

ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені І. І. МЕЧНИКОВА

Біологічний факультет

Кафедра гідробіології та загальної екології

Дипломна робота магістра

на тему: **«Вплив солоності води на деякі життєві показники хижого
молюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846)»**

«Salinity effect on vital characteristics of carnivorous gastropod
Rapana venosa (Valenciennes, 1846)»

Виконала: студентка денної форми навчання
спеціальність 8.04010201 Біологія
Моргун Галина Миколаївна

Науковий керівник
кандидат біологічних наук, доцент
Ковтун Олег Олексійович

Рецензент:
кандидат біологічних наук, доцент
Ківганов Дмитро Анатолійович

Рекомендовано до захисту:
Протокол засідання кафедри
№ _____ від «___» _____ р.

Завідувач кафедри
_____ Лобков В. О.
(підпис)

Захищено на засіданні ЕК № 1
Протокол № _____ від «___» _____ р.
Оцінка _____ / _____ / _____
(за національною шкалою, шкалою ECTS, бал)

Голова ЕК
_____ Філіпова Т. О.
(підпис)

Одеса – 2017

Анотація

Визначали стійкість особин *Rapana venosa* до різної солоності води за ознакою LT_{50} . У роботі досліджували енергетичний обмін та динаміку зміни рівня деяких ферментів (ЛДГ, МДГ, Г-6-Ф-ДГ, НАДН-О, НАДФН-О, ФК) в тканинах ктенидій, м'язах та нефридіях молюска при різній солоності води. Рапани споживали мінімальну кількість кисню при солоності 10 ‰. При підвищенні солоності до 20 ‰ спостерігали зниження рівня таких ферментів, як Г-6-Ф-ДГ, ЛДГ, МДГ, та збільшення ФК в різних тканинах органів. Встановлена нижня толерантна солоності води – 6 ‰. Були складені рівняння, які характеризують зв'язок маси та морфометричних параметрів між собою.

Роботу викладено на 98 сторінках. Містить 5 таблиць, 21 рисунка. Наведено посилання на 103 джерела літератури (68 кирилицею, 35 латиницею).

Ключові слова: *Rapana venosa*, адаптивний потенціал, розмірно-масові параметри, енергетичний обмін, солоність води, ферментна активність.

The effect of different salinity on the survival of *Rapana venosa* individuals based on their life expectancy was studied. The energy metabolism and the dynamics of different enzymes changes (LDG, MDG, G-6-P-DG, NADH-O, NADPH-O, AP) in the tissues of kidney, gills and muscles in different salinity were investigated. Rapa consumed the minimum amount of oxygen at 10 ‰. Activity reduction of enzymes such as G-6-P-DG, LDG, MDG in tissues and an increase of AP in tissues was observed with rising of salinity to 20 ‰. The lower range of salinity was established which was 6 ‰. Equations describing dependence between mass and morphometric parameters were folded.

The work is presented on 98 pages, includes 5 tables, 21 pictures. It provides links to 103 references (68 cyrillic and 35 latinic).

Key words: *Rapana venosa*, adaptive capacity, size and mass parameters, metabolic exchange, salinity of water, enzymatic activity.

ЗМІСТ

Прийняті скорочення та аббревіатури	4
ВСТУП	5
1.	О
ГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	7
1.1.....	Г
ідролого-гідрохімічна характеристика північно-західної частини Чорного моря	7
1.2.....	С
истематичне положення черевоногого молюска <i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846).....	9
1.3.....	М
орфологія та екологія рапани.....	10
1.4.....	В
плив солоності на життєдіяльність черевоногих молюсків	14
1.5.....	М
еханізми адаптивних процесів у молюсків	17
1.6. Реакції ферментних систем молюсків на несприятливі умови середовища.....	22
1.7. Енергетичний обмін черевоногих молюсків.....	26
2.	М
ІСЦЕ, МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	28
3.	Р
РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ.....	37
3.1.....	В
иживаність рапани в воді з різною солоністю	37
3.2.....	В
иживаність рапани при поступовому збільшенні солоності води.....	40

