

Экологическая биохимия

Систематическое изучение биохимических параметров обитателей моря было начато на Одесской биологической станции (ныне ОФ ИнБЮМ) в лаборатории экологической биохимии морских организмов под руководством д-ра биол. наук, проф. З.А. Виноградовой (1955—1972) и продолжается по настоящее время.

В 1950—1960-е годы изучался главным образом биохимический состав тотального планктона Черного моря для определения его кормовой ценности в сезонном и географическом аспектах с учетом суточной и многолетней изменчивости планктона (Биология моря, 1971). В дальнейшем перешли к исследованию его отдельных массовых видов (Биология моря, 1973).

Начиная с 1973 г. основное внимание направлено на изучение биохимических параметров донных беспозвоночных и их адаптации к условиям существования. Кроме того, исследовались белки и нуклеиновые кислоты морской воды и донных отложений.

Условия среды в СЗЧМ за последние десятилетия значительно изменились и отличаются от тех, что считались нормой в 1950—1960-е годы. Это существенно отразилось на биохимическом составе гидробионтов, что и послужило мотивом для исследования влияния антропогенных факторов на живой организм. Изучали также многолетние, сезонные, возрастные изменения содержания биохимических компонентов у моллюсков, в основном мидии как наиболее массового вида СЗЧМ, в зависимости от пола и фенотипа, распределение биохимических компонентов в органах и тканях моллюсков с целью определения их функциональной роли. Кроме того, исследовали ракообразных, червей, кишечнополостных, а также донные отложения и среду обитания — морскую воду.

За полувековой период существования лаборатории биохимические исследования охватили почти все звенья

трофических цепей в море. Показано, что морские организмы активно реагируют на изменение внешней среды перестройкой химического состава и биохимических механизмов. Это позволило разработать систему биохимической индикации — основу пространственно-временного мониторинга состояния отдельных видов гидробионтов, популяций, биоценозов и экосистемы в целом в изменяющихся условиях среды (Кандюк и др., 1981; Лисовская и др., 1996). Результаты исследований важны также в решении проблем сравнительной и эволюционной биохимии, биопродуктивности Мирового океана и получения лечебных и лечебно-профилактических препаратов из морепродуктов.

Изучены все основные биохимические соединения — стерины, каротиноиды, липиды, гликоген в морских организмах, а также белок и нуклеиновые кислоты в морской воде и донных отложениях, что представлено соответствующими подразделами главы.

1.1. Стерины беспозвоночных

Одной из важных составляющих химического состава гидробионтов являются стерины — биологически активные вещества, интенсивное изучение которых проводилось с конца 1950-х годов и до начала нынешнего столетия. Объектом исследования служил вначале тотальный планктон, затем его отдельные массовые виды, после чего основное внимание было направлено на изучение данного компонента у крупных беспозвоночных — моллюсков, ракообразных и червей.

Планктон служит кормом многим планктоноядным рыбам. Представляло определенный практический интерес изучение провитаминовой ценности отдельных массовых видов морского зоопланктона. Было установлено, что стерины у них, за некоторым исключением, представлены преимущественно холестерином, количество которого иногда в 5—48 раз превышает количество провитаминов D₃ (Виноградова, Кандюк, 1967). Это дало основание предположить, что холестерин, содержащийся в значительном количестве в отдельных видах зоопланктона, служит основным промежуточным соединением, из которого синтезируется 7-дегидрохолестерин в теле крупных донных беспозвоночных, питающихся планктоном.

Исследования зарубежных ученых установили, что в средиземноморском сетном планктоне, на 80—98 % состоящем из Copepoda, преобладает холестерин (Baron, Boutry, 1963). И лишь у *Pontella mediterranea* содержание провитаминов D₃ приближается к содержанию холестерина. Как известно, в отличие от остальных Copepoda, *P. mediterranea* обитает на границе гидросферы и атмосферы в специфическом слое нейстали, и для нее, по-видимому, характерны иные механизмы участия этих биологически активных веществ в обменных процессах (Виноградова, Кандюк, 1967).

Моллюски. Содержание стерина в теле черноморских моллюсков изучали многие авторы (Вендт и др., 1950; Виноградова, Вендт, 1959; Коробкина и др., 1965; Виноградова, Кандюк, 1967; Кандюк, Шевченко, 1971; Кандюк, 1979, 1987, 2002).

Исследования, проведенные в 1950—1960-е годы, показали важность и целесообразность изучения локализации этих соединений в морских организмах, однако результаты оказались недостаточными, разрозненными и не давали ответа на многие актуальные проблемы современности.

Главная задача настоящей работы — обобщение данных о наличии, качественном и количественном составе стеринах у беспозвоночных СЗЧМ, изучение влияния биотических и абиотических факторов, формирующих условия обитания гидробионтов, на содержание стеринах в теле беспозвоночных, а также выделение этих биологически активных веществ в кристаллическом виде с целью получения лечебно-профилактических препаратов.

Понимая важность проблемы, мы изучали динамику содержания стеринах у черноморских моллюсков, ракообразных и червей, обитающих в различных экологических условиях. В 1973 г. сотрудники ОФ ИнБЮМ впервые обнаружили в СЗЧМ районы массовых замороз мидий (Зайцев, 1977; Сальский, 1977). Содержание кислорода у дна приближалось к нулю, и концентрация стеринах у мидий была значительно ниже, чем в районах, где водные массы насыщены кислородом от поверхности до дна — 1,2 и 3,01 % неомыляемой фракции соответственно.

Эвтрофирование СЗЧМ резко увеличилось в 1980-е годы вследствие хозяйственной деятельности человека, что отразилось на физиологическом состоянии моллюсков и биохимических процессах, протекающих в них. Суммарное содержание стеринах в мидиях составляло 2,87—4,09 % неомыляемой фракции. В 1990-е годы в результате спада производства снизился антропогенный пресс на водоем, и количество стеринах у моллюсков возросло до 3,27-5,58 %.

Двустворчатые моллюски, которые содержат значительное количество стеринах подчас необычного строения и биологического действия, представляют большой интерес среди промысловых беспозвоночных СЗЧМ. Пальму первенства в исследованиях мы отдали мидии *Mytilus galloprovincialis*, которая наиболее распространена в этом регионе и как биофильтратор играет важную роль в очищении водоема. Кроме того, мидия обладает высокими пищевыми качествами, содержит биологически активные вещества и может использоваться как в пищевых целях, так и для приготовления лечебных и лечебно-профилактических препаратов (Вендт, 1953а; Коробкина, Данилова, 1965; Бабушкина, Бабенко, 1979; Кандюк, 2002).

Для определения функциональной роли стеринах изучали их распределение и накопление в теле и органах черноморских моллюсков — главным образом мидии, а также мии и устрицы. Содержание неомыляемых веществ в органах мидии варьировало от 0,14 до 0,81 %, причем больше всего их зафиксировано в гепатопанкреасе и жабрах. Максимальная концентрация стеринах также отмечена в этих органах. Количество стеринах в гонадах зависит от стадии развития моллюска.

Суммарное содержание провитаминов D₃ в гепатопанкреасе мидий составило 0,0047—0,0073, в жабрах — 0,0015—0,0382 % сырой массы. Концентрация 7-дегидрохолестерина колебалась в диапазоне 0,0043—0,0068 и 0,0029-0,0248 %, метостенола - 0,0044-0,0074 и 0,0010-0,0351, холестерина — 0,0197—0,0373 и 0,0100—0,1430 % соответственно. Минимальное количество стеринах обнаружено в замыкательной мышце и мантии мидии.

Большая вариабельность содержания стерина в жабрах моллюска связана с концентрацией кислорода в водоеме. Известно, что стерин, так же, как и кофермент Q и ненасыщенные жирные кислоты, синтезируются только при хорошей аэрации. Значительное количество стерина в жабрах моллюска свидетельствует об участии их в дыхательном процессе (Bloomfield, Bloch, 1958, 1960; Bergmann, 1962). Окислительные процессы у моллюсков происходят главным образом в гепатопанкреасе, что может указывать на локализацию в нем центра ферментативных превращений стерина (Valantine et al., 1980).

