

УДК 594.124:577.112: 612.391: 612.22

С. А. Щербань

**ТКАНЕВЫЕ ОСОБЕННОСТИ БЕЛКОВОГО
АНАБОЛИЗМА У ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА
ANADARA INAEQUIVALVIS В УСЛОВИЯХ НОРМЫ,
ПРИ ДЕФИЦИТЕ ПИЩИ И АНОКСИИ**

Исследованы особенности анаболической активности тканей анадары в условиях нормы, при дефиците пищи и экспериментальной аноксии. Показано, что в условиях естественного существования, процессы белкового синтеза, оцениваемые по уровню содержания суммарной РНК и индексу РНК/ДНК, имели тканевую специфику. При недостатке пищи процессы биосинтеза в жабрах, гепатопанкреасе и ноге характеризовались разнонаправленностью. В жабрах отсутствовала тенденция к повышению либо снижению уровня биосинтеза, уровень синтеза в тканевых структурах ноги падал в 1,3 раза. В условиях внешней аноксии анаболическая активность жабр и гепатопанкреаса снижалась и усиливались процессы белкового катаболизма. Ткани ноги характеризовались активным белковым обменом: стимуляцией синтеза РНК и увеличением аминокислотного пула на фоне процессов распада белка.

Ключевые слова: *Anadara inaequivalvis*, белковый синтез, тканевые особенности, анаболическая активность, содержание белка, суммарная РНК, дефицит пищи, аноксия.

Двустворчатый моллюск *Anadara inaequivalvis* Bruguiere был обнаружен в Черном и Азовском морях в 80-е годы прошлого столетия и рассматривался как вид-вселенец [4, 10, 19]. Обладая высокой толерантностью к таким факторам, как температура и солёность, а также выдерживая широкий диапазон содержания кислорода в среде, он расселился преимущественно на глубине от 7 до 25 м [4, 10]. В последние годы был отмечен и на глубине 4–6 м на твердых субстратах в акватории Севастопольской бухты [6]. В настоящее время имеет место массовое оседание личинок на естественные субстраты и коллекторные установки мидийных и устричных ферм [3]. Несмотря на явное доминирование в некоторых экосистемах Черного моря, не представлял интереса в силу того, что не является промысловым видом.

Особенности физиологии и метаболизма этого вида изучены мало. Предварительные исследования энергетического обмена показали, что в условиях нормоксии интенсивность потребления O_2 у *A. inaequivalvis* в 6 раз ниже, чем у *Mytilus galloprovincialis* [8]. Известно, что гемолимфа анадары содер-

жит эритроцитарный гемоглобин [22], а её ключевые ткани имеют высокоэффективный анаэробный ферментативный комплекс и высокий уровень содержания свободных аминокислот [1, 2, 7, 8].

Вопросы роста этого вида в Черном море практически не изучены, нет данных о скорости роста и особенностях биосинтетической активности отдельных органов. Анадара растет значительно медленнее других массовых моллюсков Черного моря, таких как мидии и устрицы [3, 10, 13]. После оседания за 2—2,5 года, анадара может достигать размеров лишь 14—20 мм, а в условиях аквариума — значительно меньших [6]. Средний размер раковины 11—30 мм [10, 19]. Актуальны исследования, направленные на выяснение эколого-физиологических аспектов роста как в естественных условиях обитания, так и в условиях эксперимента, определение биохимических параметров белкового роста. В англоязычной научной терминологии этот процесс обозначается как «resant growth».

Цель настоящей работы заключалась в сравнительной оценке уровня белкового синтеза («мгновенной скорости роста») в тканях анадары разных размерно-возрастных групп из естественных поселений и анаболической активности тканей при дефиците пищи и экспериментальной аноксии.

