.

54. Крупина М. В. Содержание тяжелых металлов в раковинах мидий *Mytilus edulis* Японского моря / М. В. Крупина // Водные экосистемы и организмы: тр. 7-ой науч. конф. (15 окт. 2005 г., Москва). – М., 2006. - С. 61-62.

55. Кузнецов А. П. Размерные характеристики жабр и лабиальных пальп некоторых морских двустворчатых моллюсков / А. П. Кузнецов, М. Козака, И. Исибаси // Зоол. журн. – 1980, Т. 59, вып. 2. – С. 175-179.

56. Кузнецов А. П. Весовые и морфометрические характеристики некоторых двустворчатых моллюсков *Protobranchia* из различных

глубинных зон обитания в заливе Суруга (Япония) / А. П. Кузнецов, С. Ота // Питание и биоэнергетика морских донных беспозвоночных / АН СССР, Ин-т океанологии – М., 1990. – С. 6-12.

57. Кузьменко М. И. Определение белка с реактивом Фолина / М. И. Кузьменко // Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике / под ред. А. В. Топачевского; АН УССР, Ин-т гидробиологии. – Киев, 1975. – С.138-139.

58. Куриленко В. В. Биоиндикаторная роль высших растений при диагностике загрязнений водных экосистем на примере малых водоемов г. Санкт-Петербурга / В. В. Куриленко, Н. Г. Осмоловская // Водные ресурсы. – 2007. -№6. - С. 757-764.

59. Куфтаркова Е. А. Оценка гидрохимических условий б. Ласпи – района культивирования мидий / Е. А. Куфтаркова, Н. П. Ковригина, Н. И. Бобко // Экология моря: респ. межвед. сб. науч. тр. – Киев, 1990. – № 36. – С. 1-7.

60. Куфтаркова Е. А. О влиянии сбросов сточных вод на гидрохимическую структуру прибрежной зоны моря / Е. А. Куфтаркова, Н. П. Ковригина // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: сб. науч. тр. / НАН Украины, МГИ. – Севастополь, 1995. – С. 65-70.

61. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин– М.: Высшая школа, 1973. – 343 с.

62. Логачев В. С. Антропогенное изменение экосистемы северо-западного шельфа Черного моря / В. С. Логачев // Совершенствование управления развитием рекреационных систем: материалы конф. (Севастополь, 23-25 окт. 1986) / АН УССР. Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь, 1987. – Ч.3. – С. 515-523. – Деп. в ВИНТИ 11.08.87, №5805-В87.

63. Лукашев Д. В. Сезонная динамика накопления марганца в годичных приростах раковин *Unio tumidus* (Bivalvia: Unionidae) / Д. В.

Лукашев // Гидробиол. журн. – 2006. – Т. 42, №6. – С. 91-99.

64. Лукашев Д. В. Метод расчета фоновых концентраций тяжелых металлов в мягких тканях двустворчатых моллюсков для оценки загрязнения р. Днепр / Д. В. Лукашев // Биология внутр. вод. – 2007. - №4. - С. 97-106.

65. Магомедов С. К. Некоторые физико-химические аспекты нарушения осморегуляции рыб при детальном перепадах солености воды: автореф. дис. канд. биол. наук / С. К. Магомедов. – М., 1974. – 26 с.

66. Макаренко Т. В. Динамика накопления тяжелых металлов мягкими тканями моллюсков в водоемах г. Гомеля и прилегающих территорий / Т. В. Макаренко // Изв. Гомел. гос. ун-та. – 2007. – №5. – С. 106-112.

67. Методические указания. Определение загрязняющих веществ в пробах морских донных отложений и взвеси. – М.: Федеральная служба России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, 1996. – 57 с. – (Руководящий документ РД 52.10.556 – 95).

68. Методические указания по морским токсикологическим биотестам / Под ред. Е. А. Каменской. – М.: ОНТИ ВНИРО. – 1978. – 31 с.

69. Миловидова Н. Ю. Черноморский макрозообентос в санитарно-биологическом аспекте / Н. Ю. Миловидова, Л. Н. Кирюхина; отв. ред. О. Г. Миронов; АН УССР, Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Киев: Наук. думка, 1985. – 102 с.