Мия *Mya arenaria* и скафарка *Scapharca inaequivalvis* — вселенцы, распространившиеся по морскому побережью в 1970—1980-е годы, — несколько беднее стеринами, а устрицы, напротив, отличаются более высокой их концентрацией. Распределение стерина в органах и тканях этих моллюсков аналогично таковому у мидий.

Концентрация стерина у моллюсков тесно связана с их физиологическим состоянием. Так, в период активного гаметогенеза содержание стерина в гонадах самок мидий снижается, а 7-дегидрохолестерин вообще не обнаруживается, так как уже израсходован на репродуктивные цели. Варьирует количество стерина у моллюсков и в зависимости от сезона года: наибольшие концентрации отмечены осенью, весной они несколько ниже, но превышают зимние показатели. Существенное значение для концентрации этих соединений в теле моллюсков имеет как размер, так и возраст гидробионта. По мере роста содержание стерина у мидий увеличивается, но до определенного размера, после чего происходит снижение их концентрации. Максимальное количество провитаминов D₃ обнаружено у мидий размерами 4—5 и 5—6 см, когда, по-видимому, происходит наибольшее отложение кальция в раковине моллюска. Его дальнейший рост сопровождается менее интенсивным отложением кальция, и содержание стерина у моллюсков размером 6—7 см и более снижается. При определении этих биологически активных веществ у мидий, которые относятся к фенотипам А и В, не обнаружено четкой зависимости их содержания от фенотипа.

Ракообразные. Из многочисленных членистоногих большой интерес представляют некоторые виды этого класса как потенциальный источник провитаминов D₃ и пища для многих видов рыб. Исследовали представителей 2 подклассов — низкоорганизованных (жаброногие Branchiopoda) и высших ракообразных Malacostraca (отряды равноногих Isopoda, разноногих Amphipoda и десятиногих раков Decapoda). Изучали прибрежные районы Одесского залива, Куяльницкий и Хаджибейский лиманы.

Среди жаброногих широко распространена артемия *Artemia salina* — массовый представитель сильно осолоненных материковых водоемов и приморских лиманов. В Черноморском бассейне она обитает в Куяльницком лимане. Сведения о биохимическом составе артемии из этого лимана весьма ограничены (Kandiuk et al., 1987). Этот вид хорошо развивается в искусственных условиях и является перспективным кормовым объектом массового размножения в управляемых хозяйствах полу- и полноциклического типа. Изучение стерина у артемии представляло определенный практический интерес.

Показано, что у *A. salina* отсутствует 7-дегидрохолестерин — типично животный провитамин Д₃. Найдены холестерин, метостенон и быстродействующие стеринны (суммарно) — соответственно 9,96, 0,85 и 0,77 % неомыляемого остатка. Известно, что артемия питается микроскопической водорослью *Dunaliella* (Ивлева, 1969). Отсутствие 7-дегидрохолестерина у артемии позволяет сделать вывод о наличии у нее стериннов экзогенного происхождения, в данном случае растительного, что требует еще дальнейшего исследования.

Тешима Шин-Ичи (Teshima Shin-Ichi, 1971) изучал возможность превращения экзогенных (3-ситостерина и 24-метилхолестерина в холестерин у *A. salina*. Доказана способность артемии превращать эргостерин в холестерин. З.А. Виноградова (1958) определяла у *A. salina* из оз. Сиваш количество органических веществ (65 %), жира (6,35 %), белка (39,21 %), углеводов (19,07 %) и золы (35,37 %) и доказала высокую калорийность данного рачка.

Из отряда равноногих раков в прибрежной полосе Одесского залива широко распространены *Idotea baltica* и *Sphaeroma pulchellum*. При изучении содержания стериннов у представителей равноногих и разноногих раков оказалось, что амфипода (смесь видов) беднее стеринами по сравнению с представителем изопода — идотеей, провитаминная ценность которой в различных исследованных районах также неравнозначна. Из двух видов изопода — идотеи и сферомы — последняя содержит меньше стериннов. У представителей этих отрядов, питающихся в основном детритом и водорослями, так же, как и у артемии, не обнаружен 7-дегидрохолестерин, отсутствие которого компенсируется, по-видимому, наличием других стериннов, что требует еще дальнейшего исследования (Кандюк и др., 1977).

Из отряда десятиногих раков Decapoda в морях и океанах наиболее часто встречается известная под разными местными названиями креветка. В последние годы улов креветок значительно сократился и не может удовлетворить нужды народного хозяйства, поэтому их искусственное выращивание представляет большой практический интерес.

В Черном море обитает 3 вида креветок: травяная креветка *Palaemon adspersus*, каменистая креветка *P. elegans* и шримс обыкновенный *Crangon crangon*. Размеры их разнообразны, максимальные достигают 50—80 мм.

P. adspersus широко распространен в СЗЧМ и прилегающих лиманах, обитает в мелководных участках среди зарослей морской травы zostеры и рупии. Мы совместно с сотрудниками Института биохимии НАН Украины исследовали содержание стериннов у этого вида креветок. Методом тонкоислойной хроматографии из неомыляемого остатка *P. adspersus* было выделено 5 веществ с Rf 0,21, 0,32, 0,4, 0,5 и 0,69. Для их полной идентификации провели исследования на основе спектроскопии в ультрафиолетовой и инфракрасной областях спектра, газожидкостной хроматографии и химической реакции Либермана—Бурхарда.

При изучении ультрафиолетового спектра было установлено, что вещество с Rf 0,21 имеет максимумы поглощения, характерные для 7-дегидрохолестерина. Инфракрасные спектры этого соединения и кристаллического 7-дегидрохолестерина полностью совпадают как по частотному положению полос, так и по форме и интенсивности полос поглощения. Вещество с Rf 0,32 идентифицировано как десмостерин, с Rf 0,5 — как холе-

стерин. Соединение с Rf 0,4 имеет сопряженную двойную C=C-систему в структуре молекулы. Вещество с Rf 0,69 не идентифицировано (Паламарчук, Кандюк и др., 1978).

Перспективным видом для искусственного разведения является также японская креветка *Penaeus japonicus*, достигающая товарных размеров за короткое время. Попытки акклиматизации в Черном море шримса *Pandalus kessler* (Сальский, 1964) не были продолжены. А. Каназава и соавт. (Капазава et al., 1976) исследовали содержание холестерина и липидов в тканях *P. japonicus* на разных стадиях линьки. Наибольшее количество холестерина обнаружено в тканях глазного стебелька, а также в гиподерме. В процессе линьки его количество варьирует и максимально между линьками.

Ближе всего к креветкам в филогенетическом отношении стоит массовый вид планктона — черноглазка *Euphausia superba* Dana — основной и почти единственный объект питания усагих китов, а также других животных Антарктики (Сальников, 1953). По биологии черноглазки накоплен большой материал, тогда как о биохимическом составе данные ограничены. У черноглазок так же, как и у креветок, преобладает холестерин, однако относительное его содержание вдвое меньше, а провитаминов D₃ даже больше. Кроме того, она содержит десмостерин (Виноградова, Вендт, 1959).

Черви. В этой группе стеринны исследовали у представителя полихет — *Nereis diversicolor*, который широко распространен в прибрежных районах Черного и Азовского морей и входит в состав пищи многих донных рыб. Нереис, как и представители ракообразных и моллюсков, также содержит определенное количество стериннов.

Таким образом, исследования, проведенные на протяжении более 30 лет, и литературные данные свидетельствуют о значительном содержании провитаминов D₃ и холестерина в изученных гидробионтах — моллюсках (мидия, устрица, мия и скафарка), ракообразных (артемия, идотея, сферома, креветка, черноглазка) и червях (нереис), которые могут служить объектами марикультуры (а низшие ракообразные — пищей для многих гидробионтов в условиях марикультуры), а также источником биологически активных веществ для получения лечебных (видеин, видехол, витамин D₃) и лечебно-профилактических препаратов широкого профиля.

