

УДК 594.124:591.134(262.5)

Биохимические индикаторы пластического роста у представителей морских *Vivalvia* (Черное море)

Щербань С. А.

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
Shcherbansa@yandex.ru

Представлен обзор собственных и литературных данных по биохимической индикации процессов пластического роста у массовых морских двустворчатых моллюсков Черного моря: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1783) и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Рассматривается применение таких основных индикаторных показателей, как содержание суммарных рибонуклеиновых кислот (РНК), ростового индекса РНК/ДНК, а также дополнительных: содержание белка, аминокислот, индексов СН/РНК, РНК/сухая масса и РНК/белок для оценки процессов белкового синтеза (соматического и генеративного) у моллюсков как в условиях естественного обитания и аквакультуры, так и при воздействии токсических соединений ПХБ (ароклор 1254) и ТДТМА (тетрадецилтриметиланнония бромид) в условиях эксперимента. Предложены различные аспекты применения данных показателей в гидробиологической практике.

Ключевые слова: мидия, устрица, анадара, суммарные рибонуклеиновые кислоты (сум.РНК), расчетный индекс РНК/ДНК, биосинтез белка, скорость роста, двустворчатые моллюски.

ВВЕДЕНИЕ

При изучении ростовых процессов у животных и у гидробионтов в частности находит широкое применение ряд методов, включающих получение и анализ морфометрических, физиологических и биохимических параметров. При использовании биохимических методов чаще всего проводится оценка таких показателей, как содержание суммарных фракций РНК, ДНК, содержание белка и расчетный индекс РНК/ДНК. Все они стали применяться достаточно давно и не потеряли значимости в виду своей универсальности, пластичности и относительной простоты. Данные по содержанию общего белка рассматриваются в данном случае не только как пластический компонент тканей – результат биосинтеза, но и как ретенция: результат процессов ана- и катаболизма тканей. На стандартных гидробиологических объектах, таких как устрицы, голубая мидия, американские лещи, атлантические виды сельди и окуня, было установлено, что индекс РНК/ДНК чувствителен к смене пищевых уровней и может служить показателем «мгновенной» скорости белкового синтеза (Wright, Martin, 1985; Robinson, Ware, 1988; Megurk, Kusser, 1992; Clemmesen, 1994 и др.). Авторы многих работ использовали индекс РНК/ДНК, называя его индексом мощности синтеза протеина, как в лабораторных экспериментах, так и при анализе популяционной динамики растущих в природе личинок, поскольку само их существование и рост прямо коррелируют с их пищевым статусом (Buckley, 1984; Canino, 1994; Clemmesen, 1989, 1994; Stillman et al, 1996 и др.).

Биохимический аспект изучения вопросов роста у морских двустворчатых моллюсков в природной среде обитания, так же, как и в аквакультуре, всегда был и остается актуальным, несмотря на приоритетность морфометрических методов оценки. Объектами таких исследований являлись мидии: черноморская – *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) (Дивавин, 1984; Щербань, 1991, 2000, 2010а, 2010б; Щербань, Вялова, 2008; Karavanceva, Shcherban, 2014) и калифорнийская – *Mytilus californianus* (Conrad, 1837) (Clemmesen, 1994; Danlhoff, Menge, 1996; Stillman et al., 1996 и др.); устрицы: *Crassostrea viridis* (Thunberg) (Hetzl, Wright, 1983 и др.) и *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1783) (Вялова и др., 2008);

черноморская анадара – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (= *Anadara inaequivalvis* (Bruguiera, 1789) (Щербань, 2010a; Shcherban, 2012; Ревков, Щербань, 2017 и др.; Krapal et al., 2014), а также мия – *Mya arenaria* (Linnacus, 1758) (Mayrand et al., 1994) и чилийский гребешок – *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) (Martinez et al., 1992). Все эти виды являются массовыми и доступными для гидробиологических исследований, а некоторые из них и доминантами в экосистемах донных сообществ. Такой подход комплексной оценки анаболической активности тканей имел место и при исследовании двустворчатых моллюсков в аквакультуре (Martinez et al., 1992; Mayrand et al., 1994; Вялова и др., 2008).

Целью данной работы является анализ собственных и литературных данных по основным биохимическим параметрам и индексам роста, применяемым для характеристики тканевого биосинтеза белка (пластического роста) у представителей морских двустворчатых моллюсков, являющихся массовыми видами в экосистеме Черного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В тканях моллюсков (гепатопанкреас, жабры, нога, мантия, гонады) и общих гомогенатах (для устриц) определяли содержание свободных нуклеотидов (СН), суммарных рибонуклеиновых кислот (сум.РНК) и ДНК видоизмененным методом А. С. Спирина (Дивавин, 1984; Спиринов, 1958), белка – по методу Лоури (Lowry, 1951), свободных аминокислот (АК) – по реакции с нингидрином (Камышников, 2004).