3.3.....	В
плив солоності води на енергетичний обмін рапани	43
3.4.....	Д
инаміка зміни активності ферментів при різній солоності води	49
3.5.....	Р
озмірно-масова характеристика досліджуваних особин.....	59
УЗАГАЛЬНЕННЯ	62
ВИСНОВКИ.....	64
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ.....	65
ДОДАТКИ.....	76

Прийняті скорочення та аббревіатури

АОЗ – антиоксидантний захист;

АОС – антиоксидантна система;

АТФ – аденозинтрифосфат;

АФК – активні форми кисню;

Г-6-Ф-ДГ – глюкозо-6-фосфатдегідрогеназа;

ЛДГ – лактатдегідрогеназа;

МДГ – малатдегідрогеназа;

НАДН-О – НАД•Н⁺ оксидаза;

НАДФН-О – НАДФ•Н⁺ оксидаза;

цАМФ – циклічний аденозинмонофосфат;

цГМФ – циклічний гуанозинмонофосфат;

ФК – фосфатаза кисла;

LT₅₀ – час загибелі половини особин;

ВСТУП

Рапана – інвазійний вид хижих черевоногих молюсків, який грає важливу роль в морському біоценозі Чорного моря. Різноманітність умов мешкання та багата кормова база дозволяють припускати про наявність різних популяцій цього виду в акваторії Чорного моря [Драпкин, 1963]. Рапана толерантна до низької солоності, забруднення води та дефіциту кисню. Висока адаптаційна здатність може бути обумовлена біохімічними особливостями її гемолімфи, а саме високою концентрацією гемоціаніна і білка (до 16,9 %), які забезпечують буферні властивості [Zolotarev, 1996].

Через малу кількість ворогів, в новому місці мешкання рапана досягла високої чисельності. Безсумнівно, це є негативним фактором, що знижує основні біологічні показники поселень мідій, що мешкають тут, і, в першу чергу, їх фільтраційний потенціал. Серйозність впливу інвазій на біорізноманіття пояснює необхідність вивчення закономірностей розповсюдження рапани, завдяки яким ми зможемо передбачити наслідки інвазій і розробити відповідні заходи контролю [Mann, 2003]. Наприклад, у 2011 році в Турції був проведений форум з урегулювання та контролю скидання баластних вод, які стають причиною розповсюдження багатьох інвазійних видів, у тому числі і рапани.

Солоність води – один з головних абіотичних факторів зовнішнього середовища, який впливає на гідробіонтів. Вивчення закономірностей відношення тварин до солоності важливе для розуміння екології виду.

Інтенсивність споживання кисню є не тільки найпоширенішим, але і найбільш змістовним показником обміну гідробіонтів. Він служить адекватною мірою енерговитрат організму і дає уявлення про його енергетичний обмін. Дослідження дихання гідробіонтів в залежності від умов мешкання мають велике теоретичне і практичне значення [Винберг, 1956].

Однією з біохімічних систем молюсків, що забезпечують фізіологічні основи їх адаптації до впливу факторів зовнішнього середовища, є система

антиоксидантного захисту (АОЗ) [Livingstone, 2001]. Основна функція АОЗ – нейтралізація активних форм кисню (АФК), утворення якого може посилюватися при впливі ряду різних внутрішніх та зовнішніх факторів.

Актуальність вивчення впливу різної солоності на виживаність, поглинання кисню, та ферментну активність рапани дає представлення про діапазон толерантності цього виду до солоності середовища та дає можливість прогнозувати подальші інвазії цього виду в інші водойми акваторії Чорного моря та моря Світу. Такі проблеми в галузі гідробіологічних досліджень розглядаються в роботах В. Я. Бергера [Бергер, 1976], С. О. Сергієвського та А. И. Грановича [Сергеевский и др., 1990], Р. Манн [Mann et al., 2003], Д. Хардинг [Harding et al., 2008] та подальше вивчаються рядом їх учнів і послідовників.

Мета роботи полягає у вивченні впливу солоності води на виживаність, енергетичний обмін, ферментну активність в деяких тканинах органів та на морфометричні показники у рапан. Для досягнення цієї мети вирішувались такі завдання:

1. Виявити діапазон толерантності виду до солоності води;
2. Вивчити інтенсивність енергетичного обміну при різній солоності води;
3. З'ясувати динаміку зміни рівня деяких ферментів в тканинах ктенидій, нефридіях та м'язах;
4. Вивчити масово-розмірні характеристики досліджуваних особин.

