

ПРОВ 2010

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ

*Карадагский природный заповедник*

ПРОВ 2020

# КАРАДАГ

ИСТОРИЯ, БИОЛОГИЯ, АРХЕОЛОГИЯ

Сборник научных трудов,  
посвященный 85-летию Карадагской научной станции

Институт биологии  
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 38807

Симферополь  
СОНАТ  
2001

## ИНВЕРСИЯ ОРИЕНТАЦИИ СУПРАЛИТОРАЛЬНЫХ БОКОПЛАВОВ ПРИ ВЫСОКОМ СОДЕРЖАНИИ ИОНОВ КАДМИЯ В МОРСКОЙ ВОДЕ

В. Ф. Гнубкин

*Карадагский природный заповедник НАН Украины*

Кадмий, концентрация которого в прибрежных водах в результате деятельности человека непрерывно растет, оказывает неблагоприятное действие на гидробионтов, которые к тому же не всегда способны почувствовать его присутствие и избежать его действия. Последствия присутствия кадмия в высокой концентрации зависят, главным образом, от времени пребывания организма в токсичной среде, а также от структур, на которые он воздействует, и функций, которые при интоксикации нарушаются. Как правило, чем больше экспозиция и чем более ранняя стадия развития организма выступает в качестве чувствительного элемента, тем меньшие концентрации вызывают реакцию на токсикант, т. е. тем выше чувствительность к токсиканту (Строганов, 1967; Филенко, Хоботьев, 1976; Патин, 1979; Лукьяненко, 1983; Мур, Рамамурти, 1987; Христофорова, 1989; Тюрин, Христофорова, 1995).

Наибольшая чувствительность гидробионтов к кадмию отмечена в длительных опытах на выживание. В пресной воде для беспозвоночных летальная концентрация  $LC(50) = 0,003—0,5$  мг/л (Мур, Рамамурти, 1987); для ракообразных — от 0,01—0,1 мг/л для личинок краба, *Uca pugnator*, до 1—398 мг/л для *Artemia salina* (Патин, 1979). В морской воде токсичность кадмия несколько падает, вероятно, из-за антагонизма с кальцием (Мур, Рамамурти, 1987), поэтому у морских ракообразных чувствительность ниже. Так, у бокоплава *Elasmopus rapax* величина 96-час  $LC(50)$  кадмия составила 1,6 мкМ/л (0,18 мг/л) (Landers, Rojas, 1992), а у живущего в трубочках бокоплава *Ampelisca abdita* величина 96-час  $LC(50)$  кадмия оказалась равна 0,20—0,58 мг/л (Redmond et al., 1994).

Реакция на кадмий при непродолжительной экспозиции, в частности, в поведенческих опытах на ракообразных, изучена недостаточно детально. Объясняется это, вероятно, более низкой чувствительностью таких реакций и, следовательно, меньшим к ним интересом гидробиологов. Хотя иногда в поведении ракообразных демонстрируют высокую чувствительность к кадмию — прерывание амplexуса самцов гаммарусов наступает при концентрации кадмия 22—28 мкг/л (Poulton, Pasco, 1990), — это скорее исключение, чем правило. Обычно чувствительность поведенческих реакций заметно ниже — единицы мг/л (Патин, 1979; Лукьяненко, 1983). В то же время нужно подчеркнуть, что изменение поведения гидробионтов, как и изменение выживания, является интегральным показателем отношения к токсиканту. Особый интерес в этой связи представляют реакции животных, в которых наблюдается изменение знака реакции — смена положительного фототаксиса или геотаксиса на отрицательный, переход от плавания в толще воды к плаванию у дна или поверхности (Poulet, Ouelet, 1982; Гроздов, 1986; Новосадова, 1987; Stallwitz, Hader, 1994). Такие реакции очень наглядны, обслуживаются сложными инстинктами и могут не только способствовать определению чувствительности к тяжелым металлам, но и пролить свет на механизмы воздействия тяжелых металлов на центральную нервную систему и поведение животных.

Супралииторальные бокоплавы рода *Orchestia* также имеют сложную форму поведения, при которой наблюдается смена направления движения. Это — солнцеконпасная ориентация по картине поляризованного неба, положению Солнца и

Луны на небосводе (Pardi, Papi, 1952). При этом бокоплавы в чистой морской воде в течение полутора и более часов плывут на сушу, а при ее опреснении и в присутствии ионов меди и цинка они через единицы-десятки минут переориентируются в сторону моря. То есть при неблагоприятных условиях наступает ускоренная инверсия ориентации (Гнубкин, 1995б; Гнубкин, Семенов, 1995).

Такая инверсия ориентации бокоплавов может наблюдаться и в присутствии ионов кадмия. Соответственно, цель настоящей работы — установить, влияют ли ионы кадмия на ориентацию бокоплавов и, если так, определить пороговую концентрацию кадмия, вызывающую ускорение инверсии ориентации.