70. Миньковская Р. Я. Качество воды рек Севастопольского региона / Р. Я. Миньковская // Сборник научных работ специалистов санитарно-эпидемиологической службы Севастополя. – Севастополь, 2002. – С. 34-40.

71. Миронов О. Г. Санитарно-биологические исследования в Черном море / О. Г. Миронов, Л. Н. Кирюхина, И. А. Дивавин – Санкт-Петербург: Гидрометеоздат, 1992. – 115 с.

72. Миронов О. Г. К вопросу о содержании металлов в черноморских мидиях / О. Г. Миронов, Ю. Л. Ковальчук, Г. И. Крючков // Морская

санитарная гидробиология / под ред. О. Г. Миронова; ИнБЮМ НАН Украины. – Севастополь, 1995. – С. 83-85.

73. Миронов О. Г. Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX веке / О. Г. Миронов, Л. Н. Кирюхина, С. В. Алемов; НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.

74. Митилиды Черного моря / В. Е. Заика, Н. А. Валовая, А. С. Повчун, Н. К. Ревков; отв. ред. В. Е. Заика; Ин-т биологии юж. морей АН УССР. – Киев: Наук. думка, 1990. – 207 с.

75. Многолетние изменения зообентоса Черного моря / Т. В. Заика, М. И. Киселева, Т. В. Михайлова и др.; отв. ред. В. Е. Заика; АН Украины, ИнБЮМ. – Киев: Наук. думка.– 1992.– 247 с.

76. Молисмология Черного моря / Г. Г. Поликарпов, О. Г. Миронов, В. Н. Егоров и др.; отв. ред. Г. Г. Поликарпов; АН Украины, Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Киев: Наук. думка. – 1992. – 304 с.

77. Молчанов Е.Ф. К изучению мидиевых поселений в заповедных акваториях южного берега Крыма (Сообщение 2. Содержание тяжелых металлов) / Е. Ф. Молчанов, Л. А. Куропатов, И. И. Маслов // Бюл. Гос. Никит. Ботан. сада. – 1991. – Вып. 73. – С.15-20.

78. Натали В. Ф. Зоология беспозвоночных: Учеб. для студентов биол. фак. пед. ин-тов / В. Ф. Натали / под ред. О. Н. Сазоновой.– 3-е изд. перераб. доп.– М.: Просвещение, 1975. – 506 с.

79. Некрасов С. Н. Содержание тяжелых металлов в моллюске *Mytilus galloprovincialis* Азовского моря / С. Н. Некрасов // Промысловые двустворчатые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. – Л., 1979. – С. 90-91.

80. Одум Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир. – 1986. – 376с.

81. Овсяный Е. И. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты в условиях антропогенного воздействия (по наблюдениям 1998-1999 гг.) / Е. И. Овсяный, Р. Б. Кемп, Л. Н. Репетин, А. С.

Романов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа / МГИ НАН Украины и др. – Севастополь, 2000. – С. 79-103.

82. Оразовский С. Г. Руководство по методам химического анализа вод / С. Г. Оразовский. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 208 с.

83. Оскольская О. И. Степень развития жаберной поверхности двустворчатых моллюсков как индикатор среды обитания / О. И. Оскольская // Экологическое нормирование, проблемы и методы: Тез. научно-коорд. совещ. (Пушино, 13–17 апр. 1992). – Москва, 1992. – С. 106–107.

84. Оскольская О. И. Влияние экологических факторов на морфофизиологические характеристики жабр черноморской мидии / О. И. Оскольская // Перший з'їзд гідроекологічного товариства України: тез. доп. Київ, 16-19 листопада 1993 р. – Київ, 1994. – С. 250.

85. Оскольская О. И. Морфофизиологическая пластичность жабр перловицы обыкновенной в разных участках ареала реки Черной (Крым) / О. И. Оскольская, В. А. Тимофеев // Перший з'їзд гідроекологічного товариства України: тез. доп. Київ, 16-19 листопада 1993 р. – Київ, 1994. – С. 251.