Об'єкт дослідження – вплив деяких факторів середовища на хижого молюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846).

Предмет – виживаність, інтенсивність енергетичного обміну, зміна рівня активності деяких ферментів у молюска *Rapana venosa* при різній солоності води.

Щиро вдячна Юрію Вікторовичу Караванському за надану можливість працювати в акваріальній ОНУ імені І. І. Мечникова та Валентину Анатолійовичу Топтікову за допомогу в проведенні експериментів.

УЗАГАЛЬНЕННЯ

R. venosa – вид хижих черевоногих молюсків, який грає важливу роль в морських біоценозах Чорного моря. Різноманітність умов проживання і багата кормова база дозволяють припускати про наявність різних популяцій даного виду в акваторії Чорного моря [Драпкин, 1963]. Рапана толерантна до низької солоності, забруднення води та дефіциту кисню. Поєднання стійкості до несприятливих умов середовища з високою плодючістю та швидкою зміною харчових пріоритетів робить її небезпечним вселенцем. Враховуючи сказане, малоймовірно очікувати, що цей хижак може вступити в рівновагу з консументами нижчого порядку. Внаслідок цього, вселення рапани істотно порушує існуючі екосистеми [Zolotarev, 1996]. Беручи до уваги вищесказане, дуже важливе значення має вивчення адаптивного потенціалу цього молюска.

За результатами наших досліджень було встановлено, що солоність води 36 ‰ є летальною для рапани, незважаючи на те, що в місці нативного існування виду вона вважається нормальною. Це ставе під сумнів можливу подальшу швидку інвазію рапани в естуарії України. Можливі подальші спроби акліматизувати чорноморську рапану до солоності води 30 ‰, але на протязі більш тривалого часу з дуже повільною зміною умов середовища. Однак, слід зазначити, що рапана з Одеської акваторії постійно перебуває в умовах зміни солоності води з 4 до 18 ‰ і, можливо, це сприяло внутрішньовидовій диференціації та серйозній реорганізації адаптаційних механізмів молюска на фенотипічному рівні, що розширило нижній діапазон толерантності виду до солонуватих вод.

Аналізуючи закономірності змін інтенсивності енергетичного обміну рапани в інтервалі солоності води від 5 до 20 ‰ були встановлені істотні відмінності у споживанні кисню. Мінімальний рівень обміну спостерігали

при 10 ‰. Зниження поглинання кисню молюсками може свідчити про дію несприятливих умов та спрацьовування первісних адаптаційних механізмів.

За результатами статистичного аналізу даних експерименту, зв'язок між статевою ознакою рапан та рівнем енергетичного обміну за лінійним коефіцієнтом кореляції слабкий (дорівнював від 0,108 до 0,298). Найбільше впливає на рівень обміну маса тіла ($SS = 0,606$), що в 8 разів більше ніж сила впливу солоності води ($SS = 0,076$).

При подальшому вивченні реакції рапани на різну солоність води на біохімічному рівні було виявлено, що найбільша активність ферментів ЛДГ та НАДН-О спостерігається в нефридіях молюска, в той час як в ктенидіях переважають за активністю такі ферменти, як Г-6-Ф-ДГ, ФК та МДГ, а в тканинах м'язів – НАДФН-О. Також, ми відмічали перебудову організму зі зміною солоності води. Активність ферменту Г-6-Ф-ДГ, який запускає гліколітичні процеси в клітинах тварин, збільшувався зі зниженням солоності води з 20 до 5 ‰. Це свідчить про посилення гліколізу в них, завдяки чому відбувається забезпечення їх необхідною кількістю енергії для підтримки життєдіяльності шляхом анаеробного дихання клітин. Це також підтверджується збільшенням активності ферментів ФК, ЛДГ зі зниженням солоності води, які також беруть участь в анаеробних етапах метаболізму.

Про перебудову організму на анаеробне дихання клітин, вихідним продуктом якого є піруват, свідчить, також, домінування активності ферменту ЛДГ над МДГ при 5 ‰ в 31 раз. Така біохімічна реакція допомагає молюскам нормалізувати та контролювати рН внутрішнього середовища організму.