Материал и методика исследований. Работа выполнена на взрослых особях *A. inaequalis* (с длиной створки от 14 до 27 мм), собранных с коллекторных установок рыбодобывающего предприятий «Дон-Комп» в бухте Стрелецкой (г. Севастополь) весной 2006 г. Перед проведением опыта и препарированием тканей моллюсков выдерживали в аквариуме с проточной водой в течение 2 сут. для снятия стресса. До постановки эксперимента по аноксии моллюсков содержали в слабопроточном аквариуме 15 сут. Затем, 10 ос. ($L = 22\text{--}27$ мм) были отсажены в камеру объемом 13,5 дм³, где создавали условия аноксии: содержание кислорода в воде снижали с 8,5 мг/дм³ до 0 насыщением азотом. Контроль за величиной кислородного насыщения осуществляли потенциометрически с применением стандартных хлорсеребряных электродов. Как контрольную, так и опытную группу содержали при температуре 20—23°C и солености 18‰, экспозиции — 3 сут. В течение этого времени производили полную замену воды в емкостях для удаления метаболитов. Контрольная группа находилась в условиях 86—95%-ного насыщения кислородом (8,5 мг/дм³). Для оценки возрастных особенностей белкового синтеза тканей в работе были использованы три размерно-возрастные группы: с длиной створок 14—17, 17—22 и 22—27 мм. Предположительный возраст их составлял 2,5; 3 и 3,5 года [10].

В гепатопанкреасе, жабрах, ноге и мантии определяли содержание свободных нуклеотидов (СН), суммарных РНК, ДНК, пула свободных аминокислот (АКП)¹ и белка. Исследуемые показатели измерены спектрофотометрически (СФ-26). Содержание СН, суммарной РНК и ДНК определяли по методу Спирина [9], белка — по методу Лоури [20], а свободных АК — по

¹ Автор выражает благодарность за любезно предоставленные данные по содержанию пула свободных аминокислот в тканях анадары аспирантке отдела физиологии животных и биохимии ИнБЮМ Т. И. Андреевко.

реакции с нингидрином [5]. Результаты измерений выражали в мкг/мг сухой ткани и нг/мг сухой ткани (АКП). Статистическая обработка и графическое оформление данных выполнены с применением стандартного пакета Excel 97.

Результаты исследований и их обсуждение

Условия нормы. Процессы биосинтеза белка, приводящие к наращиванию пластических ресурсов тканей, оценивали по содержанию суммарной РНК и значению индекса РНК/ДНК у моллюсков трех размерно-возрастных групп. Анализ величин показал наличие тканевой специфики синтеза и выявил некоторые возрастные особенности, прежде всего в ткани мантии анадары (рис. 1).

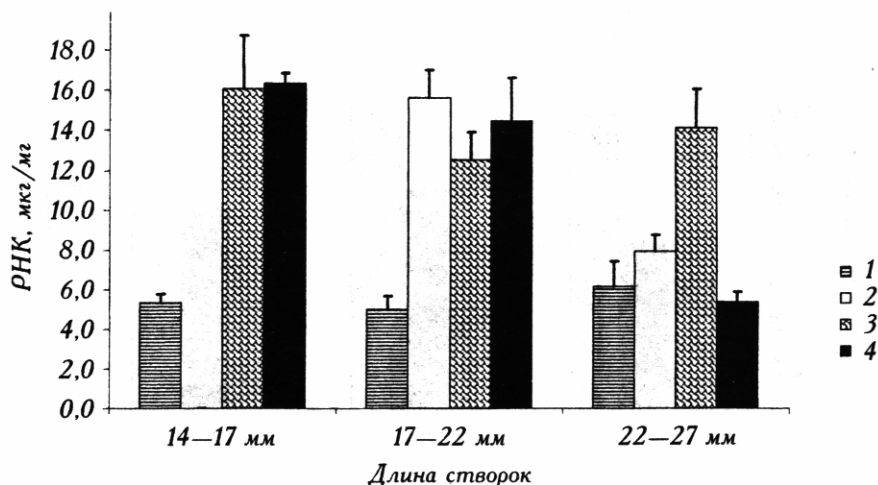
Ткани жабр и мантии анадары двух размерных диапазонов (14—17 мм и 17—22 мм) отличались максимально высокими величинами суммарной РНК. Ее содержание в жабрах было стабильно высоким у всех исследуемых групп — 12,55—16,07 мкг/мг ($p > 0,05$). Для сравнения: в жаберной ткани мидий, близких по возрастным характеристикам к группе 22—27 мм, концентрация суммарной РНК была ниже в среднем в 4,5 раза [13]. В мантийной ткани имелись размерно-возрастные отличия. Так, у группы с наибольшими размерами уровень суммарной РНК ($5,40 \pm 0,43$ мкг/мг, $p < 0,05$) достоверно ниже, чем у более мелких: $14,46 \pm 1,89$ и $16,23 \pm 0,45$ мкг/мг (см. рис. 1). Это свидетельствует о более активных процессах белкового синтеза в данной ткани у мелкоразмерных, быстрорастущих моллюсков.