Исследуемые показатели измеряли спектрофотометрически (СФ-26). Результаты измерений выражали в мкг/мг сухой ткани и нг/мг сухой ткани (для аминокислотного пула). На основе полученных величин рассчитывали индексы тканевого биосинтеза. Статистическая обработка и графическое оформление данных выполнены с применением стандартного пакета Excel 97.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Черном море статус доминирующих двустворчатых моллюсков имеют мидии, митилиастеры и в перспективе устрицы, которых неоднократно пытались акклиматизировать в различных районах Крымского побережья еще с 80-х годов прошлого столетия. К массовому виду в последние 10 лет относят и нового вселенца – анадара.

Устрица *Crassostrea gigas*. Завезенная в 2007 году из питомника северо-атлантического побережья Франции в Черное море *C. gigas* стала марикультурным объектом. Оценка скорости роста ее молоди (спат 2 месяцев при длине 6,5мм) была проведена в условиях морской фермы (пос. Качивели, Крым) (Вялова и др., 2008). С целью выявления наиболее быстрорастущих линий устриц разной плоидности проводился мониторинг основных ростовых биохимических параметров (сум. РНК, содержания белка и индекса РНК/ДНК), а также динамики сухого вещества у диплоидных и триплоидных линий спата в процессе роста моллюсков в садках (5, 9 и 11 месяцев со дня посадки). Величины средних сухих масс тканей, содержания РНК и некоторых расчетных индексов приводятся в таблице 1.

По нашим данным, диплоидные линии устриц имели несколько больший объем мягких тканей (в среднем в 1,2–1,3 раза) при относительно равной массе створок и ее длине, чем триплоидные. Содержание сум. РНК у триплоидов, однако, значительно выше, чем у диплоидов, уже через 5 месяцев после посадки; через 9 месяцев наблюдалось снижение содержания, а следовательно, и темпов роста молоди обеих линий. Исходя из значений, можно констатировать, что в первые 5 месяцев после посадки интенсивность ростовых процессов у триплоидных форм устриц достоверно выше, значительно выше она и вплоть до достижения годовалого возраста, а процесс роста характеризуется скачкообразностью. Применение экспресс-методики позволило оценить «мгновенную скорость» ростовых процессов и онтогенетические особенности роста разных линий устриц на первых этапах искусственного выращивания.

Таблица 1

Содержание РНК, сухой массы тканей и величины ростовых индексов у *Crassostrea gigas* (Вялова и др., 2008)

Сроки посадки	W, сух. м, мг		РНК, мкг/мг		РНК / ДНК		РНК / сух. м, мг	
	Диплоиды	Триплоиды	Диплоиды	Триплоиды	Диплоиды	Триплоиды	Диплоиды	Триплоиды
Спат	-	-	1,14	4,34	-	-	-	-
5 месяцев	45,5	36,4	2,08	4,99	12,2	16,9	0,04	0,14
9 месяцев	37,1	30,3	1,21	3,74	4,4	6,8	0,03	0,12
11 месяцев	53,6	55,1	2,86	7,06	14,6	19,3	0,05	0,13

Примечание к таблице. Средняя сырая масса (общая) посаженного в садки спата составляла 308 ± 20 мг (диплоиды) и 228 ± 50 мг (триплоиды) при длине створок в $6,5 \pm 0,13$ мм. Линейные размеры исследуемых устриц у диплоидных линий (5 месяцев) – 40–45 мм, 9 месяцев – 60–65 мм, 11 месяцев – 74–78 мм; у триплоидных линий (5 месяцев. – 40–45 мм, 9 месяцев – 58–62 мм, 11 месяцев – 80–85 мм.