### Объект и методика

Эксперименты проведены на супралиторальных наземных бокоплавах-орхестиях (Crustacea, Amphipoda, Talitridae), которые населяют зону заплеска побережья Черного моря. Животных брали на Крымском побережье у Карадагского заповедника летом 1994—1996 гг. из естественной популяции, которая состоит из трех видов: *Orchestia bottae* M. Edw., 1840; *O. gammarella* (Pallas, 1766); *O. montagui* Audouin, 1826 (определено по: Булычева, 1957; Мордухай-Болтовской (ред.), 1969).

Рассчитывали минимальное достоверное ускорение инверсии ориентации орхестий в экспериментальных сосудах, содержащих кадмий, в сравнении с таковым в контрольных, содержащих чистую воду. Такое минимальное достоверное (с надежностью 0,95) ускорение считалось пороговой реакцией на кадмий (Лукьяненко, 1983).

Эксперименты производили в круглых заполненных водой (2л) сосудах (верхний внутренний диаметр — 22 см, диаметр дна — 16 см, высота — 8 см) из непрозрачного молочного полистирола. Нахождение животных в непрозрачных сосудах исключало для них возможность видеть окружение, в частности, береговую черту, и «заставляло» ориентироваться по Солнцу и небу. Всего проведено 6 экспериментов. Каждый эксперимент состоял из наблюдения за переориентацией животных одновременно в нескольких (до 9) сосудах: в 2-х контрольных сосудах находилась чистая морская вода, в остальных — до 7-ми экспериментальных сосудов — чистая морская вода с добавками сернокислого кадмия ( $3\text{CdSO}_4 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$ ) марки «ХЧдлА». Концентрация ионов кадмия в экспериментальных сосудах — 0,5; 1,0; 2,5; 5,0; 10; 25 и 50 мг/л. Концентрация ионов кадмия в контроле ( $<0,0001$  мг/л) принята по Пантелееву Г. П. (1988). Соленость естественной черноморской воды у Карадага — 18‰ (Зенкевич, 1951; Ильинский, Красникова, 1971).

Животных собирали непосредственно перед экспериментом в зоне заплеска в выбросах водорослей, помещали их в большой сосуд с водой и, чтобы освободить от остатков водорослей, промывали большим количеством чистой воды. Экспериментальные сосуды размещали на берегу моря, на открытом месте при естественном солнечном освещении.

Эксперимент состоял из трех быстроследовавших одна за другой операций:

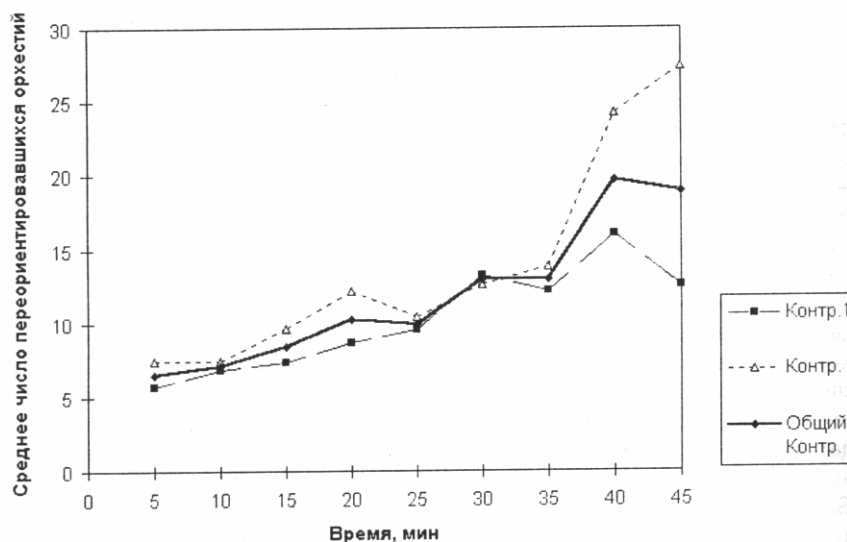
а) приготовления 1,5 л растворов — в экспериментальные сосуды с морской водой добавляли в расчете на 2 л соответствующее количество либо соли кадмия в сухом виде, либо ее концентрированного раствора;

б) переноса орхестий (с сохранением как видового, так и возрастного соотношений в популяции) из большого сосуда в контрольные и экспериментальные сосуды с более-менее равномерным распределением их по сосудам — число животных в сосудах 300—400 экз.;

в) добавления чистой морской воды до 2 л, перемешивания воды и животных, регистрации динамики ориентации.