Содержание суммарной РНК в ноге у всех групп анадары было низким в пределах 4,99—6,16 мкг/мг. При этом не отмечено статистически значимых различий ($p > 0,05$). К примеру, в ткани ноги депигментированных (альбиносы) мидий, близких по возрасту к размерно-возрастной группе 22—27 мм, величина данного показателя составляет $14,32 \pm 1,12$ мкг/мг [12]. Результаты говорят о том, что интенсивность синтеза в ткани ноги анадары ниже, чем в жабрах, поскольку содержание РНК здесь в 3,0 раза (группа 14—17 мм), в 2,4 (группа 17—22 мм) и в 2,2 раза (группа 22—27 мм) ниже. А по сравнению с гепатопанкреасом — в среднем в 2,2 раза.

Ткань гепатопанкреаса исследовали у двух групп. Содержание РНК у средней размерно-возрастной группы было значительно выше, чем у более крупных моллюсков: соответственно $15,64 \pm 1,14$ и $7,89 \pm 0,71$ мкг/мг. Судя по этим величинам, интенсивность биосинтетических процессов в гепатопанкреасе анадары выше, чем у мидий ($4,20 \pm 0,51$ мкг/мг) [13].

Одним из важных показателей анаболической активности может служить рассчитанный индекс — РНК/ДНК. В литературе имеется достаточно данных о пригодности его в оценке скорости процессов биосинтеза белка и регенерации тканей [13, 15, 17, 21]. Величины индекса приведены в таблице 1.

Полученные значения подтверждают высокий уровень данного процесса в жабрах исследуемых групп и мантийной ткани более мелких моллюсков.



1. Содержание РНК в тканях анадары в условиях нормы: 1 — нога; 2 — гепатопанкреас; 3 — жабры; 4 — мантия.

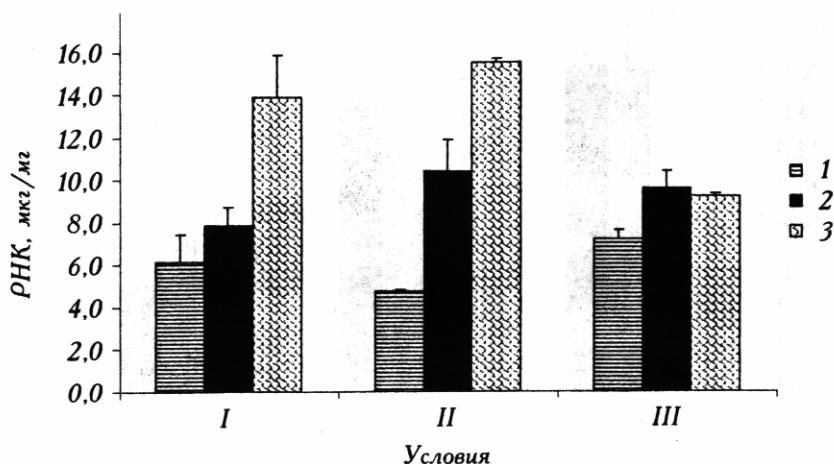
1. Значения индекса РНК/ДНК в тканях разноразмерных групп анадары ($M \pm SD$, $n = 6$)

Ткани	Размерно-возрастные группы		
	$L = 14-17$ мм	$L = 17-22$ мм	$L = 22-27$ мм
Жабры	$9,67 \pm 0,68$	$5,60 \pm 0,15$	$6,44 \pm 0,33$
Мантия	$8,12 \pm 0,42$	$6,94 \pm 0,34$	$3,93 \pm 0,06$
Гепатопанкреас	—	$3,75 \pm 0,13$	$2,72 \pm 0,03$
Нога	$4,90 \pm 0,73$	$4,87 \pm 0,43$	$4,34 \pm 0,26$

Самые низкие значения получены для гепатопанкреаса, а величины индекса для ткани ноги анадары отражают стабильный уровень биосинтеза. Таким образом, в естественных условиях существования процессы белкового синтеза в тканях моллюска имели выраженную тканевую специфику.