Черноморская мидия – наиболее изученный в этом отношении вид двустворчатых (Щербань, Аболмасова, 1991; Щербань, 1992, 2000, 2010; Вялова, 2000; Щербань, Вялова, 2008 и др.). Особенности цикла размножения этого вида позволяют создавать отдельно когорты производителей – самцов и самок – и изучать особенности половых продуктов после вымета, до оплодотворения и начала эмбриогенеза. Особенно это значимо в комплексе с оценкой биохимических характеристик гонад в преднерестовый и нерестовый периоды, а также в регенерирующих гонадах. До недавнего времени ощущался дефицит этих данных, а содержание их в выметанных половых продуктах не исследовалось. Проведенные работы на генеративной ткани самцов и самок мидий черной цветовой морфы на разных стадиях подготовки к нересту, а также постнерестовых гонадах (резорбция, 6 стадия) показали, что содержание нуклеиновых кислот заметно возрастает по мере созревания гонад от 1 до 4 стадии, достигая максимума на 5 стадии (нерест) (Щербань, Вялова, 2008 и др.). Так, к примеру, содержание сум. РНК у самцов 3–4 преднерестовой стадии в 1,9 раза ниже, чем в гонадах самцов, готовых к вымету; для самок эти различия составляют величину 2,1 раза (Щербань, Вялова, 2008; Karavanceva, Shcherban, 2014).

Таблица 2

Содержание РНК (мкг. мг⁻¹ сухой массы) и значения индекса РНК/ДНК в гонадах мидий в весенне-летний период (Karavanceva, Shcherban, 2014)

Стадия зрелости гонад	Самки		Самцы	
	РНК	РНК/ДНК	РНК	РНК/ДНК
1	$3,30 \pm 0,15$	-	$3,90 \pm 0,10$	-
2	$4,49 \pm 0,17$	-	$4,49 \pm 0,21$	-
3–4	$6,92 \pm 0,70$	10,7	$7,94 \pm 0,25$	15,6
5	$15,01 \pm 1,27$	15,4	$15,60 \pm 2,04$	9,2
6	$5,50 \pm 0,30$	1,7	$6,10 \pm 0,41$	15,9

В условиях температурной стимуляции нереста уровень синтеза повышался у самцов в 2 с лишним раза по сравнению с самками (Karavanceva, Shcherban, 2014), а в условиях природного нереста был одинаков (табл. 2). В эксперименте особо показательным был индекс РНК/ДНК, который в гонадах самцов был значительно выше (36,2), чем у самок

(5,5). Также по величинам количественного содержания ДНК в половых продуктах определялся предполагаемый объем личиночного материала и оплодотворяющая способность самцов. Выметанные половые продукты самцов характеризовались максимально высоким содержанием ДНК, в 8,9 раза выше, чем у самок, иными словами, предположительно на 1 выметанную яйцеклетку приходится 9 выметанных сперматозоидов. Такие данные для этого вида получены впервые (Караванцева, Щербань, 2010). Более детальная характеристика особенностей генеративного синтеза у нескольких основных цветовых морф мидий, включая редкую «альбиносную» морфу, а также половые различия этого процесса представлены в работе авторов (Щербань, Вялова, 2008). С высокой степенью достоверности данных определен фенотип депигментированной морфы («альбиносы») с высоким уровнем репродуктивного синтеза.

Более ранними исследованиями на природных популяциях *Mytilus galloprovincialis* (бухта Ласпи (район Южного берега Крыма) и бухта Казачья (Севастополь)) были получены данные по ростовым характеристикам соматической ткани (мантийные лепестки) и гонад у разновозрастных групп моллюска (Щербань, 2000). В результате проведенных на трех видах морф (черной, темно-коричневой и коричневой) исследований было показано, что имеют место достоверные различия биохимических ростовых параметров и выявлен фенотип (черной морфы) с максимальным темпом роста (Щербань, 2000). Также установлено, что общий тканевой гомогенат, полученный от сеголеток мидий сравниваемых цветовых морф, имеет те же фенотипические особенности, что и тканевые гомогенаты половозрелых моллюсков.

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* был обнаружен в Черном и Азовском морях в 80-е годы прошлого столетия и рассматривался как вид-вселенец (Gomoiu, 1984; Золотарев, 1987; Стадниченко, Золотарев, 2009). Его появление в Черном море связывают с судоходством, вызвавшим случайный занос личинок с балластными водами (Zaitsev, Mamaev, 1997; Шиганова, 2009) из умеренных широт северной части Тихого океана (Zenetos et al., 2004). Первые находки *A. kagoshimensis* у берегов Крыма датируются концом 1990-х – началом 2000-х годов (Ревков и др., 2002, 2004). Однако довольно быстро из малозаметного вселенца уже к 2013 году на ряде участков Крымского шельфа она превратилась в одну из руководящих форм бентоса со средней плотностью и биомассой до 83 экз./м² (max. 328) и 82 г/м² (max. 374) (Ревков, 2016). Обладая высокой толерантностью к таким факторам, как температура и соленость, а также выдерживая широкий диапазон содержания кислорода в среде, моллюск расселился преимущественно на глубинах от 7 до 25 м (Золотарев, 1987; Стадниченко, Золотарев, 2009). В настоящее время имеет место массовое оседание личинок на естественные субстраты и коллекторные установки мидийных и устричных ферм (Вялова и др., 2008). Несмотря на явное доминирование в некоторых экосистемах Черного моря не вызывал к себе особого интереса в силу того, что не нарушал баланса в структурах бентосных биогеоценозов и не являлся промысловым видом.