86. Оскольская О. И. Зависимость развития жаберной поверхности *Unio pictorum* Linne и *Anodonta stagnalis* Gmelin от содержания углеводов в грунтах / О. И. Оскольская, В. А. Тимофеев // Другий з'їзд гідроекологічного товариства України: тези доп. Київ, 27-31 жовтня 1997 р. – Київ, 1997. – Т. 2. – С. 91.

87. Оскольская О. И. Влияние загрязнения шельфовой зоны Черного моря на морфофизиологические характеристики мидии *Mytilus galloprovincialis* Lmk. / О. И. Оскольская, В. А. Тимофеев, Л. В. Бондаренко // Экология моря: сб. науч. тр. – Севастополь, 1999. – Вып. 49. – С.84-89.

88. Оскольская О. И. Влияние хозяйственной деятельности на биоразнообразие речных экосистем Крыма / О. И. Оскольская, В. А.

Тимофеев, Т. В. Кутонова, О. В. Рощина // Итоги и перспективы гидроэкологических исследований: Тез. докл. Минск, 25-26 нояб. 1999. – Минск, 1999. – С.185-189.

89. Оскольская О. И. Влияние хозяйственной деятельности на морфофизиологические характеристики *Unio stevenianus* из разных районов реки Черной (Западный Крым) / О. И. Оскольская, Р. А. Нестерова, В. А. Тимофеев // В сб. Вісн. Житомир. пед. ун-ту. Сер. биол. – 2002. – Вип.10. – С. 179-182.

90. Остроумов С. А. О роли моллюсков в биогенной миграции элементов и самоочищении воды / С. А. Остроумов, В. В. Ермаков, Е. И. Зубкова // Водные экосистемы и организмы : тр. 7-ой науч. конф. (15 окт. 2005 г.; Москва).- М., 2006. – С. 77-79.

91. Павлова Е. В. Современное состояние и тенденции изменения экосистемы Севастопольской бухты / Е. В. Павлова, Е. И. Овсяный, А. Д. Гордина, А. С. Романов // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу / отв. ред.: Е. В. Павлова, Н. В. Шадрин; НАН Украины, Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь, 1999. – С.70-94.

92. Патин С. А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность мирового океана / С. А. Патин – М.: Пищ. пром-сть, 1979. – 256 с.

93. Пашкова И. М. Содержание тяжелых металлов в мягких тканях и раковинах особей трех вариантов азовско-черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* / И. М. Пашкова, М. А. Глушанкова // Цитология. – 1993. – Т. 35, № 6/7. – С.84–89.

94. Петров А. Н. Изучение респираторной и фильтрационной активностей у двух видов моллюсков в зависимости от экологических особенностей мест обитания / А. Н. Петров, Н. К. Ревков // Проблемы современной биологии: тр. 18 науч. конф. молодых учёных биол. фак. МГУ. Москва 20-24 апр., 1987. – М., 1987. – Ч.1. – С. 48-50.

95. Покровский О. С. Влияние растворенного органического вещества на кинетику гомогенного осаждения арагонита в морской воде / О. С. Покровский, В. С. Савенко // Океанология. – 1994. – Т. 34, № 6. – С. 833-841.
96. Полевой В. В. Методы биохимического анализа растений / В. В. Полевой, Г. Е. Максимов. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1978. – 192 с.
97. Поликарпов Г. Г. Морская динамическая радиохемозология / Г. Г. Поликарпов, В. Н. Егоров – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 176 с.
98. Поликарпов Г. Г. Молисмологическое состояние Черного моря и возможности его кондиционирования / Г. Г. Поликарпов, Н. Н. Терещенко, В. Н. Егоров // Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря / под ред. В. И. Заца, З. З. Финенко.: АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова; коорд. Центр стран – членов СЭВ. – М., 1988. – С. 382-421.
99. Потапова Л. И. Определение углерода органического вещества в донных осадках / Л. И. Потапова, П. Н. Куприн, Л. В. Фролова // Методы исследования органического вещества в океане. – М., 1980. – С. 50–56.
100. Прокофьев А. К. Химические формы ртути, кадмия и цинка в природных водных средах / А. К. Прокофьев // Успехи химии. – 1981. – Т 50, №1. – С.54-84.
101. Ревков Н. К. Рост, размножение и структура популяций *Mytilaster lineatus* (Gmel.) и *Modiolus phaseolinus* (Phil.) в Черном море: автореф. дис. на соиск. науч. степ. канд. биол. наук / Н. К. Ревков – Севастополь, 1989.– 25 с.
102. Ревков Н. К. Аномалии мидий в аквакультуре / Н. К. Ревков, И. А. Дивавин, В. К. Мачкевский, Н. А. Валовая // Гидробиол. журн. – 1999. – Т. 35, №4. – С. 53 -62.
103. Рябушко В. И. Содержание тяжелых металлов в мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. из бухты Казачья Черного моря / В. И. Рябушко, А. Ф. Козинцев, Т. Л. Макарчук, В. К. Шинкаренко // Морські біотехнічні системи. – Севастополь, 2002. – С. 215-221.