Дефицит пищи. Анализировалась группа моллюсков с длиной раковины 22—27 мм. Согласно полученным данным, после 15-суточной экспозиции процессы биосинтеза в жабрах, гепатопанкреасе и ноге анадары протекали по-разному. По сравнению с тканями моллюсков, находящихся в привычной среде, уровень белкового синтеза менялся незначительно. На рисунке 2 первые два триплета диаграмм отражают состояние данного процесса.

Жабренная ткань практически не реагировала на дефицит пищи: достоверных различий в содержании суммарной РНК не получено ($p > 0,05$). Анаболическая активность ткани ноги в условиях недостатка пищи несколько снижалась (в 1,3 раза по величине суммарной РНК) по сравнению с контролем ($p > 0,05$), (см. рис. 2). Даже незначительный дефицит пищи, приводит к снижению пластических ресурсов (таких как аминокислоты и белки) тка-



2. Содержание РНК в тканях анадары в условиях нормы (I), дефицита пищи (II) и аноксии (III): 1 — нога; 2 — гепатопанкреас; 3 — жабры.

ней животных. Это отражается и на снижении значений индекса РНК/ДНК [11, 12, 14, 15, 17, 21]. Проведенные исследования активности ряда ферментов углеводного и белкового обмена, а также содержания белковых метаболитов в тканях анадары в условиях голода показали, в частности, что уровень белка в жабрах понижался в первые шесть сут голодания на 21% и затем не претерпевал значимых изменений [2]. По данным этих же авторов отмечено уменьшение содержания аминокислот как в жабрах, так и в ноге анадары.

Ткань гепатопанкреаса имела свою специфику. Сравнение величин суммарной РНК и индекса РНК/ДНК у контрольной и опытной групп показало рост уровня суммарной РНК с $7,81 \pm 0,71$ до $9,60 \pm 0,90$ мкг/мг, а индекса РНК/ДНК — с 2,72 до 10,4 ед. Специфичность реакции гепатопанкреаса на голод подтверждена и рядом других показателей, прямо или косвенно связанных с направленностью процессов биосинтеза и его конечным продуктом. В частности, снижался АК пул и увеличивалось содержание белка в среднем на 30% [2]. Как оказалось, процесс адаптации анадары к голоду шел по пути активного использования резерва аминокислот печени, о чем по данным авторов [2] свидетельствовали величины активностей аминотрансфераз и резкое повышение в 3,5 раза в этом органе активности одного из лизосомальных ферментов — катепсина D. Объяснить высокое по сравнению с контрольной группой содержание белка в данном органе сложно. Вполне возможно, что в силу адаптивных возможностей ткань данного органа стремится к сохранению своего белкового резерва, активизируя уровень процессов синтеза.

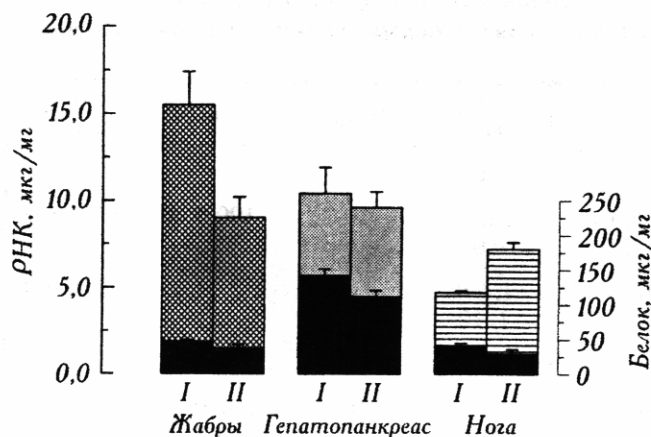
Таким образом, недостаток пищи не являлся агрессивным стресс-фактором для процессов биосинтеза в тканях анадары. Наиболее чувствительной оказалась лишь ткань ноги, так как ее анаболическая активность снижалась в 1,3 раза по сравнению с контролем ($p > 0,05$).