Отсчет времени начинался с момента соприкосновения животных с раствором. Через 3—4 мин после перемешивания вода в сосудах успокаивалась и уже своими движениями не искажала картину ориентации орхестий. Так что после соприкосновения животных с раствором кадмия первую неискаженную картину ориентации можно было наблюдать только через 3—4 мин. Поэтому интервал между последовательными регистрациями был выбран с некоторым запасом — 5 мин.

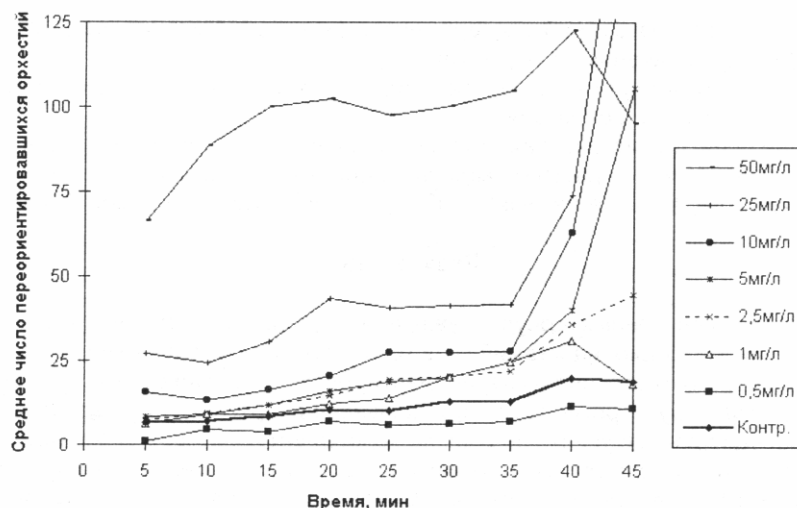
Регистрировали число животных, находящихся в  $120^\circ$  секторе сосуда, обращенном «в море». Наблюдение и регистрация продолжались до полутора часов. После 35—45 минут опыта, однако, различия в картинах распределения животных в разных сосудах становились меньше за счет вклада в инверсию ориентации естественной переориентации и общей дезориентации. Поэтому анализировалась динамика ориентации за наиболее информативный период — за 30—45 мин (рис. 1, 2; табл. 1).



**Рис. 1. Инверсия ориентации супралиторальных бокоплавов при нахождении животных в контрольных сосудах, содержащих чистую морскую воду**

Ось абсцисс — время экспозиции, мин. Ось ординат — среднее абсолютное число переориентировавшихся в сторону моря бокоплавов, находящихся в  $120^\circ$  секторе сосуда

В каждом эксперименте, как уже отмечалось, использовано по два контрольных сосуда. В обоих контрольных сосудах с течением времени среднее число ориентировавшихся в море орхестий плавно увеличивалось, отражая естественную переориентацию в сторону моря (Гнубкин, 1995б; Гнубкин, Семенов, 1995). За 45 мин регистрации оно увеличилось в 2,5—3 раза (рис. 1). Статистический анализ показал, что линии регрессии переориентации в контрольных сосудах 1 и 2 достоверно не различаются — близки углы наклона  $k$  и коэффициенты корреляции  $r$  ( $k_1 = 0,28 \pm 0,18$ ;  $k_2 = 0,35 \pm 0,22$ ; доверительные интервалы  $r_1 = 0,15—0,63$ ;  $r_2 = 0,18—0,68$ ). Это дало основание при анализе экспериментов в качестве репера принять объединенный усредненный контроль ( $k = 0,31 \pm 0,14$ ; доверительный интервал  $r = 0,25—0,60$ ), что увеличивает точность контроля-репера.



**Рис. 2. Инверсия ориентации супралитеральных бокоплавов при различном содержании кадмия в морской воде**  
Концентрации ионов кадмия приведены справа от рисунков  
Остальные обозначения, как на рис. 1

В экспериментальных сосудах, как и в контроле, после скачка абсолютной численности переориентировавшихся орхестий, который наблюдается сразу после начала опытов (после 5 мин), в дальнейшем регистрируется аналогичное контролю плавное увеличение численности переориентировавшихся орхестий (рис. 2). Это плавное увеличение числа орхестий было достоверным (для 2,5 мг/л —  $r = 0,41-0,77$ ; для 25 мг/л —  $r = 0,07-0,58$ ) и по интервалу  $r$  близким к таковому в контроле ( $r = 0,25-0,60$ ), что указывало на присутствие в реакции на кадмий вклада естественной переориентации. Чтобы нейтрализовать этот естественный вклад, число переориентировавшихся орхестий представлено в относительных к контролю единицах (Патин, 1979; Христофорова и др., 1996). При таком пересчете относительное число животных в сосудах с конкретной концентрацией кадмия, собравшихся в секторе, обращенном в море, с 5 по 30 мин, включительно, не менялось. Это позволило объединить все отсчеты, произведенные за 30 мин экспозиции, и рассчитать для каждой концентрации кадмия ( $C$ ) средние относительные числа переориентировавшихся в море животных:

$$n_c = \left( \sum_i \sum_j n_{cij} / n_{ki} \right) / \left( \sum_i \sum_j m_{ij} \right);$$