1.2. Каротиноиды беспозвоночных

К одним из важных биохимических показателей состояния организмов в окружающей среде относится содержание биологически активных веществ — каротиноидов — наиболее распространенной в живой природе группы пигментов. Они являются составной частью клеток микроорганизмов, низших и высших растений, а также животных и человека (Гудвин, 1954; Карнаухов, 1988). Более 100 лет каротиноидные пигменты служат объектом разносторонних исследований.

В экологической биохимии морских организмов изменение концентрации этих пигментов в гидробионтах рассматривают как один из молекулярных механизмов адаптации организма к действию негативных факторов окружающей среды. Под влиянием этих факторов в среде обитания морских беспозвоночных содержание кислорода часто снижается. В этом слу-

чае у гидробионтов (двустворчатых моллюсков) нарушается дыхание, развивается внутритканевая гипоксия, и митохондрии не могут в полной мере выполнять свои функции по энергообеспечению клеток. Часть этих функций берут на себя каротиноиды, которые способны связывать кислород за счет системы сопряженных двойных связей, и его дефицит может быть покрыт за счет кислорода, изымаемого из системы депонирования. При благоприятных условиях запасы кислорода в системе внутриклеточного «депо» могут быть вновь восстановлены (Карнаухов, 1988). Именно этот механизм является одним из путей повышения устойчивости организмов в условиях гипоксии. У видов, устойчивых к неблагоприятным факторам среды обитания, например у мидий, при адаптации концентрация пигментов в органах и тканях значительно повышается, а у менее устойчивых их содержание заметно снижается (Анцупова, Василенко, 1981; Лукьяненко, 1992). Участие каротиноидов в окислительном метаболизме клеток животных — одна из многих биологических функций этих пигментов. Каротиноиды играют важную роль в процессах размножения, роста и развития живых организмов, поэтому их изучение имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Содержание каротиноидных пигментов определяли спектрофотометрическим методом (Карнаухов, Федоров, 1982). Объектами исследований были черноморские моллюски — мидия *Mytilus galloprovincialis* L. с длиной раковины от 0,5 до 10,0 см, мия *Mya arenaria* L. — 0,5—11,0, устрица *Ostrea edulis* — 0,5—6,0, скафарка *Scapharca inaequalvis* (*Cunearca cornea*) — 0,1—4,0, кардиум *Cerastoderma glaucum* — 0,5—3,0 и фазеолина *Modiolus phaseolinus* — 0,5 см. Интенсивность окрашивания различных видов моллюсков неодинакова. Наибольшее количество каротиноидных пигментов характерно для мидий. Оно варьирует в широком диапазоне — от 1,0 до 16,0 мг в 100 г сырой массы — и зависит от многих факторов, как биотических, так и абиотических. У других представителей двустворчатых моллюсков количество каротиноидов было значительно ниже: у скафарки, кардиума и фазеолины оно не превышало 2,0 мг в 100 г, мии и устрицы отличались еще более слабой пигментацией.

У моллюсков, обитающих в различных экологических условиях, таких как море, лиманы, заливы и приустьевые районы, интенсивность каротиноидной пигментации различна. Особенно четко это проявляется на примере мидии из приустьевых акваторий Днестра, Днепра и Дуная, где содержание пигментов в 1,5—2 раза выше такового в более чистых районах. У мии и устрицы наблюдается обратная зависимость: в относительно чистых районах количество каротиноидов увеличивается, в неблагоприятных — снижается. У более устойчивых видов при адаптации в загрязненных акваториях происходит повышение концентрации пигментов, у менее устойчивых, напротив, отмечается ее понижение.

Наблюдения в течение 40 лет позволили сделать вывод о том, что содержание каротиноидов в моллюсках зависит от степени воздействия на них антропогенной нагрузки. Так, в 1970-х годах содержание этих пигментов у мидий находилось на уровне 1,0—6,0 мг в 100 г. К концу 1980-х годов в результате хозяйственной деятельности человека эвтрофирование северо-западного шельфа резко увеличилось. Ухудшение условий среды обитания негативно



сказалось на физиологических и биохимических процессах, протекающих в гидробионтах. Вследствие этого содержание каротиноидов в мидиях заметно возросло и варьировало от 3,0 до 16,0 мг в 100 г. В 1990-х годах в результате снижения производства и уменьшения антропогенного пресса на морские экосистемы этот показатель заметно снизился и составлял 1,0–8,0 мг в 100 г.

Сезонная динамика содержания каротиноидных пигментов мидий зависит от климатических условий и физиологического состояния моллюсков: наибольшее их количество отмечается весной. Этому периоду соответствуют также максимальные колебания содержания пигментов, так как перед нерестом происходит перераспределение каротиноидов из органов и тканей мидий в гонады, что свидетельствует о важном функциональном значении пигментов в процессах размножения. На основании исследований Г.И. Соин (1967) и А.А. Яржомбек (1970) высказали предположение об участии каротиноидов в дыхательной функции лососевых рыб: чем хуже условия для развития икры, тем больше в ней накапливается пигментов.

Возрастные изменения каротиноидных пигментов изучали на примере наиболее массового моллюска Черного моря — мидии с длиной раковины от 0,5 до 8,0 см. В процессе роста мидии концентрация пигментов существенно изменялась. Наибольшее количество каротиноидов (до 16,0 мг в 100 г) зафиксировано у молодых особей с длиной раковины менее 1,0 см. По мере роста моллюска содержание этих биологически активных соединений снижалось в 1,5–2 раза. Молодые особи в большей степени, чем взрослые, подвержены влиянию окружающей среды. Благодаря высокому количеству каротиноидов молодые мидии способны выживать в условиях высокого антропогенного загрязнения. В этом случае пигменты выполняют защитные функции, связанные с приспособительной реакцией организма, которая направлена на максимальную выживаемость потомства. В процессе старения моллюсков содержание каротиноидов вновь повышается до 9,0 мг в 100 г. Накопление каротиноидов с возрастом представляет собой процесс адаптации тканей стареющих организмов к прогрессирующей внутритканевой гипоксии (Карнаухов, 1988).

При изучении пигментов у различных ракообразных установлена их зависимость от видовой принадлежности. Из отряда Isopoda исследованы *Idotea baltica hasten* и *Sphaeroma pulchellum*. Содержание каротиноидов в морских идотеях достигает 8,0 мг в 100 г, тогда как в лиманных особях их количество не превышает 4,0 мг в 100 г. Другой представитель изопод — сферома — отличается слабой пигментацией (не более 1,0 мг в 100 г).

Из отряда Amphipoda исследованы бокоплавы *Marinogammarus olivii*, обитающие в различных экологических условиях. У морских особей содержание каротиноидов находилось на уровне 2,0 мг в 100 г, тогда как у лиманных — в 1,5–2 раза ниже. Отряд Decapoda был представлен креветками *Palaemon adspersus*. В мягких тканях как морских, так и лиманных особей этот показатель невысокий — до 1,0 мг в 100 г. Основное количество пигментов выявлено в панцирях и глазах креветок, из них до 80 % приходилось на долю астаксантина.

Для изучения каротиноидов червей были исследованы *Nereis succinea* и *N. diversicolor*, которые обитают в сходных экологических условиях в море и причерноморских лиманах, но обладают разной устойчивостью к небла-

гоприятным факторам их среды обитания (гипоксии, температуре и др.). Наиболее устойчивым к негативным проявлениям окружающей среды был *N. diversicolor* вследствие высокого содержания каротиноидов (до 1,0 мг в 100 г), причем до 30 % суммы всех пигментов приходилось на долю каротина.

Из оболочников *Tunicata* были изучены асцидии *Ciona intestinalis* и *Ascidella adpersa*, которые отличались слабой пигментацией. Содержание каротиноидов в них не превышало 30 мг в 100 г, на долю каротина приходилось до 25 % общего содержания всех пигментов.