Беручи до уваги той факт, що при солоності води 10 ‰ був зазначений найменший рівень енергетичного обміну та найбільша активність НАДФН-О в тканинах м'язів, припускаємо, що цю солоність можна вважати пороговою, так як при 5 ‰ в організмі рапани спрацьовує система АОЗ, що свідчить про перебування організму в стресових умовах.

В ході роботи також було статистично оброблено 230 особин рапани за розмірно-масовими параметрами, на які суттєво впливають фактори середовища. Також, виведено регресійні рівняння залежності їх один від одного.

ВИСНОВКИ

1. За результатами нашого експерименту солоність води 0, 36, 56, 76, 96 ‰ виявились летальними для рапани. При солоності 6 ‰ 100 % особин залишились живими на протязі усієї експозиції (7 діб). При поступовому підвищенні солоності води з 17 до 35 ‰ LT_{50} склав 5,7.
2. Рівень енергетичного обміну рапани з солоністю води з 20 до 10 ‰ зменшується з $0,14 \pm 0,007$ до $0,12 \pm 0,006$ мг/г•год. При 5 ‰ спостерігається різке збільшення цього показника, який досягає майже такого ж значення, що і при 15 ‰. В усіх варіаціях солоності води, які ми вивчали в нашому експерименті, зі збільшенням маси м'якого тіла спостерігається зменшення інтенсивності енергетичного обміну. Найменший рівень обміну $0,07 \pm 0,08$ мг/г•год було зафіксовано при 10 ‰ для рапани з масою 55,01 г.
3. При зміні солоності води з 20 до 10 ‰ відбувається суттєва реорганізація метаболізму, яка полягає в зміні динаміки активності ферментів. Збільшення ФК, Г-6-Ф-ДГ та зменшення НАДФН-О вказуються на посилення гліколізу. При 5 ‰ рівень активності ЛДГ був в 31 раз більше, ніж МДГ, що також свідчить про перехід клітин на анаеробне дихання.
4. Місце існування рапани прямо впливає на розмірно-масові показники. При зниженні солоності води та дії фактору нестачі кормової бази популяції рапани мають тенденцію до зменшення морфометричних параметрів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Аладин Н. В., Плотников И. С. Концепция относительности и множественности зон барьерных соленостей // Журнал общей биологии. – 1988. – Т. 49, № 6. – С. 825 – 833.
2. Аладин Н. В., Хлебович В. В. Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda // Труды Зоологического института Рос. акад. наук. – 1996. – 103 с.
3. Алякринская И. О. Устойчивость к обсыханию водных моллюсков // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2004. – № 3. – С. 362 – 374.
4. Амелина В. С. Кислые нуклеазы и их роль в приспособительных реакциях водных организмов // Автореф. дисс... канд. біол. наук. – Петрозаводск, 2006. – 105 с.
5. Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. – Москва–Ижевск, 2003. – 368 с.
6. Байдашников А. А. Внутривидовая изменчивость у некоторых видов Clausiliidae (Gastropoda, Pulmonata) под влиянием условий обитания. // Вестник зоологии. – 2005. – Т. 39, № 5 – С. 37 – 47.
7. Байдашников А. А. Внутривидовая изменчивость видов рода Vestia (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) в Украине // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41, № 4 – С. 231 – 204.
8. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1864) // Ruthenica. – 2010. – Вып. 20, № 2. – С. 69 – 90.
9. Бондарева Л.А. Влияние некоторых факторов среды на внутриклеточный протеолиз у гидробионтов : Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2004. – 23 с.
10. Бондарева Л. А. и др. Роль внутриклеточных протеаз в механизмах соленостных адаптаций у представителей различных таксонов

биоты Белого моря // Биология Белого моря: X науч. конф. ББС им. НА Перцова. – 2006. – С. 9 – 10.

11. *Бергер В. Я.* О приспособлении к меняющейся солености некоторых литоральных беломорских моллюсков // Соленостные адаптации водных организмов. – Л.: ЗИН АН СССР. – 1976. – С. 59 – 112.

12. *Бергер В. Я.* Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. – Л.: Изд-во «Наука», 1986. – Т. 32. – С. 34 – 51.