где:  $n_c$  — среднее относительное число переориентировавшихся орхестий за 30 мин экспозиции при данной концентрации;

$n_{ki}$  — среднее абсолютное число переориентировавшихся орхестий в контроле для  $i$ -той регистрации ориентации;

$n_{cij}$  — абсолютное число переориентировавшихся орхестий для  $i$ -той регистрации ориентации в эксперименте при данной концентрации ( $C$ );

$i$  — последовательные регистрации ориентации ( $i = 1$  для регистрации через 5 мин,  $i = 2$  для регистрации через 10 мин и т. д.);

$j$  — номера повторений экспериментов (всего их было проведено 6, поэтому  $j$  «пробегают» значения от 1 до максимум 6);

$m_{ij}$  — номер конкретного зарегистрированного сосуда в  $j$ -том эксперименте для  $i$ -той регистрации ориентации.

Дальнейшая статистическая обработка результатов производилась по стандартным алгоритмам — рассчитывались стандартные отклонения, параметры линейной регрессии, а также их ошибки (Баврин, 1980; Иванова и др., 1981).

### Результаты

В экспериментальных сосудах уже при первой регистрации (через 5 мин.), видна реакция животных на кадмий — в одних сосудах уменьшение, в сравнении с контролем, абсолютного числа переориентировавшихся животных, а в других — увеличение (рис. 2). Кроме того, при дальнейшей регистрации во всех сосудах также отмечено плавное увеличение числа переориентировавшихся животных. После 40 мин. экспозиции прирост числа животных, ориентирующихся в море, в сосудах, содержащих 50 мг/л кадмия, снизился. Основная этому причина — дезориентация и иммобилизация животных.

Статистический анализ представленных результатов показывает, что при концентрации кадмия 1—2,5 мг/л различия контроля и эксперимента не достоверны — ускорения инверсии ориентации не наблюдается. Достоверная инверсия ориентации отмечается только при концентрации кадмия 5—50 мг/л (табл. 1). Таким образом, пороговая концентрация кадмия — 5 мг/л.

Таблица 1

**Среднее относительное (к объединенному контролю) число животных, которые в течение 30 мин переориентировались в море**

| Сосуды                | Содержание кадмия, мг/л | Среднее за 30 мин, ( $\bar{n}_c$ ) | Число регистраций, ( $\sum \Sigma m_{ij}$ ) | Стандартное отклонение $S_{(n-1)}$ | Ошибка среднего $t \cdot S_{n-1} / \sqrt{n_c}$ | Надежность, ( $p$ ) |
|-----------------------|-------------------------|------------------------------------|---------------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------------------|---------------------|
| Эксперим. 1           | 0,5                     | 0,52                               | 29                                          | 0,49                               | 0,17                                           | > 0,95              |
| Эксперим. 2           | 1                       | 1,25                               | 30                                          | 1,06                               | 0,39                                           | н/д                 |
| Эксперим. 3           | 2,5                     | 1,48                               | 36                                          | 0,93                               | 0,32                                           | н/д                 |
| Эксперим. 4           | 5                       | 1,5                                | 36                                          | 0,87                               | 0,3                                            | > 0,95              |
| Эксперим. 5           | 10                      | 2,18                               | 36                                          | 1,19                               | 0,41                                           | > 0,95              |
| Эксперим. 6           | 25                      | 3,8                                | 36                                          | 2,12                               | 0,72                                           | > 0,95              |
| Эксперим. 7           | 50                      | 10,38                              | 29                                          | 3,86                               | 1,46                                           | > 0,95              |
| Контроль 1            |                         | 0,92                               | 36                                          | 0,71                               | 0,24                                           | н/д                 |
| Контроль 2            |                         | 1,09                               | 30                                          | 0,67                               | 0,25                                           | н/д                 |
| Контроль объединенный |                         | 1                                  | 66                                          | 0,69                               | 0,17                                           | -                   |

Интересно отметить, что при концентрации кадмия 0,5 мг/л наблюдалась стабилизация инверсии ориентации — достоверное уменьшение переориентации, что не отмечалось у орхестий в присутствии ионов меди и цинка. Такой отклик на тяжелый металл, хотя для нас и был неочевидным, не противоречит наблюдениям за откликом на тяжелые металлы у других организмов. Известно, что положитель-

ные эффекты — увеличение скорости движения хлоропластов валлиснии (Буравлев и др., 1995); увеличение численности у дюналиеллы и платимонаса (Христофорова и др., 1996) — наблюдались также при малых концентрациях меди (0,05 — 0,06 мг/л).