Таким образом, в результате исследований установлено, что количество каротиноидов у гидробионтов зависит от их видовой принадлежности, условий обитания и связано с репродуктивным циклом.

1.3. Липиды и гликоген в мидиях

Для определения механизмов адаптации и выявления оптимальных условий существования водных беспозвоночных необходимо использовать физиолого-биохимические показатели. Такие показатели, по мнению Г.Е. Шульмана (2001), должны характеризовать степень благополучия изучаемых биологических объектов в различные периоды жизненного цикла и в разных условиях обитания.

Для многих беспозвоночных липиды — энергетический материал обменных процессов. У таких малоподвижных беспозвоночных, как мидия, основным источником энергии наряду с липидами является гликоген. Проведенные П.А. Габботом (1975) исследования на морских двустворчатых показывают, что изменения содержания гликогена тесно связано с жизненным годовым циклом. Согласно данным С.А. Горомосовой и А.З. Шапиро (1984), жизненный годовой цикл черноморской мидии можно разделить на четыре периода:

- весенний репродуктивный период (апрель—июнь);
- летний период покоя (июль—август);
- осенний репродуктивный период (сентябрь—декабрь);
- зимний период покоя (январь—март).

По результатам исследований 1991—2000 гг. изучены сезонные и пространственные особенности динамики содержания гликогена и липидов у мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam., собранных в обрастаниях Одесского побережья с различной степенью изоляции от открытых вод. Во время весеннего репродуктивного периода (апрель—июнь) наблюдаются интенсивные процессы гаметогенеза и линейного роста мидий. Содержание гликогена увеличивается от апреля к июню, затем уменьшается во второй половине лета (август) и снова возрастает к осени. Низкие показатели соответствуют периоду вымета половых продуктов, а высокие — периоду полового покоя, когда идет интенсивное восстановление израсходованных энергетических запасов. Общая направленность согласуется с литературными данными об изменениях биохимического состава двустворчатых моллюсков (Zandee, 1980).

Сезонная динамика наблюдается и для липидов: их содержание увеличивается до максимума в июле, а затем снижается и мало варьирует на протяжении летне-осеннего периода. Резервными веществами зрелых гамет являются липиды, а на их синтез расходуется гликоген. В наших исследо-

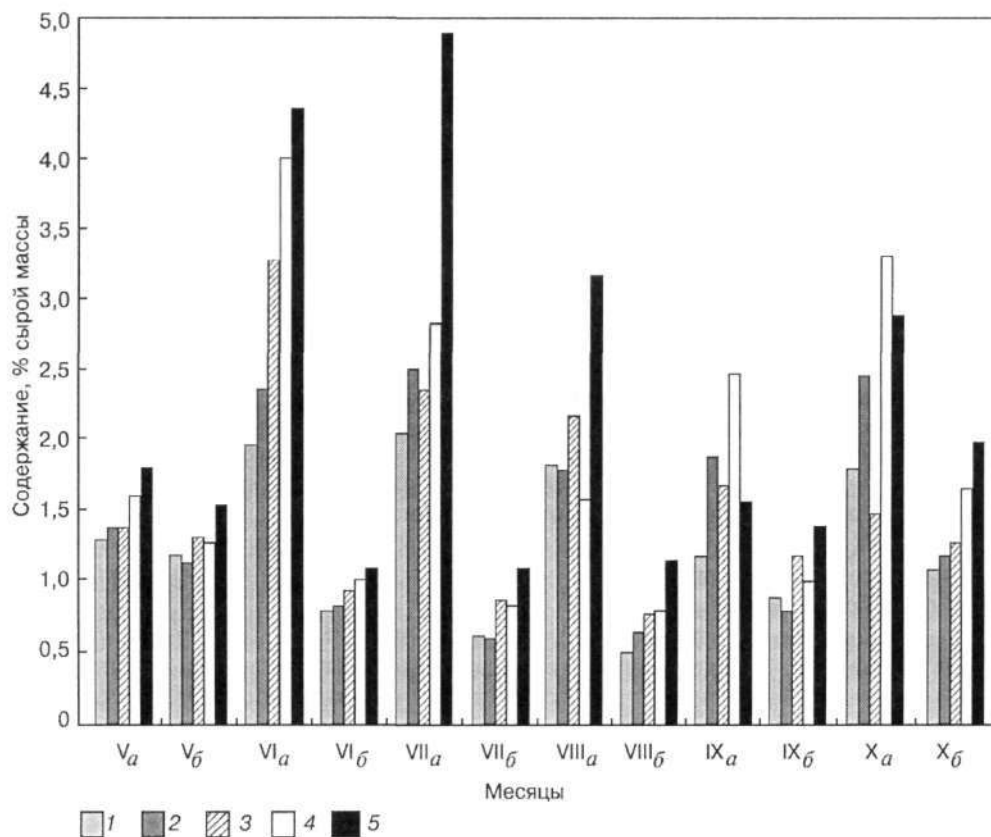


РИС. IV.1.1. Содержание гликогена (а) и липидов (б) в мидиях Одесского залива (м. Ланжерон).

Станция: 1— 1-я; 2— 2-я; 3— 3-я; 4— 4-я; 5— 5-я

ваниях (Лисовская и др., 2003) уменьшение содержания липидов у мидий совпадает с повышением содержания гликогена (рис. IV. 1.1). На такую обратную зависимость для двустворчатых указывали Р. Gabbot (1975), Р. Berry (1978) и др. Из современных исследований известно, что существуют две разновидности клеток, запасующих гликоген. Это адипогранулярные клетки, ранее названные «клетки Лейдига», и везикулярные клетки соединительной ткани (Bayne et al., 1978).

Биохимические процессы мидий, в том числе сезонная динамика гликогена и липидов, тесно связаны с репродуктивным периодом моллюсков, обитающих на естественных субстратах. Исследование мидий возле берегоукрепительных сооружений пляжа Ланжерон Одесского залива выявило, что моллюски в зоне свободного водного обмена (1-я и 5-я станции) находятся в более благоприятных условиях, чем в замкнутых акваториях (2—4-я станции), что отражается на динамике содержания гликогена и липидов. Если обеспеченность пищей слабая, для развития гонадотропной ткани

используются запасы гликогена из других тканей. Изучали соотношение содержания гликогена в гонадах и остальных тканях: в период накопления оно было в 2,5—3 раза выше в гонадах, так как большая часть гликогена у пластинчатожаберных находится в мантии, представляющей собой гонадо-тропную ткань. Летом накопление в других тканях увеличивается. В этот период кормовая база более развита, а метаболическая активность на стадии полового покоя низкая. Количество гликогена в теле мидий зависит также от степени усвоения пищи. Мидии, фильтруя большие объемы воды, питаются фитопланктоном, детритом и растворенным веществом (Миронов, 1948), и за год мидия массой 2 г при средней концентрации взвеси $5 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ профильтровывает $2,8 \text{ м}^3$ (Печень-Финенко и др., 1987).

Температура воды непосредственно влияет на фильтрующие способности мидии, ускоряя или замедляя процесс метаболизма. Температурный режим оказывает влияние и на содержание гликогена. Мы обнаружили (Лисовская и др., 2002), что коэффициент корреляции температуры морской воды, осредненной по пентадам, и содержания гликогена в мидиях составил +0,82. Тот диапазон температуры воды, который наблюдался в исследуемый период, в целом был благоприятен для накопления гликогена. Экспериментальные исследования С. Срасиум (1980) показали, что зона термической адаптации для *M. galloprovincialis* в румынских водах соответствует 25—28 °С, выше которой происходят необратимые изменения в организме. N. Lubet (1959) отметил, что репродуктивный цикл мидий регулируется внутренними нейроэндокринными факторами, а также внешними — температурой и наличием пищи. Последние синхронизируют фазу гаметогенеза (стадии II и III), удлиняют, уменьшают или стимулируют период покоя (стадия 0). У мидий Одесского залива, где в отличие от популяций из других регионов не наблюдается синхронность развития половых желез, вымет растягивается (Кудинский и др., 1988). Поэтому в одной и той же выборке могут находиться мидии на разных стадиях половой зрелости.