13. *Бергер В. Я., Сергиевский С. О.* Эволюция соленостных адаптаций морских моллюсков // Журнал эволюционной физиологии и биохимии. – 1990. – Т. 26, № 4. – С. 347 – 353.

14. *Бергер В. Я., Галактионов К. В., Прокофьев В. В.* Воздействие паразитов на адаптации хозяина к абиотическим факторам среды: паразито-хозяинная система партениты трематод—моллюски // Паразитология. – 2001. – Т. 35, № 3. – С. 192 – 200.

15. *Биргер Т. И.* Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. – Киев: Наук. думка, 1979. – 190 с.

16. *Винберг Г. Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб // Минск: Изд-во Белорус. ун-та. – 1956. – Т. 120. – С. 8.

17. *Винберг Г. Г., Беляцкая Ю. С.* Соотношение интенсивности обмена и веса тела у пресноводных брюхоногих моллюсков // Зоол. журн. – 1959. – Т. 38, № 8. – С. 1146 – 1151.

18. *Виноградова Л.А., Васильева В.Н., Дерезюк Н.В., Рязанова Л.Е.* Функционирование экосистемы мелководной зоны северо-западной части Черного моря в районах дампинга грунтов // Экологические исследования состояния морской среды и приподной атмосферы: Тр. ГОИ. – М.: Гидрометеоздат, 1992. – Вып. 203. – С. 113 – 130.

19. *Высоцкая Р. У., Немова Н. Н.* Лизосомы и лизосомальные ферменты рыб – М.: Наука, 2008. – 284 с.

20. Гаевская А. В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, *Mytilidae*). II. Моллюски (*Mollusca*) – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2006. – 100 с.
21. Гаркавая Г. П., Богатова Ю. И., Берлинский Н. А. Формирование гидрохимических условий на устьевом взморье Дуная // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон. – 2000. – Т. 2. – С. 133.
22. Горомосова С. А. Элементы углеводного обмена у мидий в норме и при воздействии ядов // Биологические основы борьбы с обрастанием. – Киев: Наук. думка, 1973. – С. 133 – 154.
23. Горомосова С. А. Шапиро А. З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. – М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1984. – 100 с.
24. Гутельмахер Б. Л. Понимание комплексности гидробиологических исследований // Труды Зоол. Инс-та АН СССР «Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем». – Л.: Наука, 1987. – Т. 165. – С. 61 – 67.
25. Гханнам Х. Е. А. Исследование состояния антиоксидантной системы двустворчатых моллюсков *Unio pictorum* в экспериментальных условиях // Естественные науки. – 2011. – Вып. 3 – С. 110 – 114.
26. Драпкин Е. И. О влиянии рапаны *Rapana bezoar* (*Mollusca*, *Muricidae*) на фауну Черного моря // Докл. АН СРСР. – 1963. – Т. 151, № 3. – С. 700 – 703.
27. Долгих А. В. Влияние различных факторов внешней среды на выход церкарий из моллюсков // Вопросы гидробиологии. – М., 1965. – С. 131 – 132.
28. Дятлов С. Е., Патлатюк Е. Г., Никаноров В. А. и др. Качество дренажных, ливневых и сточных вод, сбрасываемых в море и Хаджибейский лиман // Экологические проблемы Черного моря. – Одесса, 2002. – С. 69 – 73.