Особенности пластического роста и регенерации тканей природной популяции анадары, обитающей в Черном море, вплоть до 2008 года не исследовались. В общей проблеме вопросов роста известны лишь фрагментарные данные морфометрических показателей, линейных и весовых приростов, скоростей линейного роста и особенностей аллометрии створок (Чихачев и др., 1994; Пиркова, 2012; Финогенова и др., 2012; Жаворонкова, Золотарев, 2014). Так, в работе А. В. Пирковой (2012) представлены модели весового и линейного роста на разных стадиях роста моллюска в условиях аквакультуры, сезонные зоны роста изучены А. С. Чихачевым (1994). Моллюск растет значительно медленнее других массовых двустворчатых моллюсков Черного моря, таких, как мидии и устрицы (Ревков и др., 2004; Вялова и др., 2008; Щербань, 2000). После оседания за 2–2,5 года анадара может достигать лишь размеров 14–20 мм, а в условиях аквариума значительно меньших (Ревков и др., 2002). Средняя длина анадары в возрасте 3–4 года в районе дельты Дуная составляет 23,7–29,8 мм (Стадниченко, Золотарев, 2009). Средний размер раковины моллюска в Черном море – 11–30 мм (Стадниченко, Золотарев, 2009).

Исследованиями на трех размерно-возрастных группах (предположительный возраст их составил 2,5, 3 и 3,5 лет) получены данные по тканевой специфике роста соматических органов моллюска, обитающего в природной среде, а также в эксперименте при дефиците пищи и аноксии (Щербань, 2010а; Shcherban, 2012). Полученные данные свидетельствовали о разнонаправленности процессов тканевого биосинтеза белка. По нашим данным, в условиях естественного обитания наиболее высокая анаболическая активность была свойственна жабрам и мантии моллюска (табл. 3). Это особенно было выражено у мелкоразмерных особей (14–17 мм и 18–21 мм). Так, у этих групп уровень РНК в жабрах и мантии был самым высоким (12,37–16,32 мкг мг⁻¹ сухой ткани). При этом с увеличением размеров моллюска (размерная группа 22–27 мм) в мантии, а также гепатопанкреасе отмечали снижение содержания РНК более чем в 2 раза, что подтверждено и величиной индекса РНК/ДНК (3,2 для гепатопанкреаса и 3,9 для мантии).

Таблица 3

Содержание сум. РНК и величины индекса РНК/ДНК в тканях разноразмерных групп анадары *Anadara inaequivalvis* (Щербань, 2010а)

Ткани	Размерно-возрастные группы					
	14–17 мм		18–21 мм		22–27 мм	
	РНК	РНК/ДНК	РНК	РНК/ДНК	РНК	РНК/ДНК
Жабры	16,06	9,6	12,37	5,6	13,92	6,4
Мантия	16,32	8,1	14,46	6,9	5,41	3,9
Гепатопанкреас	-	-	5,64	3,7	7,80	3,2
Нога	5,31	4,9	4,99	4,8	6,12	4,3

Процессы белкового синтеза в структурах ноги у всех исследуемых групп протекали без выраженных отличий, о чем свидетельствуют как значения сум. РНК (4,99–6,12), так и величины индекса РНК/ДНК (от 4,3 до 4,9). Самые низкие значения индекса были получены для гепатопанкреаса.

Создание условий глубокого недостатка кислорода (внешняя аноксия), в которых моллюск может оказаться в силу своего образа жизни (глубина, погруженность в грунт), является важным моментом для интерпретации его метаболической адаптивности в целом и уровня белкового обмена в частности. Для оценки особенностей протекания этих процессов применялись вышеописанные параметры, включая также пул свободных нуклеотидов (СН) и пул свободных аминокислот (АК) (табл. 4 и 5). Учитывая, что дефицит пищи испытывали моллюски как в контроле, так и в опыте, изменение исследуемых показателей следует рассматривать как результат влияния внешней аноксии. В таблице 4 представлены параметры, характеризующие анаболическую активность тканей анадары и уровень конечного продукта – белка.