Оптимальные значения солености для взрослой мидии — от 14 до 18 ‰, что соответствует солевому режиму СЗЧМ (Иванов, 1990). В этой части моря, начиная с 1977 г., вследствие антропогенного эвтрофирования вод снизилась концентрация кислорода в придонных слоях, что привело к гибели бентоса на обширной территории дна. Детальные съемки этой акватории показали, что гипоксия охватывает преимущественно глубоководные районы шельфа, более 8—10 м.

На опытном экспериментальном участке по выращиванию мидии (16-я станция Большого Фонтана) в 1985—1988 гг. исследовали ее питательную и кормовую ценность. Изучали содержание гликогена и липидов мягких тканей мидий, выращенных на трех горизонтах коллектора «Риф» и обитающих в естественных поселениях Одесского залива. В данном районе в 1985—1988 гг. количественные показатели развития фитопланктона были в 2 раза меньше, чем в 1980—1983 гг., а его основу составляли диатомовые.

Максимальное содержание гликогена и липидов мы выявили в мидиях, растущих в верхней части коллектора, минимальное — в таковых из нижней части (Лисовская, 1990; Иванович, 2003). В мидиях размерных групп 3—4 и 4—5 см концентрация гликогена по сравнению с липидами изменя-

ется больше. Это можно объяснить значительными отличиями океанографических характеристик (Адобовский и др., 1989). Верхняя часть коллектора (на глубине 4—5 м) в теплый период года, когда в прибрежных водах наблюдается термогалинная стратификация, находится в наиболее благоприятных условиях: температура воды 15—20 °С, содержание растворенного кислорода 60—100 % насыщения, активный вертикальный и горизонтальный водообмен. Вокруг средней части (7—8 м) условия в области залегания сезонного термоклина в прибрежной зоне моря постоянно меняются. Придонный горизонт коллекторов (глубина 9—10 м) располагается в зоне с наименее благоприятными для выращивания мидии условиями. Это низкая температура воды (6—8 °С) и более низкая концентрация растворенного в воде кислорода, чем на верхних горизонтах. Скорость придонных течений в 2—3 раза меньше, что затрудняет водообмен, поступление к мидиям нижних горизонтов пищевых компонентов и удаление продуктов метаболизма. Мы отметили более высокие показатели культивируемых моллюсков в сравнении с мидиями, обитающими в естественных условиях (Лисовская, 1990). Нерестовый период мидий в СЗЧМ длится с середины апреля и до конца июня при повышении температуры от 10 до 20 °С и с конца августа до начала октября при ее снижении с 20 до 13 °С. В условиях холодной весны 1985 г. затянувшийся гаметогенез отразился на времени наступления периода полового покоя и восстановления запасов гликогена. Четких различий в содержании гликогена и липидов по окраске створок согласно классификации Н.М. Шуровой и В.Н. Золотарева (2003) не наблюдалось (Лисовская, 1990).

При исследовании мидий, выращенных в северо-западном шельфе в районе Кинбурнской косы, К.И. Бабушкина и Л.А. Бабенко (1979) отмечали более высокие биохимические показатели культивируемых моллюсков в сравнении с мидиями естественной банки этого же района, аналогичные нашим данным.

В 1970—1980-е годы увеличение концентрации биогенных элементов в стоке вод Днепра, Днестра и Дуная в 2—5 раз по сравнению с их количеством в 1950—1960-х годах стало основным фактором, определяющим антропогенное эвтрофирование СЗЧМ (Гаркавая и др., 1998), что, естественно, отразилось на развитии фитопланктона (Нестерова, 1987). Участились также заморные явления, наблюдалось распреснение акватории Днепроовско-Дунайского междуречья. В период 1977—1983 гг. мы получили данные о содержании липидов в мидиях, отобранных на разных участках акватории СЗЧМ в рейсах НИС «Миклухо-Маклай».

В приустьевых районах моря, в частности на взморье Дуная, содержание липидов в мидиях выше, чем в остальной акватории. В местах, расположенных вблизи обширных участков заморов, из-за недостатка кислорода их количество уменьшилось почти в 2 раза (Лисовская, 1979). Уровень липидов у мидий чувствителен к ухудшению условий обитания. В соответствии с теорией адаптации (Moore, 1958) мидия может жить в загрязненной воде с очень низкой концентрацией кислорода и выдерживает бескислородный режим в течение нескольких недель, но на протяжении этого периода физиологические процессы в ней затухают.

Содержание гликогена в теле мидий является тонким индикатором их состояния и условий обитания (Шульман, 2001; Иванович, 2003), так как это основной источник энергии у моллюсков. Данный показатель обуславливают два фактора:

- обеспеченность пищей, которая определяет накопление энергетических запасов;
- обеспеченность кислородом (при дефиците последнего во внешней среде интенсифицируется гликолиз, снабжающий моллюсков энергией в процессе анаэробного метаболизма (Zandee et al., 1980; Zwaan, Putzer, 1985; Финенко и др., 1990). Изучение динамики накопления гликогена у черноморских мидий *M. galloprovincialis* Lam. на протяжении их годового жизненного цикла и в различных условиях обитания представляет несомненный интерес.

Исследования проводили в 1985—1987 гг. Пробы отбирали в Одесском заливе в районе м. Большой Фонтан, одновременно с коллекторов и естественных субстратов. Содержание гликогена определяли по общепринятой методике с применением антрона (Seiner, Dayton, 1950), фенотипическую структуру мидий — по окраске наружного призматического слоя раковины. В соответствии с этим мидий разделяли на три фенотипа (Шурова, 2001).

Существенных изменений в соотношении фенотипов мидий в популяциях естественного субстрата и коллекторов не выявлено. Уровень содержания гликогена в мидиях различных фенотипов сходен.

Коэффициент вариации (CV) содержания гликогена во всех проанализированных пробах небольшой и составляет $2,58 \pm 0,34$ (lim 1,8—4,5). Количество гликогена в теле мидий значительно изменяется с апреля по декабрь (от 0,81 до 6,41 % сырой массы), при этом во всех случаях она увеличивается с апреля по июнь—июль, затем уменьшается во вторую половину лета и снова возрастает к осени (менее интенсивно). Согласно С.А. Горомосовой и А.З. Шапиро (1984), низкое содержание гликогена соответствует периоду вымета половых продуктов, когда энергетические резервы моллюсков затрачиваются на созревание гонад. Увеличение его содержания соответствует периоду полового покоя, когда идет интенсивное восстановление израсходованных энергетических запасов. Из этого следует, что начало нашей работы приходилось на период вымета, а конец весны — начало лета — на период полового покоя. Вторая половина лета соответствует периоду второго вымета, а большая часть осени — снова периоду покоя. Обращает на себя внимание то, что характер динамики содержания гликогена у естественной популяции и коллекторных мидий совпадает, но вместе с тем в первой половине года у естественной популяции оно ниже ($p < 0,005$). Это может быть связано с условиями обитания моллюсков. Концентрация кислорода в зоне коллекторов летом составляет в среднем $7,15\text{--}10,73$ мл \cdot дм⁻³, температура воды $18,1\text{--}21,7$ °С, в то время как в зоне естественных субстратов — $2,86\text{--}4,29$ мл \cdot дм⁻³, $13,2\text{--}17,2$ °С соответственно (Иванович, 2003). Наряду с этим содержание гликогена у коллекторных мидий в летние месяцы снижается более резко, что должно свидетельствовать о более интенсивном вымете половых продуктов. Осенью, в связи с изменением гидрологического режима, кислородные и тем-

пературные характеристики в зонах естественных поселений и коллекторов выравниваются.

Представляло интерес определение этого показателя у мидий в различных частях коллектора, так как а priori можно было предположить, что условия обитания моллюсков в этих частях должны различаться.

Работу проводили в мае—октябре 1991—1992 гг. в Одесском заливе у м. Большой Фонтан (Иванов, 1990). Анализировали мидий с верхней (4—5 м от поверхности), средней (6—7 м) и нижней (9—10 м) части коллектора модульной установки «Риф» (Витюк и др., 1987).