2 Содержание свободных нуклеотидов (СН), нуклеиновых кислот, аминокислотного пула и белка в тканях *A. inaequalis* в условиях аноксии ($M \pm SD$, $n = 8$)

Варианты опыта	СН, мкг/мг	РНК, мкг/мг	ДНК, мкг/мг	РНК/ДНК	АК, нг/мг	Белок, мкг/мг
Жабры						
Контроль	1,95 ± 0,18	15,5 ± 1,9	0,8 ± 0,06	19,3	199,0 ± 25	47,2 ± 2
Опыт	0,57 ± 0,05	9,0 ± 1,2	1,4 ± 0,10	6,4	337,1 ± 29	38,0 ± 4
Гепатопанкреас						
Контроль	1,51 ± 0,09	10,4 ± 1,5	1,0 ± 0,10	10,4	353,0 ± 65	142,1 ± 9
Опыт	0,97 ± 0,04	9,6 ± 0,9	1,2 ± 0,30	8,0	435,5 ± 39	112,0 ± 8
Нога						
Контроль	0,80 ± 0,09	4,7 ± 0,1	1,1 ± 0,10	4,2	88,6 ± 6	42,0 ± 3
Опыт	1,25 ± 0,13	7,2 ± 0,4	0,9 ± 0,11	8,0	108,1 ± 5	30,8 ± 5

Экспериментальная аноксия. Создание условий глубокого недостатка кислорода (внешняя аноксия), в которых моллюск может оказаться в силу своего образа жизни (глубина, роющий образ жизни), является важным моментом в эколого-физиологических исследованиях для интерпретации его метаболической адаптивности в целом и уровня белкового обмена в частности. Учитывая, что дефицит пищи испытывали моллюски как в контроле, так и в опыте, изменение величины исследуемых показателей следует рассматривать как результат влияния внешней аноксии. В таблице 2 представлены параметры, характеризующие анаболическую активность тканей анадары, и уровень конечного продукта — белка.

В контрольных сериях максимальные величины СН и суммарной РНК отмечены в жабрах и гепатопанкреасе; АК пула — в гепатопанкреасе. Минимальные значения всех показателей — в ткани ноги. Жабры реагировали на аноксическое условие наиболее «активно», наблюдалось снижение содержания СН и РНК в среднем в 1,7—3,4 раза (см. табл. 2), белок снижался в 1,2 раза. В гепатопанкреасе уровень СН незначительно снижался ($p > 0,05$), различия в содержании суммарной РНК также недостоверны ($p > 0,05$), пул свободных АК возрастал в 1,2 раза ($p > 0,05$), белок снижался в 1,2 раза. Подобные изменения белковых и аминокислотных параметров отмечены при интерпретации механизмов общего метаболизма анадары в условиях аноксии [1]. Таким образом, в жабрах и печени моллюска замедлялись процессы белкового синтеза и усиливались процессы белкового катаболизма. В этих условиях метаболические процессы в гепатопанкреасе ориентированы на



3. Содержание суммарной РНК и белка в тканях анадары в условиях дефицита пищи (I) и аноксии (II).

продукцию АК (опытная величина АК пула была максимальной) (см. табл. 2, рис. 3).

Понижение уровня белкового синтеза в гипоксических средах в условиях дефицита пищи имело место и у близкого к анадаре моллюска *Mytilus galloprovincialis*. Экспериментально установлено, что при 1-суточной и 4-х суточной гипоксии в жабрах снижа-

лось содержание суммарной РНК на 67,1%, в гепатопанкреасе на 66,3%; белка — в среднем на 30—50% от контрольного уровня и независимо от продолжительности гипоксии [14]. При этом падение содержания белка в гепатопанкреасе было более значительным, чем в жабрах, что объяснимо высокой функциональной реактивностью этой ткани. Длительная (4-х сут) гипоксия приводила к увеличению в воде концентрации аммонийного азота в 15,5 раза [14].

По сравнению с указанными тканями, реакция структур ноги анадары была несколько иной. Так, на фоне увеличения содержания свободных аминокислот в 1,2 раза и снижения содержания белка также в 1,2 раза (что отмечено для жабр и гепатопанкреаса), увеличивалось содержание СН и суммарной РНК в среднем в 1,5 раза (см. табл. 2, рис. 2, 3). Это свидетельствует о высоком уровне белкового метаболизма в данном органе.

Отражением направленности процесса биосинтеза являются и величины индекса РНК/ДНК, которые хорошо коррелируют со значениями суммарной РНК (см. табл. 2). В двух тканях опытной группы они снижаются, в ткани ноги, наоборот, увеличиваются.