Показательными являются все 3 индекса, хорошо коррелирующие между собой: СН/РНК (снижается в 1,5–2 раза), РНК/Белок (снижается в 1,5 раза) индекс РНК/ДНК – в 1,3–3,0 раза в гепатопанкреасе и жабрах. В структурах ноги наблюдалось синхронное увеличение значений этих же индексов. Все это подтверждает разнонаправленность процессов тканевого белкового синтеза у анадары в экстремальных условиях.

Величина индекса РНК/ДНК применяется также для оценки процессов биосинтеза белка и регенерации тканей у двустворчатых моллюсков (включая черноморские виды) при воздействии неблагоприятных и экстремальных факторов (Canino, 1994; Stillman et al., 1996; Солдатов и др., 2005; Wopen, 2005; Щербань, 2010б). По данным А. А. Солдатов и С. А. Щербань (Солдатов и др., 2005; Щербань, 2010б), у черноморских мидий в условиях действия токсических соединений (полихлорированные бифенилы (ПХБ) и тетрадецилтриметиланноний бромида (ТДТМА)) величина индекса характеризовала уровень и направленность белкового синтеза в соматических и генеративных тканях и процессы

регенерации в жабрах. Было установлено, что величина индекса РНК/ДНК отражала угнетение процессов регенерации в жабрах и свидетельствовала о наличии выраженного токсического эффекта: контрольные значения сум. РНК и РНК/ДНК в разных тканях мидий, подверженных токсической нагрузке, были значительно выше экспериментальных. Исключение составляли лишь гонады. Концентрация РНК и индекс РНК/ДНК в жабрах мидий значительно превышали таковые значения для других тканей, что подтверждало высокую скорость роста и регенерации жаберных структур (табл. 6).

Таблица 4

Содержание свободных нуклеотидов (СН), нуклеиновых кислот, amino-кислотного пула (АК) и белка в тканях *Anadara inaequivalvis* в условиях аноксии ($M \pm m$) (по Shcherban, 2012)

Условия опыта	СН, мкг мг ⁻¹	РНК, мкг мг ⁻¹	ДНК, мкг мг ⁻¹	РНК/ДНК	АК, нг мг ⁻¹	Белок, мкг мг ⁻¹
Жабры						
Нормоксия	1,95±0,18	15,5±1,9	0,8±0,06	19,3	199,0±25	47,2±22
Аноксия	0,57±0,05	9,0±1,20	1,4±0,10	6,4	337,1±29	38,0±44
Гепатопанкреас						
Нормоксия	1,51±0,09	10,4±1,5	1,0±0,10	10,4	353,0±65	142,1±90
Аноксия	0,97±0,04	9,6±0,9	1,2±0,30	8,0	435,5±39	112,0±80
Нога						
Нормоксия	0,80±0,09	4,7±0,11	1,1±0,10	4,2	88,6±60	42,0±36
Аноксия	1,25±0,13	7,2±0,41	0,9±0,11	8,0	108,1±55	30,8±5

Таблица 5

Средние величины ростовых расчетных индексов в тканях анадары *Anadara inaequivalvis* в условиях аноксии

Условия опыта	СН/РНК	РНК/Белок	РНК/ДНК
Жабры			
Нормоксия	0,12	0,32	19,3
Аноксия	0,06	0,23	6,4
Гепатопанкреас			
Нормоксия	0,14	0,09	10,4
Аноксия	0,10	0,07	8,0
Нога			
Нормоксия	0,17	0,11	4,2
Аноксия	0,17	0,23	8,0

Наибольший токсический эффект ароклора 1254 выявлен для жабр моллюска. В ткани явно угнетались процессы регенерации. Добавление его в среду в концентрации приводило к снижению содержания в жабрах СН (с 0,32 мкг мг⁻¹ до 0,10 мкг мг⁻¹) и РНК (с 1,24 мкг мг⁻¹ до 0,89 мкг мг⁻¹ сухого веса). Индекс РНК/ДНК снижался в 2,3 раза, что свидетельствовало о замедлении процессов белкового синтеза в этом органе. Реакция тканевых структур гепатопанкреаса и ноги была практически одинакова. В гонадах, напротив, отмечали активизацию ростовых процессов, скорее всего, как проявление одной из адаптационных

стратегий, направленных на вывод токсинов из организма (Солдатов и др., 2005). Уровень РНК повышался в 2,1 раза, а индекс РНК/ДНК – в 2,7 раза.