29. Ермаханов З. К., Плотников И. С., Аладин Н. В. Оценка биологического состояния популяций основных промысловых видов рыб Аральского моря // Труды ВНИРО. – 2013. – Т. 317. – С. 105 – 112.
30. Зайцев Ю. П., Анцупова Л. В., Воробьев Л. В. и др. Нематоды в глубоководной зоне Черного моря // Докл. АН УССР. – Серия Б. – 1987. – Т. 11. – С. 77 – 79.
31. Золотарев П. Н. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. – 2012. – Т. 52, № 2. – С. 251 – 257.
32. Золоторев К. В. Беляева Н. Ф. и др. Зависимость между величинами LD 50 для грызунов и LC 50 для взрослых особей и эмбрионов // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2016. – Т. 162, № 10. – С. 439 – 444.
33. Зотин А. А. Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе моллюсков : Автореф. дис... докт. биол. наук. – Москва, 2009. – 30 с.
34. Иванов Д. А. Влияние вселенца рапаны (*Rapana venosa*) на донные биоценозы в восточной части Черного моря // Водні біоресурси та їх відтворення. – 2012. – № 2. – С. 3 – 7.
35. Иванова Л. М. Скорость потребления кислорода донными беспозвоночными Северного Каспия. // Труды ВНИРО. – 1973. – Т. 80. – С. 159 – 172.
36. Комендантов А. Ю., Бахмет И. Н., Смуров А. О., Халаман В. В. Влияние изменения солености на частоту сердечных сокращений и соленостную толерантность *Hiatella Arctica* L. (Bivalvia, Heterodonta) // Вестник СПбГУ. – 2006. – Вып. 4, № 3. – С. 17 – 24.
37. Косьян А. Р. Экологическое состояние популяций *Rapana venosa* в северной части Черного моря // Наук. зап. Терноп. нац. пед. у-ту. Сер. Біол. – 2010. – № 3(44). – С. 122 – 127.

38. *Лукьянова Л. Д., Балмуханов Б. С., Уголев А. Т.* Кислород-зависимые процессы в клетке и их функциональная роль. – М.: Наука. – 1982. – С. 172 – 173.
39. *Максимович Н. В., Погребов В. Б.* Анализ количественных гидробиологических материалов: Учебное пособие. –Санкт-Петербург: ЛГУ, 1986. – 200 с.
40. *Мюллер П., Нойман П., Шторм Р.* Таблицы по математической статистике. – М.: Финансы и статистика, 1982. – 272 с.
41. *Малиновський А.К.* Адаптації біосистем // Екологія – Львів, 2012 – Вып. 28. – С. 25 – 40.
42. *Марквичева К. Н.* Исследования сигнальных функций пероксида водорода в процессе фагоцитоза : Автореф. дисс... канд. биол. наук: 03.01.03. – Москва, 2010. – 104 с.
43. *Маляревская А.Я.* Биохимические механизмы адаптации гидробионтов к токсическим веществам // Гидробиол. журн. –1985. – Т. 21, №3. – С. 70 – 82.
44. *Мотавкин П. А., Вараксин А. А.* Гистофизиология нервной системы и регуляция размножения у двустворчатых моллюсков. – М: Наука, 1983. – 203 с.
45. *Нестерова Д. А., Теренько Л. М.* Фитопланктон Одесского региона в современных условиях // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон. – 2000. – Т. 2. – С. 383.
46. *Орбели Л. А.* Об эволюционном принципе в физиологии // Вопросы эволюционной физиологии. – Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 150 с.
47. *Пиркова А. В., Ладыгина Л. В., Холодов В. И.* Хищный брюхоногий моллюск рапана *Rapana venosa* (Val.) – проблема для устрицеводства в Чёрном море // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. – 2012. – № 2 (51). – С. 216 – 219.

48. *Переладов М. В.* Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // Труды ВНИРО. – 2013. – Т. 150. – С. 35 – 65.

49. *Прокофьев В. В.* Влияние температуры и солености воды на продолжительность жизни церкарий морских литоральных трематод *Podocotyle atomon* (Opencoealidae) и *Renicola thaidus* (Renicolidae) // Паразитология. – 2001. – Т. 35, № 1. – С. 69 – 75.

50. *Раутиан А. С.* Отношения хищник-жертва в филогенетическом масштабе времени. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Издание Палеонтологического института, 2001. – Вып. 4. – С. 29 – 46.

51. *Сергиевский С. О., Гранович А. И.* Мозаичность фенотипической структуры популяций беломорского моллюска // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, № 9. – С. 5 – 16.

52. *Толмазин Д. М.* Сгонные явления в северо-западной части Черного моря // Океанология. – 1963. – Т. 3, № 5. – С. 12 – 24.

53. *Топтиков В. А., Ковтун О. О., Алексеева Т. Г.* Морфологія та фізіологія червоного моллюска *Rapana venosa*: навчально-методичний посібник. – Одеса: Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2014. – 68 с.

54. *Топтиков В. А. и др.* Сопряженность устойчивости озимых мягких пшениц к *Fusarium graminearum* Schwabe и множественных молекулярных форм некоторых ферментов // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 3. – С. 3 – 11.