104. Светашева С. К. Загрязнение ртутью Севастопольской бухты / С. К. Светашева // Вторая Всесоюз. конф. по рыбохоз. токсикологии, посвящ. 100-летию проблемы качества воды в России: тез. докл. – СПб, 1991. – Т. 2. – С. 171-173.

105. Сиренко Л. А. Оценка современного экологического состояния континентальных водных объектов Украины (поверхностные воды) / Л. А. Сиренко, А. А. Верниченко // Концепция построения автоматизированной системы экологического контроля вод Украины / НАНУ, Гос. Комитет Украины по науке, технологиям и промышленной политике, МГИ НАНУ; под. общ. ред. В. А. Гайского, В. Н. Еремеева. – Севастополь, 1997. – С. 11-47.

106. Скульский И. А. Накопление кадмия в тканях *Mytilus galloprovincialis* / И. А. Скульский, Н. Б. Пивоварова, А. Ф. Кулебакина // Журн. эволюц. биохим. физиол. – 1987. – Т. 23, №3. – С. 281-286.

107. Совга Е. Е. Загрязняющие вещества и их свойства в природной среде / Е. Е. Совга – Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2005. – 237 с.

108. Современные методы в биохимии / под ред. В. Н. Ореховича. – М.: Медицина, 1977. – 392 с.

109. Сополева Н. Н. Экологическое состояние севастопольского региона / Н. Н. Сополева // Материалы Междунар. конф. «Открытое общество». – Окт. 1998. – Севастополь, 1998. – С. 56-68.

110. Стадниченко А. П. Перлівницеві. Кулькові (Unionidae. Cycladidae) / А. П. Стадниченко – К.: Наук. думка, 1984. – 384 с. – (Фауна України; Т. 29, вип. 9).

111. Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски / Я. И. Старобогатов // Определитель пресноводных двустворчатых Европейской части СССР. – Л., 1977. – С. 123-152.

112. Трусевич В. В. Особенности метаболизма черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) из различных биотопов Карадагского

заповедника / В. В. Трусевич, А. Я. Столбов, О. Ю. Вялова, Т. П. Кондратьева, А. Л. Морозова, Г. Е. Шульман // Морський екологічний журнал. – 2004. – Т. 3, №1. – С. 79-86.

113. Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций / А. М. Уголев – Л.: Наука, 1985. – 544 с.

114. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов / В. Ю. Урбах – М.: Изд-во АН СССР. – 1963. – 323 с.

115. Филипович Ю. Б. Практикум по общей биохимии / Ю. Б. Филипович, Т. А. Егорова, Г. А. Севастьянова. – М.: Просвещение, 1975. – С. 303.

116. Финенко Г. А. Особенности энергетического бюджета мидий в Севастопольской бухте / Г. А. Финенко, Г. И. Аболмасова // Биология моря. – 1992. – № 1-2. – С. 96-100

117. Фритц Дж. Количественный анализ / Дж. Фритц, Г. Шенк. – М.: Мир, 1978. – 558 с.

118. Харазова А. Д. Изменение метаболизма и ультраструктуры жаберного эпителия мидий при понижении солености среды / А. Д. Харазова, Е. Д. Королькова, В. Ф. Сеницина // Экологические и морфофункциональные основы адаптации гидробионтов: тез. докл. сипмоз., посвящ. 90-летию со дня рожд. проф. Н.Л.Гербильского (1900-1990). – Л., 1990. – С. 99-100.