### Обсуждение

Солнцеконпасная ориентация как форма поведения представляет собой сложное взаимодействие зрительной и центральной нервной системы с привлечением «биологических часов» и врожденного «знания» расположения в пространстве береговой черты родного водоема. Это, как известно (Papi, 1960; Pardi, 1960; Scapini et al., 1988; Ugolini, Scapini, 1988; Scapini et al., 1992; Ugolini, Pardi, 1992), и позволяет орхестиям занимать супралиторальную зону заплеска.

Присутствие в морской воде ионов тяжелых металлов, в частности, меди, цинка и, как следует из результатов настоящей работы, кадмия вызывает ускоренную инверсию солнцеконпасной ориентации. Она наступает при концентрации меди 0,2—0,5 мг/л, цинка — 1—2 мг/л (Гнюбкин, 1995а,б), кадмия — 5 мг/л. Причем, при очень больших концентрациях тяжелых металлов (меди 5—10 мг/л, кадмия 50 мг/л) инверсия сопровождается дезориентацией и иммобилизацией животных. Из результатов следует, что чувствительность орхестий к кадмию, в сравнении с чувствительностью к другим исследованным нами металлам, самая низкая. Таким образом, ряд токсичности тяжелых металлов для орхестий ( $Cu > Zn > Cd$ ) имеет такой же порядок следования, как для морских ежей (Сяпина и др., 1991) и равноногих ракообразных (Guarino et al., 1995), хотя, он, как известно, может варьировать даже у одного вида (De Nicola et al., 1989; Migliore, De Nicola, 1990).

Реакция орхестий на присутствие кадмия в воде ставит солнцеконпасную ориентацию в один ряд с другими формами поведения, в которых присутствие в воде ионов некоторых веществ вызывает изменение знака реакции. Это — изменение знака фототаксиса у коловраток, *Brachionus plicatilis plicatilis*, который наступает в присутствии ионов кадмия при концентрации  $ЭК(50) = 5$  мг/л (Гроздов, 1986). Это также — изменение знака гравитаксиса у эвглены, который наблюдается при концентрации кадмия более 3 мкМ (около 0,34 мг/л) (Stallwitz, Hader, 1994).

Концентрация кадмия в чистых водах довольно мала. Известно, что в открытых участках морей и океанов она равна (в мкг/л) — 0,0008—0,9; в зонах локального загрязнения морей — до 50, в дождевой воде — до 50; в пресных водоемах — 0,01—500 (Патин, 1979; Мур, Рамамурти, 1987; Христофорова, 1989). Концентрация кадмия в Черном море (в мкг/л) — от 0,1 (минимальная оценка — Пантелеев, 1988) до 1,5 (максимальная оценка — Патин, 1979). Сравнение концентрации кадмия в чистой морской воде и пороговой концентрации кадмия, вызывающей инверсию ориентации орхестий, показывает, что в данной форме поведения орхестии смогли бы заметить присутствие кадмия только при концентрации на 4 и более порядков выше, то есть, при загрязнениях, которые пока не регистрируются в морской воде (Христофорова, 1989).

Наблюдаемая низкая чувствительность орхестий к кадмию, возможно, объясняется не только тем, что для тестирования выбрана не очень чувствительная реакция-отклик. Такая чувствительность может отражать их общее отношение к переменам ионного состава среды. Орхестии, как уже отмечалось, обитают в зоне заплеска под камнями, выбросами водорослей, в песке (Булычева, 1957). Эта зона характеризуется варьированием всех абиотических факторов: и солености, и влажности, и освещенности, и окружающего ионного состава. Так, влажная среда, в

которой обитают орхестии, может меняться от чистой дождевой воды или почти сухого песка до концентрированной морской воды, или «бульона» из разложившейся органики. На орхестий, обитателей данной зоны, это должно накладывать определенный отпечаток — чтобы выживать, они должны быть толерантными к изменениям среды. Признаки такой толерантности можно усмотреть как в малой чувствительности к тяжелым металлам (меди, цинку, кадмию), так и в слабой реакции орхестий на заметное повышение (до 2,5 раз) солености (Гнубкин, Семенов, 1995). Это сближает орхестий с артемиями, населяющими биотопы от устьев рек до пересыхающих соленых озер. Артемии известны как своей эвригалинностью, так и способностью переносить большие концентрации токсикантов. Так, для них не удалось подобрать концентрацию кадмия, вызывающую инверсию фототаксиса (Гроздов, 1986), а в опытах на выживание они выдерживали чудовищную концентрацию кадмия — в 48 час опытах для взрослых *Artemia salina* показана LC (50) до 398 мг/л (Патин, 1979).