Таким образом, в условиях аноксии, во всех тканях происходило снижение содержания белка (по нашим данным и данным авторов [1, 16]) и увеличение содержания мочевины [1], что отражало усиление процессов белкового катаболизма. Фактом, свидетельствующим о гидролизе белков может служить величина активности катепсина D, которая существенно снижалась в жабрах и гепатопанкреасе анадары [1]. Однако, в ткани ноги изменения уровня катепсина D не зарегистрированы. Использованные белков как энергетических субстратов в гипоксической среде разными видами моллюсков было подтверждено и более ранними работами [11, 12, 20]. В этой связи нами показано, что тканевая специфика белкового катаболизма у анадары не является исключением.

Заклучення

Ткани різнорозмірних груп анадари, не испытывающих на себе стрессовых факторов, характеризовались следующими особенностями. Жаберным структурам анадари свойственна высокая анаболическая активность. Её уровень у всех групп приблизительно одинаков. Синтетическая активность мантии двух размерно-возрастных групп (14—17 и 17—22 мм) выше в среднем в 2,7 раза, чем у более крупных моллюсков (22—27 мм). Тканевые структуры ноги наиболее инертны. Интенсивность синтеза ниже, чем в жабрах в 3,0 раза (у мелких); в 2,4 раза (у средних) и в 2,2 раза (у крупных); чем в гепатопанкреасе — в среднем в 2,2 раза.

В гепатопанкреасе, жабрах и ноге моллюска в условиях дефицита пищи и внешней аноксии процессы белкового синтеза протекали разнонаправленно.

В жаберной ткани при дефиците пищи не отмечалась тенденция к повышению либо к снижению уровня белкового синтеза. В гепатопанкреасе при этих же условиях уровень синтеза возрастал в 1,3 раза, что указывало на адаптивные возможности и стремление к сохранению белкового резерва ткани. Анаболическая активность ткани ноги несколько снижена (в 1,3 раза) по сравнению с уровнем в тканях моллюсков, находящихся в условиях нормы.

При действии внешней аноксии анаболическая активность жабр и гепатопанкреаса снижалась и активировались процессы белкового катаболизма. Метаболические процессы в гепатопанкреасе были ориентированы на продукцию аминокислот: опытная величина АК пула составила максимальную величину — $435,0 \pm 40,1$ нг/мг. Ткань ноги характеризовалась активными процессами белкового обмена: стимуляцией синтеза РНК и увеличением АК пула на фоне процессов распада белка.

★★

Досліджено особливості анаболическої активності тканин анадари за умов норми, дефіциту їжі та експериментальної аноксії. Показано, що в умовах природного існування процеси білкового синтезу, що оцінюються за рівнем вмісту сумарної РНК та індексу РНК/ДНК, мали тканеву специфіку. За умови нестачі їжі процеси біосинтезу у зябрах, гепатопанкреасі і нозі характеризувались різнонаправленістю. У зябрах тенденція до підвищення чи зниження рівня біосинтезу була відсутня, рівень синтезу у тканинних структурах ноги знижувався у 1,3 разу. В умовах зовнішньої аноксії анаболическа активність жабр і гепатопанкреасу знижувалась, процеси білкового катаболізму посилювались. Тканини ноги характеризувались активним білковим обміном: стимуляцією синтезу РНК та збільшенням амінокислотного пулу на фоні процесів розкладу білка.

★★

The peculiarities of anabolitical activity of anadara tissues in normal condition, nutrition stress and experimental anoxia were investigation. It was shown the protein synthesis process estimated according to total RNA content and RNA/DNA index, have the tissue peculiarity in normal conditions. Biosynthesis process in gills, hepatopancreas and legs were characterised by different directions under the nutrition stress. Thus, the tendency of biosynthesis levels increase or decrease in gills was absent; the synthesis level in legs tissues in 1,3 ti-

mes decreased. In anoxia the anabolitical activity of gills and hepatopancreas are decreasing and protein katabolism activity are increasing. The leg tissue were characterised by active protein metabolism stimulating of RNA synthesis and increasing of total content of aminoacid.