119. Хохрякова О. Н. Чувствительность функциональной активности мембран морских рыб к хлор-органическим соединениям / О. Н. Хохрякова // 3-я Всесоюз. конф. по морской биологии: тез. докл. Севастополь, 18-20 окт. 1988 г. – Севастополь, 1988 г. – Ч. 2. – С. 146-147.

120. Хрусталеv Ю. П. Особенности накопления железа, марганца, меди, ванадия в телах и раковинах черноморской мидии / Ю. П. Хрусталеv, В. М. Морозов, С. Я. Черноусов // Океанология. – 1987. – Т. 27, вып. 6. – С. 934-938.

121. Цееб Я. Я. Зоогеографический очерк и история Крымской гидрофауны / Я. Я. Цееб // Ученые записки Орловского ГПИ. – Орел, 1947. – С. 67-112.

122. Чепыженко В. А. Морфо-физиологический отклик представителей макрофитобентоса на параметры среды обитания / В. А. Чепыженко, О. И. Оскольская // Экология: проблемы, решения – молодежное видение. – Севастополь, 2004. – Вып. 1. – С. 91-99

123. Чухчин В. Д. Морфологические изменения моллюсков / В. Д. Чухчин // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. / Отв.ред. В. Е. Заика; АН Украины, ИнБЮМ. – Киев, 1992.– С. 12-14.

124. Шадрин Н. В. Изменение популяции *M. galloprovincialis* под влиянием сточных вод / Н. В. Шадрин, И. В. Лежнев // Биоэнергетика гидробионтов / Под ред. Г. Е. Шульмана, Г. А. Финенко; АН УССР, ИнБЮМ. – Киев, 1990. – С. 78-83.

125. Шадрин Н. В. Тяжелые металлы в организмах супралиторали побережья юго-западного Крыма / Н. В. Шадрин, И. Н. Андрусишина, Е. Б. Белашов // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу / отд. ред.: Е. В. Павлова, Н. В. Шадрин; НАН Украины, ИнБЮМ. – Севастополь, 1999. – С.194-203.

126. Юрин В. М. Комбинированное действие химических соединений на биоэлектрическую реакцию клеток *Nitella* / В. М. Юрин, Н. Н. Сафронова // Гидробиологический журнал. – Т. 27, № 3. – 1981. – С.100–106

127. Amiard J. C. Study of the bioaccumulation at the molecular, cellular and organism levels of lead and copper transferred to the oyster *Crassostrea gigas* Thunberg directly from water via food / J. C. Amiard, M. J. Amiard-Triguet // Proc. 21st Europ. Mar. Biol. Symp. (Gdansk, 14–19 Sept., 1986). – Wroclaw etc., 1989. – P. 521–529.

128. Ansell A. D. The adenosine triphosphate content of some marine bivalve molluskus / A. D. Ansell // J.Exp.Mar.Biol.– 1977. – Vol. 28, no 3. – P. 269-283.

129. Basha S. M. Ciliary and cardiac activity of freshwater mussel *Lamellidens marginalis* (Lamarck) as an index of evaluating organophosphate toxicity / S. M. Basha, K. S. Swami, A. Pushpanjali // J. Environ. Biol. – 1988. – №3, Suppl. – P. 313–318.

130. Beninger P. G. Early development of the gill and implications for feeding in *Pecten maximus* (Bivalvia: Pectinidae) / P. G. Beninger, S. A. P. Dwiono, M. Le Pennec // Marine Biology. – 1994. – Vol. 119, no 3. – P. 405-412.

131. Borchardt T. Influence of size and body concentrations in mussels. Implications for biological monitoring programs / T. Borchardt, L. Karbe, S. Burchert // Proc. 21st Europ. Mar. Biol. Symp., Gdansk, 14-19 Sept., 1986. – Wroclaw etc., 1989. – P. 531-541.

132. Brock V. Morphological and biochemical criteria for the separation of *Cardium glaucum* (Bruguiere) from *Cardium edule* (L.) / V. Brock // Ophelia. – 1978. – Vol. 17, no 2. – P. 207-214.