Характер динамики содержания гликогена у мидий в 1991—1992 гг. не отличался от таковой в 1985—1987 гг. (Иванович, 2003). Это свидетельствует об устойчивости периодов годового цикла мидий: весна соответствует периоду вымета половых продуктов, начало лета — периоду полового покоя, середина и конец лета — новому вымету, начало осени — половому покою (Emmett et al., 1987; Kholodkovskaya, Kudinsky, 2000). Существуют четкие различия в содержании гликогена у мидий в различных частях коллектора: оно достоверно уменьшается от верхней части к нижней ($p < 0,05$). Это, несомненно, связано с лучшими кислородными условиями в поверхностном слое (5,04—8,96 мл · дм⁻³) по сравнению с более глубоким (2,71—5,92 мл · дм⁻³), а также с более высокой температурой воды (17,8 и 14,7 °С соответственно) (Гаркавая и др., 1990). Полученные результаты сами по себе являются физиолого-биохимическими индикаторами данных условий. Наряду с этим представляло интерес сравнение количества гликогена у моллюсков, находящихся в различных частях друзы: в ее наружном слое, взятом из средней части коллектора, содержание гликогена в сентябре 1991 и 1992 гг. было достоверно выше, чем во внутреннем ($p < 0,001$). Естественно, что в первом случае водообмен, а следовательно, доступ кислорода к моллюскам должен быть лучше, чем во втором. По имеющимся данным (Спичак, 1980; Холодов и др., 1991), рост мидий в наружном слое друзы более интенсивный.

Содержание гликогена зависит от гидрологических условий биотопа, и для выяснения этого факта проводились исследования в акваториях с различным водообменом.

Во время берегоукрепительных работ вдоль Одесского побережья на участке от м. Ланжерон до м. Большой Фонтан была создана система сооружений протяженностью 14 км, которая разделила прибрежную зону моря на ряд бассейнов. Часть из них отделена волноломами от открытых участков моря и имеет ограниченный или затрудненный водообмен (Адобовский, 2001). От величины водообмена зависит кислородный режим данной акватории, количество поступающих питательных веществ, а также удаление продуктов жизнедеятельности организмов.

Исследования проводили в 1998 г. в районе м. Ланжерон возле берегоукрепительных сооружений. Пробы отбирали на 5 станциях, расположенных в трех акваториях с разным водообменом.

Динамика содержания гликогена у моллюсков в весенне-летние месяцы на всех пяти станциях имеет сходный характер. Весной происходит его накопление, которое достигает максимума на 1, 2 и 5-й станциях в июле, а

на 3-й и 4-й — в июне. Затем содержание гликогена уменьшается и снова восстанавливается к осени, за исключением 3-й станции. Наиболее интенсивное накопление этого вещества наблюдается у мидий в зоне свободного водообмена на 5-й станции в июле — 4,9 % сырой массы. Максимальное содержание гликогена у моллюсков последовательно уменьшается от 5-й станции к 1-й (4,9, 4,0, 3,3, 2,5, 2,1 % соответственно), а самое интенсивное снижение этого показателя к августу—сентябрю также происходит на 4-й и 5-й станциях. Поскольку накопление и расходование гликогена связано с функциональными процессами жизненного цикла в организме мидий — формированием энергетических резервов, выметом половых продуктов и линейным ростом, можно говорить о том, что на 4-й и 5-й станциях эти процессы происходят более интенсивно, чем на 1-й и 2-й. Несмотря на то что на 1-й станции его содержание летом выше, чем в мае ($p < 0,05$), в целом оно находится на низком уровне (в 2,5 раза ниже, чем на 5-й станции), что обусловлено различиями в уровне водообмена этих акваторий.

Также важно было изучить содержание гликогена в различных органах мидий из Одесского залива на разных стадиях полового цикла.

Пол мидий устанавливали при микроскопировании свежих мазков гонад.

Стадии развития гонад определяли на мазках с помощью микроскопа по 8-бальной шкале Lubet-Valli (Lubet, Gimazane, 1981). Стадия 0 — период полового покоя, I и II — гаметогенез до начала вителлогенеза, ША — преднерестовая, ШВ — вымет половых продуктов, ШС — восстановление гонады между двумя выметами, ШД — переход к половому покою. На этой стадии сначала происходит атрезия оставшихся после вымета половых продуктов, затем из мигрирующих в гонаду амебоцитов развивается резервная ткань.

Исследование проводили в Одесском заливе у м. Ланжерон, на 5-й станции со свободным водообменом. Для сравнения также использовали материалы, собранные на 1-й станции, водообмен которой с открытым морем ограничен. Отбор проб проводили с февраля 2002 г. по май 2003 г. Отдельно готовили гомогенаты трех различных органов самок — гонад, гепатопанкреаса, жабр.

Наибольшее содержание гликогена отмечено в гонадах, наименьшее — в жабрах; гепатопанкреас занимает промежуточное положение. Во всех изученных органах больше всего гликогена наблюдалось на стадии полового покоя (среднегодовой показатель для гонад достигал 5,15 % сырой массы). С началом оогенеза его содержание снижалось, достигая минимума (0,97 %) на стадии нереста, поскольку углеводы расходуются на вителлогенез, а также, хотя и в небольшом количестве, выводятся из организма в составе половых продуктов. При переходе к половому покою, на стадии ШД, в связи с развитием везикулярных клеток гликоген накапливается вновь. Наиболее выражены различия в его содержании на разных стадиях в гонадах, менее — в гепатопанкреасе и почти не выражены в жабрах. В гепатопанкреасе содержание гликогена на стадии полового покоя и преднерестовой одинаковое. Видимо, развитие гонадотропной ткани протекает за счет гликогена, накопленного в самих гонадах.

Данные о содержании этого вещества в органах самцов имеются только для ноября и марта: в гонадах и гепатопанкреасе его уровень ниже, чем у самок ($p < 0,01$). Зависимость количества гликогена от стадии полового цикла у самцов такая же, как у самок.

Сопоставление данных по станциям со свободным (5-я) и затрудненным (1-я) водообменом выявило лишь различие в содержании гликогена в гонадах. Более низкое значение во втором случае, несомненно, свидетельствует о худших условиях обитания, которые отражаются в первую очередь на качестве половых продуктов, а следовательно, на репродукционных возможностях моллюсков.

Таким образом, все вышеперечисленное свидетельствует о высокой «разрешающей» способности исследованного показателя для оценки состояния мидий в различные периоды годового цикла и при различных условиях обитания.

1.4. Белки и нуклеиновые кислоты в воде и донных отложениях

Антропогенное воздействие на экосистему северо-западной части моря привело к изменениям межорганизменных связей морских биоценозов. Это вызвало увеличение концентрации органического вещества, нарушение баланса продукционно-деструкционных процессов (Зайцев, 1990).

Наиболее существенным моментом в изучении происходящих нарушений и прогнозировании последствий эвтрофирования является установление способности морской биоты быстро утилизировать большое количество органики. Его биологическое превращение обусловлено жизнедеятельностью гидробиоценозов и находится в прямой зависимости от биохимических процессов в них. Регулируют эти процессы белки и нуклеиновые кислоты, которые, в свою очередь, поступают в морскую среду в результате экологического метаболизма (Агатова, 1980). Какие-либо изменения в водной толще и донных осадках вызывают у их обитателей перестройку функций биохимических механизмов, отражающуюся в количественных показателях основных биохимических компонентов, таких, как белки и нуклеиновые кислоты.

Максимальная концентрация белка (около $7 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) наблюдается в грунтах СЗЧМ в районе свала глубин, где в результате взаимодействия основного и вдольберегового Черноморского течений возникает фронтальная зона органического вещества. Поскольку накопление последнего в донных отложениях, генетически связанное с синтезом органики фитопланктоном и обусловленное количеством оседающей на дно взвеси, отражает биопродуктивность в слое фотосинтеза, то такие максимальные значения его в осадках свидетельствуют о повышенной биопродуктивности именно этих акваторий моря. Это согласуется с данными многих исследователей об увеличении биомассы фитопланктона и ряда компонентов органических веществ морской воды в районе свала глубин (Вишнеvский, 1992; Налетова, 1992).