Таблица 6
Содержание сум.РНК и значения индекса РНК/ДНК в тканях *Mytilus galloprovincialis* в условиях действия ПХБ (ароклор 1254) (Солдатов и др., 2005)

Ткани моллюска	РНК, мкг мг ⁻¹ сухого веса		РНК/ДНК	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Нога	1,13±0,15	1,61±0,17	8,8	9,9
Жабры	1,24±0,14	0,89±0,05	11,7	5,0
Гепатопанкреас	0,61±0,30	0,63±0,03	5,0	5,6
Гонады	0,32±0,04	0,67±0,04	1,5	4,1

Введение в среду ТДТМА вызывало снижение содержания РНК во всех исследуемых соматических тканях мидий (жабрах, ноге и гепатопанкреасе) в 1,4–1,5 раза. При этом пул свободных нуклеотидов не претерпевал существенных изменений. Одновременно отмечали понижение значений индекса РНК/ДНК, что также отражало угнетение процессов биосинтеза белка в данных органах (табл. 7).

Таблица 7
Содержание сум.РНК и значения индексов соматического роста в тканях *Mytilus galloprovincialis* в условиях действия ТДТМА (Щербань, 2010б)

Ткани моллюска	РНК, мкг мг ⁻¹ сухого веса		СН / РНК		РНК / ДНК	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Жабры	1,25±0,13	0,84±0,01	1,0	1,8	14,8	10,0
Гепатопанкреас	1,07±0,11	0,70±0,04	2,3	3,8	15,2	8,7
Нога	0,86±0,06	0,62±0,05	2,0	3,3	14,3	10,3

Между индексами наблюдалась обратная корреляция: СН/РНК увеличивался в 1,6 раза, РНК/ДНК снижался в 1,4–1,7 раза.

Мидии, устрицы и анадара – основные и наиболее изученные виды моллюсков Черного моря. На уровне субдоминант в Черном море обитают виды двустворчатых моллюсков, в основном приуроченные к рыхлым грунтам. Они могут входить в состав «поясных» сообществ шельфа или образовывать локальные биоценозы. К ним можно отнести *Chamelea gallina*, *Modiolula phaseolina*, *Mutillaster lineatus*, 2 вида рода *Abra*: *A. alba* и *A. nitida*. На настоящий момент исследований по биохимической индикации роста на этих видах не проводилось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главными аспектами применения рассмотренных выше показателей в гидробиологической практике могут быть следующие:

- использование индекса РНК/ДНК в качестве индикаторного индекса «мгновенной скорости» роста организмов на ювенильных и ранних стадиях развития;
- использование индекса РНК/ДНК, величин содержания сум.РНК и белка для характеристики особенностей синтеза белка (и его тканевой ретенции) в связи с годовыми жизненными циклами в оценке тканевых и онтогенетических особенностей этого процесса;

- применение величин РНК/ДНК в качестве индекса пищевого стресса (пищевой обеспеченности);
- использование основных индикаторов роста (содержание сум. РНК и РНК/ДНК) в практике хозяйств, культивирующих двустворчатых моллюсков, для прогнозирования наиболее благоприятных периодов сбора моллюсков;
- анализ тканевой специфики синтеза белка у гидробионтов для оценки негативного воздействия неблагоприятных и экстремальных факторов с помощью индекса РНК/ДНК и значения сум. РНК;
- применение в комплексе с другими физиолого-биохимическими параметрами, включая показатели активности ряда ферментов, для интерпретации общего и белкового метаболизма изучаемых объектов.

Благодарности. Автор выражает благодарность аспирантке отдела физиологии животных и биохимии ИнБЮМ Т. И. Андреенку за любезно предоставленные данные по аминокислотному составу тканей анадары.