133. Brook V. Species specific irrigatory efficiency in *Cardium* (Gerastoderma) *edule* (Lamarck) and *C. lamarcki* (Reevs) responding to different environmental temperatures / V. Brook, L. H. Kofoed // Biol. Oceanogr. – 1987/ - Vol. 4, no 3. - P. 211-226.

134. Buyanovsky A. I. Four phenotypes of the mussel, *Mytilus trossulus* (Bivalvia) from different microhabitats / A. I. Buyanovsky // Quantified Phenotypic Responses in Morphology and Physiology / ed. J.C. Aldrich. – Ashford, 1993. – P. 143-146.

135. Carew Melissa E. The response of Chironomidae to sediment pollution and other environmental characteristics in urban wetlands / Melissa E. Carew, Vincent Pettigrove, Renee L. Cox // Freshwater Biol. – 2007. – №12. – P. 2444-2462.

136. Doeller Jeannette E. Gill hemoglobin may deliver sulfide to bacterial symbionts of *Sdemya velum* / Jeannette E. Doeller, David W. Kraus, James M. Colacino // Biol. Bull. – 1988. – Vol. 175, no 3. – P. 388-396.

137. Doeller J. E. Respiratory oxygen flux and uncoupling in *Mutilus edulis* gills / J. E. Doeller, R. Steinlechner, E. Gnaiger // *Amer. Zool.* – 1991. – Vol. 31, no 5. – P. 73.

138. Doeller J. E. Heat flux, oxygen flux, and mitochondrial redox state as a function of oxygen availability and ciliary activity in excised gills of *Mytilus edulis* / J. E. Doeller, D. W. Kraus, J. Malcolm Shick // *J. Exp. Zool.* – 1993. – Vol. 265, no 1. – P. 1-8.

139. Fiala-Medioni Aline. Structural adaptations in the gill of the Japanese subduction zone bivalves (Vesicomylid) *Calyptogena - phaseoliformis* and *Calyptogena laubieri* / Aline Fiala-Medioni, Marcel Le Pennec // *Oceanol. Acta.* – 1988, Vol. 11, no 2. – P. 185-192.

140. Gilfillan E. S. Decrease of net carbon flux in two species of mussels cfused by extracts of crude oil / E. S. Gilfillan // *Mar. Biol.* – 1975. – Vol. 29, no 1. – P. 53-57.

141. Gilfillan E. S. Reduction in carbon flux in *Mya arenaria* caused by spill of fuel oil / E. S. Gilfillan, D. Mayo, D. Donovan // *Mar. Biol.* – 1976. – Vol. 37, no 2. – P. 115-123.

142. Gilfillan E. S. Abstractions in growth and physiology of soft shell clams, *Mya arenaria* chrinically oiled with Bunker from Chedabucto Bay, Nova Scotia, 1970-1976 / E. S. Gilfillan, J. M. Vandermeulen // *J. Fish. Res. Board Canada.* – 1978. – Vol. 35, no 5. – P. 630-636.

143. Golding, C. The development and application of a marine Toxicity Identification Evaluation (TIE) protocol for use with an Australian bivalve / C. Golding, R. Krassoi, E. Baker // *Ecotoxicol.* – 2006. - Vol. 12, no 1. – P. 37-44.

144. Gregory M. A. The architecture and fine structure of gill filaments in the brown mussel *P. perna* / M. A. Gregory, R. C. George, T. P. McClurg // *South African Zool.* – 1996. – Vol. 31. – P. 193-206.

145. Gregory M. A. The effects of mercury exposure on the surface morfology of gill filaments in *Perna perna (Mollusca: Bivalvia)* / M. A. Gregory,

R. C. George, D. J. Marshall, A. Anandraj, T. P. McClurg // Mar. Pollut. Bull. – 1999. – Vol. 39. – no 1-12. – P. 116-121.

146. Guan Yunling. Consumption of gill tissue separated the oyster. *Crassostrea rivularis* / Yunling Guan, Yongfan Li // Oceanol. Limnol. Sin. – 1988. – Vol. 29, no 3. – P. 210-214.