Особенности распределения основных компонентов органического вещества — белка и нуклеиновых кислот — в экосистеме северо-западной части моря четко связаны с пространством и временем. Максимальные их концентрации в воде и грунте обнаруживаются в разгар весеннего периода, когда начинаются интенсивные процессы продуцирования и преобразования органического вещества (табл. IV. 1.1) в пелагиали и бентали. При этом

ТАБЛИЦА IV. 1.1. Содержание белка и нуклеиновых кислот в экосистеме СЗЧМ

Район	Вода, мг · дм ⁻³			Донные отложения, мг · г ⁻¹				
	Белок	Нуклеиновые кислоты	НК/Б	Белок	ДНК	РНК	РНК/ДНК	НК/Б
<i>Весна</i>								
Приднепровский о-в Тендровская Коса	0,16±0,01	0,25±0,08	1,6	2,4±0,6	0,82±0,1	2,08±0,4	2,5	1,2
Кинбурнская коса	0,16±0,01	0,24±0,03	1,5	1,14±0,27	0,57±0,02	1,05±0,02	1,8	1,4
Одесский залив	0,16±0,01	0,19±0,02	1,2	1,61±0,9	0,6±0,1	1,12±0,5	1,9	1,1
Приднестровский	0,16±0,01	0,23±0,04	1,4	2,17±0,9	0,52±0,1	1,25±0,7	2,4	0,8
Придунайский	0,16±0,01	0,24±0,03	1,5	1,92±0,5	0,27±0,04	0,63±0,2	2,3	0,7
Жебриянская бухта	0,16±0,01	0,24±0,02	1,5	3,01±0,4	0,44±0,12	0,95±0,4	2,2	0,5
Открытые участки моря	0,17±0,01	0,19±0,05	1,1	1,14±0,44	0,43±0,12	0,9±0,2	2,1	1,2
	0,16±0,01	0,28±0,04	1,8	1,33±0,9	0,36±0,16	1,1±0,016	3,1	1,1
<i>Лето</i>								
Приднепровский о-в Тендровская Коса	0,18±0,01	0,24±0,05	1,3	1,47±0,67	0,29±0,07	0,26±0,12	0,9	0,4
Кинбурнская коса	0,17±0,01	0,11±0,04	0,6	0,93±0,5	0,32±0,12	0,19±0,05	0,6	0,5
Одесский залив	0,17±0,01	0,18±0,03	1,1	0,81±0,3	0,39±0,03	0,34±0,14	0,9	0,9
Приднестровский	0,18±0,01	0,22±0,06	1,2	0,56±0,1	0,19±0,1	0,46±0,4	2,4	1,1
Придунайский	0,18±0,01	0,31±0,08	1,7	1,22±0,1	0,24±0,03	0,5±0,2	2,1	0,6
Жебриянская бухта	0,18±0,01	0,2±0,05	1,1	2,16±0,9	0,38±0,15	0,76±0,4	2,0	0,5
Открытые участки моря	0,18±0,01	0,18±0,08	1,0	1,53±0,8	0,33±0,1	0,71±0,5	2,2	0,7
	0,17±0,01	0,14±0,05	0,8	0,62±0,3	0,18±0,1	0,29±0,15	1,6	0,7

Примечание. Здесь и в табл. IV.1.2: НК/Б — соотношение нуклеиновых кислот и белка.

продукционные процессы наиболее интенсивны в глубоководных районах моря, постепенно распространяясь к берегам, а в морской воде таких акваторий значительно возрастает концентрация растворенных нуклеиновых кислот — в 1,4 раза по сравнению с прибрежной зоной. Высокая белок-синтезирующая активность отмечается и в грунтах этих участков: количество суммарного белка достигает более 20 %, а содержание РНК больше содержания ДНК почти в 8 раз. Кроме того, в водной толще весной количество нуклеиновых кислот превышает таковое белка в 2 раза, а осенью — в 1,3 раза, что связано с делением клеток фито- и бактериопланктона, а также обилием микоплазм и вирусов, содержащих преимущественно нуклеиновые кислоты, о чем ранее сообщали А.И. Агатова и Н.И. Торгунова (1990).

Сезонные различия наблюдаются и в распределении растворенных в воде белков и нуклеиновых кислот по вертикали: весной концентрация белка в поверхностном слое в среднем на 6 % выше, чем в придонном, хотя в приустьевых районах эта разница достигает 15 %. Количество нуклеиновых кислот, растворенных в воде, сохраняет ту же тенденцию, но весной их почти в 2 раза больше в поверхностном слое, чем в придонном, в то время как осенью, во время второго, менее выраженного пика размножения планктона, их разница не столь значительна. Следует отметить, что интенсивность продукционных процессов (по НК/Б) весной в 1,5 раза выше, чем осенью (Головенко, 2000).

В грунтах сезонные колебания количественных показателей белка и нуклеиновых кислот характеризуются аналогичной закономерностью, свидетельствуя о том, что весной продукционные процессы в донных отложениях протекают почти в 1,5 раза быстрее, чем в летний и осенний периоды (по НК/Б), хотя уровень метаболической активности, наоборот, в 3 раза ниже. Усиление обменных процессов у обитателей грунтов весной связано с интенсивным синтезом белковых соединений в результате роста и развития микробентосных форм, а летом и осенью — с трансформацией поступающего на дно органического вещества. Основная роль в этом процессе принадлежит организмам, которые обитают в подстилающем слое, и именно поэтому здесь соотношение РНК/ДНК в 1,4 раза больше, чем в поверхностном горизонте грунта. Это обусловлено видовой специфичностью грунтовых сообществ и их численностью, способностью быстро преобразовывать поступающее органическое вещество. Прослеживается связь с гидрометеорологическими условиями. Так, если весной, наступившей в срок, в районе Дуная среднее количество белка в осадках достигает $5,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы, то при запоздалой и многоводной весне на этом же участке его содержание в 4 раза меньше, а продукционные процессы протекают в 1,2 раза слабее (по НК/Б). Летом же, после поздней весны концентрация белковых соединений возрастает в 3,4 раза, а интенсивность синтеза белка — в 1,3 раза по сравнению с тем же периодом обычного года, т. е. при затяжной весне максимальный уровень продукционных процессов в грунтах на большей поверхности дна приустьевых районов северо-западной части моря приходится на первый летний месяц.

Одним из важнейших факторов, определяющих пространственное распределение белка и нуклеиновых кислот в экосистеме прибрежных аквато-

рий моря, является речной сток, с водами которого в шельфовую зону привносится органическое вещество, качественно отличное от такового удаленных участков. Поэтому в районах речного влияния на фоне относительно стабильного содержания белка (до $2 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) в грунте всей СЗЧМ по мере приближения к устью рек количество компонента возрастает, достигая максимума непосредственно в устьевых участках — до $3,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. Особенно высокие концентрации белковых соединений (до $4,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) обнаружены в отложениях зон смешения речных и морских вод (гидрофронт). Как правило, интенсивность процессов синтеза белка в пелагиали и особенно бентали таких участков в 1,7 раза выше (Головенко, 2000), чем в отдаленных от устья районах моря, что в первую очередь связано с повышением численности микроформ, принимающих активное участие в трансформации поступающего органического вещества. Такое увеличение его компонентов в зонах речного стока согласуется с литературными данными о высокой численности сапрофитных бактерий и их максимальной микробиологической активности в приустьевых районах (Мицкевич и др., 1992; Теплинская, 1998), а также обеднением количественного развития крупного бентоса (Полищук, 1973; Досовская, Рытикова, 1987, Синегуб, 1998).