Нужно сказать, что малая чувствительность к токсиканту не так безобидна. Ведь она может приводить к тому, что орхестии не будут избегать отравленную зону, когда это следует делать. Как следствие, орхестии могут стать «концентраторами» токсичного вещества и причиной отравления других животных.

Кадмий находится во II группе периодической таблицы элементов Д. И. Менделеева в подгруппе с Zn и Hg, что и определяет его поведение в живых тканях и его воздействие на них (Мур, Рамамурти, 1987; Коновалов, 1993).

Во-первых, кадмий способен замещать кальций (Мур, Рамамурти, 1987; Verboost et al., 1989; Neuman et al., 1991; Bondar et al., 1995; Pelgrom et al., 1995), нарушая нормальную работу многих жизненно важных систем организма. Хотя иногда кадмий, замещая кальций, успешно принимает на себя его функции — например, квантовый выход биолюминесценции фотопротейна обелина в присутствии  $\text{Ca}^{++}$  составил 0.24, а в присутствии  $\text{Cd}^{++}$  — 0.18 (Bondar et al., 1995), но чаще замена кальция кадмием оказывает неблагоприятное действие на организм. В частности, кадмий блокирует кальциевые каналы, которые контролируют нейротрансмиссию в базальных мембранах электрорецепторов (Neuman et al., 1991); нарушает работу каналов жабрного эпителия по переносу кальция, что приводит к гипокальциемии (Verboost et al., 1989; Neuman et al., 1991); избыток кадмия вызывает патологические изменения в мышцах, печени, кишечнике и др. (Коновалов, 1993). Далее, присутствие кадмия приводит к уменьшению вдвое содержания кальция в плазме крови рыб (Pelgrom et al., 1995), что в свою очередь может приводить к неустойчивому потреблению кислорода (Силкин, Столбов, 1995).

Во-вторых, кадмий образует прочные связи с содержащими серу лигандами в белках и низкомолекулярных тиолах, а также с азотистыми основаниями и фосфорными группами. При этом нарушается проницаемость мембран, изменяется соотношение форменных элементов крови, ингибируется синтез белков, изменяется структура и физико-химические свойства нуклеиновых кислот, что тоже неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности (Филенко, Хоботьев, 1976; Мур, Рамамурти, 1987; Христофорова, 1989; Коновалов, 1993; Hamza-Chaffai et al., 1995). Выведение кадмия из организма, по-видимому, происходит пассивно, так как существование трансэпителиальной регуляции кадмия считается маловероятным (Wright, 1995). Выводится кадмий очень медленно (период полувыведения — 10—30 лет), поэтому при регулярном попадании в организм может накапливаться (Лукьяненко, 1983; Мур, Рамамурти, 1987).

Ускоренная инверсия солнцеконпасной ориентации орхестий в присутствии ионов кадмия является явным свидетельством его воздействия на поведение. Од-

нако о механизмах действия кадмия на ориентацию орхестий при данном уровне знаний можно говорить только в самом общем виде. Перед нами предстают только последствия присутствия токсиканта, а не конкретные нарушения того или иного звена, ответственного за ориентацию. Из таких последствий следует выделить два проявления присутствия кадмия, которые, возможно, отражают разную степень нарушения ориентационного поведения:

- 1) переориентация с сохранением координированных движений при ориентации по Солнцу — инверсия ориентации;
- 2) переориентация с явными признаками нарушения координации и потерей подвижности — дезориентация и иммобилизация.

Инверсия ориентации с сохранением способности выбирать направление и нормальной координацией движений наблюдается при слабых концентрациях и в первые минуты опытов. Такая реакция может быть следствием восприятия токсиканта и активной попытки животного избежать зараженной зоны по тактике: «Если плохо, то надо двигаться в противоположном направлении». Кроме того, нельзя исключать возможность нарушения синаптической передачи в каком-нибудь звене солнцеконпасной ориентации вследствие замены кальция кадмием. Ведь такая инверсия под действием кадмия проявляется при концентрации 1—5 мг/л, соизмеримой с концентрацией кальция в морской воде — 1,57 мэкв/л (Ильинский, Красникова, 1971), т. е. может идти пассивная замена одного иона другим.

Дезориентация и иммобилизация животных, наблюдаемые при больших концентрациях кадмия, имеют явные признаки общего отравления. Они могут быть следствием нарушения функций дыхательного эпителия посредством образования прочных необратимых связей кадмия с активными центрами ферментов, SH- и аминокислотными группами (Мур, Рамамурти, 1987; Коновалов, 1993). Косвенным подтверждением прочности и необратимости связей могут служить наши предварительные эксперименты по детоксикации. В них мы делали попытки вернуть дезориентировавшихся животных к нормальной ориентации, помещая их в чистую воду. Такие попытки не увенчались успехом — даже 20-ти кратная смена чистой воды в сосуде с животными, всего после 5 мин пребывания в токсиканте, не вернула ориентацию к норме.