147. Dral A. D. G. The movements of the latero-frontal cilia and the mechanisms of particle retention in the mussel (*Mytilus edulis* L.) / A. D. G. Dral // Neth. J. Sea Res. – 1967. – Vol. 3. – P. 391-422.

148. Hugh D. Jones Gill dimensions, water pumping rate body size in the mussel *Mytilus edulis* L. / Hugh D. Jones, Owen G. Richards, Tracy A. Southern. // J. Exp. Marine Biology. Ecology. – 1992. – Vol. 155, no 2. – P. 213–237.

149. Jonson L. Oxygen consumption and gill surface area in relation to habitat and lifestyle of four orab species / L. Jonson, C. J. C. Rees // Comp. Biochem. Physiol. A. –1988. – Vol. 89, no 2. – P. 243-246.

150. Jorgensen C. B. On gill function in the mussel *Mytilus edulis* L. / C. B. Jorgensen // Ophelia. – 1975. – Vol. 13, no 1-2. – P. 187-232.

151. Jorgensen C. B. Growth efficiencies and factors controlling size in some Mytilid Bivalves, especially *Mytilus edulis* L.: Review and interpretation / C. B. Jorgensen // Ophelia. – 1976. – Vol. 15, no 2. – P. 175-192.

152. Jorgensen C. B. Gill pump characteristics of the fust clam *Mya arenaria* / C. B. Jorgensen, H. U. Riisgard // Mar. Biol. – 1988. – Vol. 99, no 1. – P. 107-109.

153. Kay W. T. Water channels and water canals in the gill of the freshwater mussel, *Ligumia subrostrata* : ultrastructure and histochemistry / W. T. Kay, H. Silverman, T. H. Dietz // J. Exp. Zool. – 1990. – Vol. 254, no 3. – P. 256-269.

154. Kriel G. P. Biological indicators of water quality in an urban waterway: Can diatoms reflect short term spatial and temporal changes in water quality? / G. P. Kriel, J. C. Taylor, L. Van Rensburg // Conf. Abstr.t Book. – Irkutsk, 2006. – P. 78.

155. Kryger J. Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves / J. Kryger, H. U. Riisgard // *Oecologia*. – 1988. – Vol. 77. – P. 34-38.
156. Lindsay W. L. Chemical equilibria in soils / W. L. Lindsay – New York: Wiley and Sons. – 1979. – 449 p.
157. Machado M. M. Enzymatic and morphological criteria for distinguishing between *Cardium edule* and *C. glaucum* of the Portuguese coast / M. M. Machado, A. M. Costa // *Marine Biology*. – 1994. – Vol. 120, no 4. – P. 535-544.
158. Maslin Jean-Luc. Metabolisme respiratoire de *Corbula trigona* (Mollusque, Pelecypode) d'une lagune du sud Benin / Jean-Luc Maslin, Yvette Bouvet // *Rev. Hydrobiol. Trop.* – 1988.– Vol. 21, no 1. – P. 9-19.
159. Matsushima Osamu. Uptake of L- and D-alanine by a drackish-water bivalve, *Corbicula japonica*, with special reference their transport pathways and the salinity effect / Osamu Matsushima, Ayumu Yamada // *J. Exp. Zool.* – 1992. – Vol. 263, no 1. – P. 8-17.
160. McDonald J. H. Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern Hemispheres / J. H. McDonald, R. Seed, R. K. Koehn // *Mar. Biol.* – 1991. – Vol. 111, no 3. – P. 323-333.
161. McMahan R. F. Respiratory responses to temperature, hypoxia and temperature acclimation in the zerba missel, *Dreissena polymorpha* (Pall) / R. F. McMahan, J. E. Jr. Alexander // *Amer. Zool. A.* – 1991. – Vol. 31, no 5. – P. 74.
162. Moore H. J. The structure of the latero-frontal cirri on the gills of certain lamellibranch mollusks and their role in suspension feeding / H. J. Moore // *Mar. Biol.* – 1971. – Vol. 11, no 1. – P. 23-27.
163. Nakanishi Takashi. Oxygen consumption rate of *Pecten* (*Notovola*) *albicans* (Mollusca, Bivalvia) in relation to body mass and temperature / Takashi Nakanishi // *Bull. Jap. Soc. Fish.* – 1989. – Vol. 55, no 5. – P. 765-768.
164. Nielsen Stephen A. Vertical concentration gradients of neavy metals in cultured mussels / Stephen A. Nielsen // *N. Z. Mar. and Freshwater Res.* – 1974. – Vol. 8, no 4. – P. 631-636.