Список литературы

- Андреенку 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.
- Вялова О. Ю., Бородина А. А., Щербань С. А. Первые результаты вселения и выращивания тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* различной плоидности в Черном море // Материалы 3-й междунар. научно-практ. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Владивосток, 8–10 сент. 2008 г.). – Владивосток, 2008. – С. 231.
- Дивавин И. А. Нуклеиновый обмен черноморских гидробионтов в различных бухтах юго-западного побережья Крыма // Экология моря. – 1984. – Вып. 2. – С. 48–51.
- Жаворонкова А. М., Золотницкий А. П. Характеристика аллометрического роста двустворчатого моллюска анадары (*Anadara inaequivalvis*) Керченского пролива // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 10. – С. 128–133.
- Золотарев В. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Черного моря // ДАН СССР. – 1987. – Т. 297. – С. 501–503.
- Камышников В. С. Справочник по клинико-биохимическим исследованиям и лабораторной диагностики // М.: МЕДПРЕСС-информ, 2004. – 501 с.
- Караванцева Н. В., Щербань С. А. Сравнительный анализ содержания нуклеиновых кислот в генеративной ткани и половых продуктах черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Материалы междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов и экосистем морских и пресных вод проблемы и пути решения», посвящ. 100-летию со дня рождения Г. В. Никольского (Ростов-на-Дону, 20–23 сент. 2010 г.). – Ростов-на-Дону, 2010. – С. 164–168.
- Пиркова А. В. Рост двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia) в Черном море при садковом выращивании // Материалы VII Междунар. конф. «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона». Керчь, ЮгНИРО, 20–23 июня 2012 г. – 2012. – Т. 2. – С. 73–78.
- Ревков Н. К. Особенности колонизации Черного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 2. – С. 3–17.
- Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Николаенко Т. В., Колесникова Е. А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Черного моря // Океанология. – 2002. – Т. 42, № 4. – С. 561–571.
- Ревков Н. К., Костенко Н. С., Киселева Г. А., Анистратенко В. В. Тип Моллюски Mollusca Cuvier, 1797 // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карад. науч. станции и 25-летию Карад. природн. заповедника НАН Украины. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ, 2004. – С. 399–435.
- Ревков Н. К., Щербань С. А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Черном море // Экосистемы. – 2017. – Вып. 9 (39). – С. 47–57.
- Спирин А. С. Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот // Биохимия. – 1958. – Т. 23, № 5. – С. 656–662.
- 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. 268–261.
- Солдатов А. А., Бочко О. Ю., Щербань С. А., Головина И. В. и др. Биохимические эффекты полихлорированных бифенилов на организм черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* // Морской экологический журнал. – 2005. – Вып. 1. – С. 105–112.
- Финогенова Н. Л., Куракин А. П., Ковтун О. А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) в Черном море // Гидробиологический журнал. – 2012. – Т. 48, № 5. – С. 3–10.

- Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // Рыбное хозяйство. – 1994. – Т. 3. – С. 40–45.
- Шиганова Т. А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии // Автореф. дисс... докт. биол. наук. – М., 2009. – 56 с.
- Щербань С. А. Особенности соматического и генеративного роста у некоторых цветковых морф мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 77–81.
- Щербань С. А. Тканевые особенности белкового синтеза у двустворчатого моллюска *Anadara inaequivalvis* (Bruguere) в условиях нормы и при дефиците пищи // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Серія біол. Спец. вып. «Гідроекологія». – 2010а. – № 3 (44). – С. 323–327.
- Щербань С. А. Влияние тетрадецилтриметиламмоний бромида (ТДТМА) на белковый биосинтез тканей двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Материалы междунар. конф. «Экология водных беспозвоночных», посвящ. 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского (Борок, 30 окт. – 2 нояб. 2010 г.). – Борок, 2010б. – С. 361–364.
- Щербань С. А., Аболмасова Г. И. Рост мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в бухте Ласпи Черного моря // Биология моря. – 1991. – № 2. – С. 82–89.
- Щербань С. А., Вялова О. Ю. Половые и фенотипические особенности содержания РНК в гонадах черноморских мидий // Допов. НАН України. – 2008. – № 2. – С. 166–170.
- Bowen K. L., Johannsson O. E., Smith R., Schleichriem C. RNA/DNA and protein Indices in Evaluating Growth and Condition of Aquatic Organisms: A Review // Ann. Conf. Great Lakes Res. – 2005. – Vol. 48. – P. 34–39.
- Buckley L. Y. RNA-DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea // Mar. Biol. – 1984. – N 80. – P. 291–298.
- Canino M. F. Effects of temperature and food availability on growth and RNA/DNA ratios of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) eggs and larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1994. – Vol. 175, N 1. – P. 1–6.
- Clemmesen C. M. RNA/DNA ratios of laboratory-reared and wild herring larval determined with a highly sensitive fluorescence method // J. Fish. Biol. – 1989. – Vol. 35. – P. 331–333.
- Clemmesen C. M. The effect of food availability, age, or size on the RNA/DNA of individualy measured herring larval: laboratory calibration // Mar. Biol. – 1994. – Vol. 118, N 3. – P. 377–382.
- Danlhoff E. P., Menge B. A. Influence of phytoplankton concentration and water exposure on the ecophysiology of *Mytilus californianus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – Vol. 144. – P. 97–107.
- Gomoiu M. T. *Scapharca inaequivalvis* (Bruguere) a new species in the Black Sea // Cercet. Mar. Rech. Mar. – 1984. – N 17. – P. 131–141.
- Hetzel E. W., Wright D. A. The use of RNA/DNA ratios as an indicator of nutritional stress in the american oyster, *Crassostrea virginica* // Estuaries. – 1983. – Vol. 6, N 3. – P. 259–265.
- Junio M. A., Gobb J. S. Estimation of recent growth of field-caught postlarval american lobsters, *Hemarus americanus*, from RNA:DNA ratios // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1994. – Vol. 51, N 2 – P. 284–297.
- Karavanceva N. B., Shcherban S. A. Content of nucleic acids in gonads, sperms and eggs of the mussel *Mytilus galloprovincialis* at natural condition and thermal stimulation // Hydrob. J. – 2014. – Vol. 50, Is. 6. – P. 47–52.
- Krapal A. M., Popa O. P., Levarda A. F., Iorgu E. I., Costache M., Crocetta F., Popa L. O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa. – 2014. – Vol. LVII (1). – P. 9–12.
- 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.
- Mayrand, E. J., Pellerin-Massicotte, Vincent B. Small scale variability of biochemical indices of growth in *Mya arenaria* (L) // J. Shellfish Res. – 1997. – Vol. 13. – P. 199–205.
- Mathers E. M., D. F. Houlihan, M. J. Cunningham. Nucleic acid concentrations and enzyme activities as correlates of growth rate of the saithe *Pollachius virens*: Growth-rate estimates of open sea fish // Mar. Biol. – 1992. – Vol. 112 – P. 361–369.
- Martinez G., Torres M., Uribe E. et al. Biochemical composition of broodstock and early juvenile *Chilean scallops*, *Argopecten purpuratus* L. held in two different environments // J. Shellfish Res. – 1992. – Vol. 11, N 2 – P. 307–313.
- Megurk M. D., Kusser W. C. Comparison of three methods of measuring RNA and DNA Concentration of Individual Pacific Herring *Clupea pallasii* Larval // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1992. – Vol. – 49. – P. 967–974.
- Menge B. A., Daley B. A., Lubchenco J. et al. Top-down and bottom-up regulation of New Zealand rocky intertidal communities // Ecol. Monogr. – 1999. – Vol. 69. – P. 297–330.
- Miglavs I., Jobling M. Effect of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic char *Salvelinus alpinus* with particular respect to compensatory growth // J. Fish. Biol. – 1989. – Vol. 34. – P. 947–957.
- Robinson S. M., Ware D. M. Ontogenetic development of growth rates in larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasii*, measured with RNA:DNA ratios in the Strait of Georgia, British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1998. – Vol. 45. – N 8. – P. 1422–1429.
- 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. – P. 12–18.
- Stillman H.B. Dahlhoff E. P., Somero G. N. Biochemical indicators of physiological state in the intertidal mussel *Mytilus californianus* // The Physiologist. – 1996. – Vol. 37 – P. 921.