Автор выражает признательность Государственному Комитету по Науке и Технологиям Украины за частичную финансовую поддержку его работы (проект 5.3/394, шифр «Хвосток»).

### Литература

- Баврин И. И. Высшая математика. — М.: Просвещение, 1980. — 384 с.
- Булычева А. И. Морские блохи морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda — Talitridea). — М. — Л.: Из-во АН СССР, 1957. — 186 с.
- Буравлев Е. П., Стрижак П. Е., Смирнова Н. Н., Сиренко Л. А. Влияние растворенных в воде соединений 3d-переходных металлов на био- и химические тест-системы // Гидробиол. ж. — 1995. — Т. 31. — №6. — С. 71—79.
- Гнубкин В. Ф. Изменение нормальной ориентации полусухопутных бокоплавов в присутствии ионов тяжелых металлов // Устойчивое развитие: Загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность (Первая междунар. научно-практ. конф. — Днепропетровск, 4—8 дек. 1995). Т. 2 // Под ред. акад. Присяжко В. Ф. — Днепропетровск: Из-во ДГУ, 1995а. — С. 70.
- Гнубкин В. Ф. Инверсия ориентации супралиторальных бокоплавов как реакция на условия среды // Биол. моря. — 1995б. — Т. 21. — №2. — С. 157—159.

Гнубкин В. Ф., Семенов П. Г. Инверсия ориентации полусухопутных бокоплавов (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) Черного моря и их отношение к изменению солености среды // Зоол. ж. — 1995. — Т. 74. — №2. — С. 23—31.

Гроздов А. О. Фототаксис как тест-функция при биотестировании // Гидробиол. ж. — 1986. — Т. 22. — №3. — С. 68—71.

Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Мировой океан. — Изд-во «Советская наука». — 1951. — 506 с.

Иванова В. М., Калинина В. Н., Нешумова Л. А., Решетникова И. О. Математическая статистика. — М.: Высш. школа, 1981. — 371 с.

Ильинский О. Б., Красникова Т. Л. О химическом составе среды, окружающей некоторые механо- и электрорецепторные структуры поперечноротых рыб // Ж. эвол. биохимии и физиол. — 1971. — Т. 7. — №6. — С. 570—575.

Коновалов Ю. Д. Связывание кадмия и ртути белками и низкомолекулярными тиоловыми соединениями рыб (обзор) // Гидробиол. ж. — 1993. — Т. 29. — №1. — С. 42—51.

Лукьяненко В. И. Общая ихтиотоксикология. — М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. — 320 с.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. (ред.) Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. — К.: Наукова думка, 1969. — 536 с.

Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. — М.: Мир, 1987. — 288 с.

Новосадова Т. Г. К вопросу о биотестировании сточных и оборотных вод // Вопросы сравнительной физиологии и водной токсикологии. — 1987. — С. 42—47.

Пантелеев Г. П. Геохимические исследования микроэлементного состава природных вод Карадагского заповедника // Летопись природы Карадагского заповедника. — 1988. — Т. 5. — С. 209—211.

Патин С. А. Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. — М.: Пищ. пром-сть, 1979. — 304 с.

Силкин Ю. А., Столбов А. Я. Воздействие хлорида кадмия на внешнее дыхание и катионную проницаемость эритроцитов черноморской скорпены *Scorpaena porcus* L. // Гидробиол. ж. — 1995. — Т. 31. — №5. — С. 72—77.

Строганов Н. С. Сравнительная чувствительность гидробионтов к токсикантам // Итоги науки и техники. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. — М.: Наука, 1967. — 176 с.

Сяпина И. Г., Ващенко М. А., Дуркина В. Б. Гистопатологические изменения гонад морских ежей при действии тяжелых металлов // Биол. моря. — 1991. — №4. — С. 79—89.

Тюрин А. Н., Христофорова Н. К. Выбор тестов для оценки загрязнения морской среды // Биол. моря. — 1995. — Т. 21. — №6. — С. 361—368.

Филенко О. Ф., Хоботьев В. Г. Загрязнение металлами // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Т. 3. — М.: ВИНТИ, 1976. — 137 с.

Христофорова Н. К. Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. — М.: Наука, 1989. — 192 с.

Христофорова Н. К., Айзайчер Н. А., Березовская О. Ю. Действие ионов меди и детергента на зеленые микроводоросли *Dunaliella tertiolecta* и *Platimonas* sp. // Биол. моря. — 1996. — Т. 22. — №2. — С. 114—119.

Bondar V. S., Sergeev A. G., Illarionov B. A., Vervoort J., Hagen W. R. Cadmium-induced luminescence of recombinant photoprotein obelin // Biochim. Biophys. Acta Bioenergetics. — 1995. — V. 1231. — P. 29—32.