165. Phillips D. J. H. The common mussel *M. edulis* as an indicator of pollution by zine, cadmium, lead and copper 11. Relationship of metals in the mussel to those discharged by industry / D. J. H. Phillips // *Marine Biology*. – 1976. – Vol. 38, no 1. – P. 71-80.

166. PTS limits and levels of concern in the environment, food and human tissues // *Neue Niederlandische Liste. Atlanten Spektrum 3/95*. – 1995. – Ch. 3. – P. 29-32.

167. Ramon M. Age determination and shell growth of *Chamelea gallina* (Bivalvia: Veneridae) in the western Mediterranean / M. Ramon, C. A. Richardson // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1992. – Vol. 89, no 1. – P. 15-23.

168. Ribera D. Activities of the pah metabolizing system in the mussel as a biochemical indicator for pollution: French coasts of the Mediterranean Sea / D. Ribera, J.-F. Narbonne, P. Satean // *Oceanis*. – 1989. – Vol. 15, no 4. – P. 443-449.

169. Roesijadi G. Kinetic analysis of cadmium binding to metallothionein and other intracellular ligands in oyster gills / G. Roesijadi, P. L. Klerks // *J. Exp. Zool.* – 1989. – Vol. 251, no 1. – P. 1-12.

170. Shadrin N. V. Quantified phenotypic responses of mussels to eutrophication / N. V. Shadrin, V. K. Machkevsky, I. V. Lezhnev // *Quantified Phenotypic Responses in Morphology and Physiology* / ed. Albrich J. C. – Ashford, 1993. – P. 259-270.

171. Sheldon F. Effects of hydroxia on oxygen consumption by two species of freshwater mussel (Unionacea: Hydridae) from the river murray / F. Sheldon, K. F. Walker // *Austral. J. Mar. and Freshwater Res.* – 1989. – Vol. 40, no 5. – P. 491-499.

172. Shirley M. Baker Particle transport in the Zebra Mussel, *Dreissena polymorfa* (Pallas) / Shirley M. Baker, Jeffrey S. Levinton, J. Evan Ward // *Biol. Bull.* – 2000. – Vol. 199. – P. 116-125.

173. Stainken Dennis M. Effects of uptake and discharge of petroleum hydrocarbons on the respiration of the soft-shell clam, *Mya arenaria* / Dennis M. Stainken // *J. Fish. Res. Board Can.* – 1978. – Vol. 35, no 5. – P. 637-642.

174. Voyer R. A. Observations on the effect of dissolved oxygen and temperature on respiration rates of the bay scallop, *Argopecten irradians* / R. A. Voyer // *Northeast Gulf Sci.* – 1992. – Vol. 12, no 2. – P. 147-150.

175. Westermark T. Mercury monitoring in Sweden international problems in environmental monitoring / T. Westermark // *International Environmental monitoring: a Bellagio conf. (Feb. 16 – 18, 1977)* / The Rockefeller Found. – New York, 1977. – P. 89-104.

176. Wright Stephen H. Aminoacid transport in the gill epithelium of a marine bivalve / Stephen H. Wright // *Comp. Biochem. Physiol. A.* – 1988. – Vol. 90, no 4. – P. 635-641.

177. Zwaan A. de Cortesi P. Energy metabolism of bivalves at reduced oxygen tensions / A. de Cortesi P. Zwaan, G. van den Brooks S. Thillart, K. B. Storey, J. Roos, G. van Gattani O. Lies'hout, G. Vitali // *Sol. Total Environ.* – 1992. – Suppl. – P. 1029-1039.

178. Zullig J. J. Interaction of organic acids with carbonate mineral surfaces in seawater and related solutions I. Fatty acid adsorption / J. J. Zullig, J. W. Morse // *Geochim. Cosmochim. Acta.* – 1988. – Vol. 52. – P. 1667-1678.