1. Андриченко Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // Доп. НАН України. — 2009. — № 7. — С. 155—160.
2. Андриченко Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Особенности реорганизации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) в условиях экспериментального голодания // Мор. экол. журн. — 2009. — Т. 8, № 3. — С. 15—24.
3. Вялова О.Ю., Борогина А.А., Щербань С.А. Первые результаты вселения и выращивания тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* различной плоидности в Черном море // Материалы 3-й междунар. науч.- практ. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки», Владивосток, 8—10 сент. 2008 г. — Владивосток, 2008. — С. 231.
4. Золотарев В.Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* — новый элемент фауны Черного моря // ДАН СССР. — 1987. — Т. 297. — С. 501—502.
5. Камышников В.С. Справочник по клинико-биохимическим исследованиям и лабораторной диагностике. — М.: МЕДпресс-информ., 2004. — 501 с.
6. Ревков Н.В., Болтачева Н.А., Николаенко Т.В., Колесникова Е.А. Разнообразие зообентоса рыхлых грунтов в прибрежной зоне Крымского побережья Черного моря // Океанология. — 2002. — Т. 42, № 4. — С. 561—571.
7. Солдатов А.А., Андриченко Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequivalvis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // Доп. НАН України. — 2008. — № 4. — С. 161—165.
8. Солдатов А.А., Столбов А.Я., Головина И.В. и др. Тканевая специфика метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* Bruguiere // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2005. — Т. 4, № 27. — С. 230—232.
9. Спирин А.С. Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот // Биохимия. — 1958. — Т. 23, № 5. — С. 656—662.
10. Стадниченко С.В., Золотарев В.Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007—2008 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. — Вып. 20. — С. 248—261.

11. Шапиро А.З., Звездовская Н.М. Об изменении содержания белка в тканях мидий при экспериментальных воздействиях (в условиях эксперимента) // Экология моря. — 1986. — Вып. 24. — С. 96—102.
12. Шульман Г.Е., Аболмасова Г.И., Столбов А.Я. Использование белка в энергетическом обмене гидробионтов // Успехи совр. биологии. — 1993. — Т. 113, № 5. — С. 576—586.
13. Щербань С.А. Особенности соматического и генеративного роста у некоторых цветковых морф мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Экология моря. — 2000. — Вып. 53. — С. 77—83.
14. Щербань С.А., Вялова О.Ю. Влияние краткосрочной гипоксии на некоторые ростовые показатели черноморской мидии в условиях дефицита пищи // Там же. — 2001. — Вып. 58. — С. 57—60.
15. Bowen K.L., Johannsson O.E., Smith R., Schlechtriem C. RNA/DNA and protein Indices in Evaluating Growth and Condition of Aquatic Organisms: Review // Ann. Conf. Great Lakes Res. — 2005. — Vol. 48. — P. 34—39.
16. De Zwaan A., Cortesi P., van der Thillart G., Roos L. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia — tolerant marine mollusks a biochemical analysis // Mar. Biol. — 1991. — Vol. 111. — P. 341—343.
17. Gabbott P.A. Energy metabolism // Marine mussels: the ecology and physiology. — Cambridge; London; New York, 1976. — P. 293—317.
18. Gao L., Chen L., Song B. Effect of starvation and compensatory growth on feeding, growth and body biochemical composition in *Acipenser schrenckii* juveniles // J. Fish. China. — 2004. — Vol. 28, N 3. — P. 279—284.
19. Gomoiu M.T. *Scapharca inaequivalvis* (Bruguere), a new species in the Black Sea // Cercet. Mar. Rech. Mar. — 1984. — N 17. — P. 131—141.
20. Lowry O.H., Rosenbrough A.L., Forr A.L. Protein measurement with Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, N 1. — P. 265—275.
21. Rooker J.R., Holt G.J. Application of RNA: DNA ratios to evaluate the condition and growth of larval and juvenile red drum (*Sciaenops ocellatus*) // Mar. Freshwat. Res. — 1996. — Vol. 47, N 2. — P. 12—18.
22. Weber R.E., Lykke-Madsen M., Bang A. et al. Effect of cadmium on anoxia survival, hematology, erythrocytic volume regulation and hemoglobin-oxygen affinity in the bivalve *Scapharca inaequivalvis* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1990. — Vol. 144. — P. 29—38.

Институт биологии южных морей
НАН Украины, Севастополь

Поступила 30.06.11