Shcherban S. A. Tissue peculiarities of the protein anabolism in bivalve mollusk *Anadara inaequivalvis* in norm, under foot deficit and anoxia // Hydrobiol. J. – 2012. – Vol. 48, N 2. – P. 21–29.

Wright D. A., Martin F. D. The effect of starvation on RNA:DNA ratios and growth of larval striped bass, *Morone saxatilis* // J. Fish. Biol. – 1985. – Vol. 27. – P. 479–485.

Zaitzev Yu., Mamaev V. Biodiversity in the Black Sea: A study of Change and Decline // New York Black Sea Envir. Ser. – 1997. – N 3. – 208 p.

Zenetos A., Gofas S., Russo G., Templado J. List of Exotic Molluscs. *Anadara inaequivalvis* (web-страница) // CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean. Molluscs. – 2004. – Vol. 3. (<http://www.ciesm.org/atlas/Anadarinaequivalvis.html>).

Shcherban S. A. Biochemical indicators of somatic growth processes of marine Bivalvia (Black Sea) // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 110–119.

The review from personal observation and literary data on the biochemical indications of somatic growth processes in mass-marine bivalve mollusks of the Black Sea: *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819), *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1783) and *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) is presented. The application of such main indicators such as the content of total ribonucleic acids (RNA), growth index of RNA/DNA as well as additional protein, amino acid, indexes of SN/RNA, RNA/dry mass and RNA/protein for evaluating the processes of protein synthesis (somatic and generative) in mollusks is reviewed; both under conditions of natural habitat and aquaculture, and under the influence of experimental toxic compounds (PCBs (arclor 1254) and TDTMA (tetradecyltrimethylammonium bromide), experimental conditions). Various aspects of the applications of these parameters in hydro-biological practice are attached.

Key words: *Mytilus galloprovincialis*, *Crassostrea gigas*, *Anadara kagoshimensis*, total RNA, RNA/DNA index, protein synthesis, growth rates, bivalvia mussels.

Поступила в редакцию 04.03.18