De Nicola M., Guarino S., Gambardella C. Acute and long-term toxicity of some heavy metals on the biological cycle of *Idotea baltica* basteri (Pallas) // Mar. Environ. Res. — 1989. — V. 28. — №1—4. — P. 535.

- Guarino S. M., Guarino F. M., Tommonaro G., De Nicola M. Cadmium-induced lipofuscins and effect of zinc on hepatopancreas cells in *Idotea baltica* // *Experientia*. — 1995. — V. 51. — P. 967—969.
- Hamza-Chaffai A., Cosson R. P., Amiard-Triquet C., El Abed A. Physico-chemical forms of storage of metals (Cd, Cu and Zn) and metallothionein-like proteins in gills and liver of marine fish from the Tunisian coast: Ecotoxicological consequences // *Comp. Biochem. Physiol. [C]*. — 1995. — V. 111C. — P. 329—341.
- Landers I. P., Rojas W. E. Cadmium accumulation, LC50 and oxygen consumption in tropica marine amphipod *Elasmopus rapax* // *Mar. Biol.* — 1992. — V. 113. — №3. — P. 409—413.
- Migliore L., De Nicola G. M. Toxicity of heavy metals to *Asellus aquaticus* (L.) // *Hydrobiologia*. — 1990. — V. 203. — №3. — P. 155—164.
- Neuman L. S. M., Rossum C. van, Bretschneider F., Teunis P. F. M., Peters R. C. Biomonitoring: cadmium deteriorates electro-orientation performance in catfish // *Comp. Biochem. Physiol.* — 1991. — V. 100C. — №1/2. — P. 259—262.
- Papi F. Orientation by night: the moon // *Cold Spring Harb. Symp.* — 1960. — V. 25. — P. 475—480.
- Pardi L. Innate components in the solar orientation of littoral amphipods // *Cold Spring Harb. Symp.* — 1960. — V. 25. — P. 395—401.
- Pardi L., Papi F. Die Sonne als Kompass bei *Talitrus saltator* // *Naturwissenschaften*. — 1952. — V. 39. — P. 262—263.
- Pelgrom S. M. G. J., Lock R. A. C., Balm P. H. M., Bonga S. E. W. Effects of combined waterborne Cd and Cu exposures on ionic composition and plasma cortisol in tilapia, *Oreochromis mossambicus* // *Comp. Biochem. Physiol. [C]*. — 1995. — V. 111C. — P. 227—235.
- Poulet S. A., Ouelet G. The role of amino acids in the chemosensory swarming and feeding of marine copepods // *J. Plancton Res.* — 1982. — V. 4. — №2. — P. 341—361.
- Poulton M., Pasco D. Disruption of precopula in *Gammarus pulex* (L): Development of a behavioral bioassay for evaluating pollutant and parasite induced stress // *Chemosphere*. — 1990. — V. 20. — №3/4. — P. 403—416.
- Redmond M. S., Scott K. J., Swartz R. C., Jones J. K. P. Preliminary Culture and Life-Cycle Experiments with the Benthic Amphipod *Ampelisca abdita* // *Environ. Toxicol. and Chem.* — 1994. — V. 13. — №8. — P. 1355—1365.
- Scapini F., Buiatti M., Ottaviano O. Phenotypic plasticity in sun orientation of sandhoppers // *J. comp. Physiol.* — 1988. — V. 163. — №6. — P. 739—748.
- Scapini F., Chellazzi L., Colombini J., Fallaci M. Surface activity, zonation and migrations of *Talitrus saltator* on a Mediterranean beach // *Mar. Biol.* — 1992. — V. 112. — №4. — P. 573—581.
- Stallwitz E., Hader D. P. Effects of heavy metals on Motility and Gravitactic orientation of the Flagellate, *Euglena gracilis* // *Eur. J. Protistol.* — 1994. — V. 30. — №1. — P. 18—24.
- Ugolini A., Pardi L. Equatorial sandhoppers do not have a good clock // *Naturwissenschaften*. — 1992. — V. 79. — №6. — P. 279—281.
- Ugolini A., Scapini F. Orientation of the sandhopper *Talitrus saltator* (Amphipoda, Talitridae) living on dynamic sandy shores // *J. Comp. Physiol. A*. — 1988. — V. 162. — №4. — P. 453—462.
- Verboost P. M., Rooij J. van., Filk G. et al. The movement of cadmium through freshwater trout branchial epithelium and its interference with calcium transport // *J. exp. biol.* — 1989. — V. 145. — P. 185—197.
- Wright D. A. Trace metal and major ion interactions in aquatic animals // *Mar. Pollut. Bull.* — 1995. — V. 31. — P. 8—18.