Следует отметить, что в районах моря, прилегающих к лиманам, в которые впадают крупные реки, картина несколько отличается. Так, вблизи Днепровско-Бугского лимана (реки Днепр, Южный Буг), а также на всей акватории от Тендровского залива до Одесского побережья отмечены повышенные среднегодовые концентрации белка и нуклеиновых кислот как в воде, так и в грунте по сравнению с акваториями между Одесским заливом и Дунай-Днестровским междуречьем. При этом в морской зоне Днестровского лимана (р. Днестр) концентрации исследуемых параметров лишь незначительно превышают среднегодовые и обусловлены в большей мере сезонными и климатическими условиями. Сравнивая количественные показатели синтеза белка прибрежной зоны моря с таковыми заливов и лиманов, следует отметить, что максимальные значения белка, нуклеиновых кислот и их соотношения характерны для лиманов (табл. IV. 1.2), уменьшаясь в такой последовательности: заливы — приустьевые районы — бухты — открытые участки моря.

Особое внимание вызывают акватории, прилегающие к районам расположения грузовых портов (Малый Аджалыкский и Сухой лиманы, Одесский залив, Жебриянская бухта), в воде и донных отложениях которых круглогодично отмечаются повышенные (на 15–25 %) показатели белковых соединений по сравнению с удаленными от этих участков шельфовых зон. Однако продукционные процессы здесь снижены (НК/Б в фунте в среднем 0,5 ед.), вероятно, из-за особенностей видового состава бентосного сообщества. Тем не менее на всей акватории лиманов картина несколько иная. Так, в Малом Аджалыкском лимане, который испытывает пресс двух портов, в результате многолетних наблюдений было установлено, что в пелагиали на протяжении почти всего года наблюдается самый высокий уровень НК/Б, отражая значительную среднегодовую продуктивность водоема. В грунтах увеличение активности белоксинтезирующих процессов начинается рано (с февраля), обеспечивая рост, размножение и развитие бентос-



ных сообществ, в то время как в летне-осенний сезон отмечается снижение количества нуклеиновых кислот на фоне высокой концентрации белка (до $10,4 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы). Вероятно, это обусловлено низкой метаболической активностью донных биоценозов, не обеспечивающих интенсивную деструкцию накапливаемого органического вещества. Поэтому в данный период экосистемы лиманов наиболее уязвимы к каким-либо антропогенным проявлениям, в результате чего возможны негативные последствия такого воздействия.

В акваториях северо-западного шельфа, постоянно испытывающих антропогенный пресс, деструкционно-продукционные процессы находятся в тесной зависимости от климатических особенностей года. На примере Одесского залива, в пелагиали и бентали которого, по усредненным годовым данным, количество компонентов белкового синтеза всегда почти на 30 % больше, чем в прилегающих к нему районах, было отмечено, что затяжная, холодная зима и стремительная весна с обильными паводками провоцируют раннее, быстрое увеличение продукции пелагических сообществ в данных участках. Это происходит вследствие возрастания численности и биомассы микропланктонных форм, возможно вирусов, бактерий, микоплазм, содержащих преимущественно нуклеиновые кислоты. Об этом свидетельствуют обнаруженные во всей толще водных масс максимальные концентрации нуклеиновых кислот (до $1,4 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ при среднем показателе $0,35 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$), которые превышали содержание белка почти в 7 раз. Также отмечен высокий уровень свободных мононуклеотидов (до 0,045 ед.), который указывает на мощное загрязнение морской среды растворенными органическими веществами различного происхождения. Все это способствует воз-

ТАБЛИЦА IV. 1.2. Среднегодовое содержание белка и нуклеиновых кислот в экосистеме СЗЧМ

Район	Вода, $\text{мг} \cdot \text{дм}^{-3}$			Донные отложения, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы				
	Белок	Нуклеиновые кислоты	НК/Б	Белок	ДНК	РНК	РНК/ДНК	НК/Б
Днепровско-Бугский лиман	$0,19 \pm 0,01$	$0,37 \pm 0,07$	1,9	$3,20 \pm 0,9$	$0,39 \pm 0,1$	$0,86 \pm 0,4$	2,2	0,4
Малый Аджалыкский лиман	$0,16 \pm 0,3$	$0,33 \pm 0,11$	2,0	$2,7 \pm 0,8$	$0,44 \pm 0,2$	$0,72 \pm 0,3$	1,6	0,4
Днестровский лиман	$0,18 \pm 0,02$	$0,30 \pm 0,06$	1,7	$2,1 \pm 1,1$	$0,24 \pm 0,18$	$0,68 \pm 0,4$	2,7	0,4
Тендровский залив	$0,18 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,03$	0,6	$0,67 \pm 0,2$	$0,21 \pm 0,03$	$0,13 \pm 0,01$	0,6	0,5
Ягорлыцкий залив	$0,19 \pm 0,01$	$0,14 \pm 0,01$	0,7	$0,59 \pm 0,09$	$0,5 \pm 0,2$	$0,16 \pm 0,02$	0,3	1,1
Одесский залив	$0,18 \pm 0,01$	$0,22 \pm 0,08$	1,2	$2,15 \pm 0,6$	$0,41 \pm 0,4$	$0,91 \pm 0,5$	2,2	0,6
Морское побережье	$0,17 \pm 0,01$	$0,14 \pm 0,02$	0,8	$0,43 \pm 0,4$	$0,31 \pm 0,06$	$0,38 \pm 0,02$	1,2	1,6

никновению заморных зон на обширных участках моря, имеющих дальнейшее негативное влияние на морскую биоту.

В водной толще через 1–2 мес существенно снижается (более чем в 2 раза) количество растворенных нуклеиновых кислот и белка. Этот факт указывает на то, что планктонное сообщество быстро преодолевает порог уязвимости, приводя продукционно-деструкционные процессы к слабовыраженному балансу в результате изменения видового разнообразия и перераспределения их роли в трансформации органики. В последующие за замором годы (1995–1998) НК/Б в водной толще соответствует среднесезонным колебаниям количества компонентов и характеризует высокую функциональную активность пелагического сообщества Одесского региона, вследствие которой в течение короткого периода после стрессовой ситуации они физиологически адаптировались к изменяющимся условиям среды.

Наибольшее влияние катастрофических изменений по масштабу и степени их воздействия обнаруживается в донных отложениях, поскольку белоксинтезирующая активность микробентоса направлена только на увеличение обменных процессов (РЦК/ДНК в отдельных точках залива возрастает в 200–850 раз), в то время как продукционные процессы минимальны (НК/Б едва составляет 0,3 ед.) (Головенко, 2000). Такая картина не меняется летом и осенью, не прослеживается восстановление продукционной активности и на следующий год. Лишь через 2 года были отмечены положительные изменения в продуктивности донной фауны, что позволяет говорить о медленном функциональном восстановлении микробентоса. Оно зависит от компенсаторных возможностей видов, их вероятной смены на новые, ранее нехарактерные для этих участков, а также активизации синтеза белка в грунтах, связанного с возрастанием численности микробентоса, который обеспечивает утилизацию перепродуцированного органического вещества в экосистеме. При этом следует отметить, что продукционный потенциал пелагических форм в 2 раза выше, чем сообществ донной фауны.

Таким образом, интенсивно протекающие процессы синтеза, распределения и трансформации органики в экосистеме СЗЧМ и определяющие их количественные характеристики белоксинтезирующей активности в водной толще и грунте находятся в тесной зависимости как от сезона года и его климатических особенностей, так и от антропогенного воздействия на морскую экосистему через авто- и гетеротрофность биоты.

Проводившиеся на протяжении более 40 лет исследования биохимического состава беспозвоночных СЗЧМ позволили сделать вывод, что он зависит от экологических условий обитания гидробионтов, степени антропогенной нагрузки и видовой принадлежности. Изучено также распределение биохимических компонентов в органах и тканях моллюсков с целью определения их функциональной роли.

Кроме того, морские гидробионты представляют интерес и как сырьевая база для получения лечебных и лечебно-профилактических препаратов, а также пищевых и кормовых продуктов.