55. *Тоцький В. М.* Генетика: підручник для студентів біологічних спеціальностей університетів. – Одеса: Астропринт, 2008. – 710 с.

56. *Турпаева Е. П., Солдатова И. Н., Симкина Р. Т.* Интенсивность обмена у черноморских двустворчатых моллюсков // Зоологический журнал, 1970. – Т. 49, Вып. 10. – С. 15 – 24.

57. *Тучковенко Ю. С., Сапко О. Ю.* Оценка вклада антропогенных источников Одесского региона в загрязнение морской среды // Метеорологія, кліматологія та гідрологія. – 2003. – Т. 47. – С. 130 – 139.
58. *Умнов А. А.* Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного // Журн. общ. биологии. – 1976. – Т. 37, № 1. – С. 71 – 86.
59. *Урбах В. Ю.* Биометрические методы. – М.: Наука, 1964. – 415 с.
60. *Фокина Н. В., Нефедова З. А., Немова Н. Н.* Биохимические адаптации морских двуствочатых моллюсков к аноксии (обзор) // Труды Карельского научного центра РАН. – 2011. – Т. 1, № 3. – С. 121 – 130.
61. *Хлебович В. В., Бергер В. Я.* Опыт электрокондуктометрического исследования водносолевого обмена некоторых гидробионтов // Гидробиол. журн. – 1965. – Т. 1, № 5. – С. 57 – 61.
62. *Хлебович В. В.* Критическая соленость биологических процессов // Л.: Наука, 1974. – 235 с.
63. *Хлебович В. В.* Акклимация животных организмов. – Л.: Наука, 1981. – 136 с.
64. *Чухчин В. Д.* Функциональная морфология рапаны. – К.: Наукова думка, 1970. – 138 с.
65. *Чухчин В. Д.* Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1984. – 176 с.
66. *Шиганова Т. А.* Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии территорий : Автореф. дис... докт. биол. наук: спец. 03.00.18. – М., 2009. – 56 с.
67. *Шишова-Касаточкина О. А., Леутская З. К.* Биохимические аспекты взаимоотношений гельминта и хозяина: обмен белков, витаминов и стероидов в процессах паразитирования. – М: Наука, 1979. – 110 с.
68. *Цветков И. Л.* Биохимические параметры стресс-редуцирующей реакции гидробионтов при интоксикации : Автореф. дис... доктора біол. наук:

03.00.16. – Москва, 2009. – 46 с.

69. *Aliakrinskaya I. O.* Biochemical adaptations of aquatic molluscs to inhabiting air // *Zoo.* – 1972. – Vol. 3. – P. 1630 – 1636.

70. *Berger V. J.* Adaptation of marine molluscs to environmental salinity changes // *Issledovaniya Fauny Morei.* – 1986. – Vol. 32, № 40. – 216 p.

71. *Bondarev I. P.* et al. Ecomorphological Analyses of Marine Mollusks' Shell Thickness of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) // *International Journal of Marine Science.* – 2013. – Vol. 3. – P. 87 – 96.

72. *Bradford M. M.* A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Analytical biochemistry.* – 1976. – Vol. 72, № 1 – 2. – P. 248 – 254.

73. *Brooks S. P. J., Storey K. B.* Glycolytic controls in estivation and anoxia: a comparison of metabolic arrest in land and marine mollusks // *Comp. Biochem. Physiol. A.* – 1997. – Vol. 118. – P. 1103 – 1114.

74. *Chandler E. A, McDowell J. R, Graves J. E.* Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa* // *Mol. Ecol.* – 2008. – Vol. 14. – P. 96 – 91.

75. *Davis B. J.* Disc electrophoresis–II method and application to human serum proteins // *Annals of the New York Academy of Sciences.* – 1964. – Vol. 121, № 2. – P. 404 – 427.

76. *Demers A., Guderley H.* Acclimatization to intertidal conditions modifies the physiological response to prolonged air exposure in *Mytilus edulis* // *Marine biology.* – 1994. – Vol. 118, № 1. – P. 115 – 122.

77. *Fischer-Piette E., Franc A.* Classe des polyplacophores // *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie.* – 1960. – Vol. 5. – P. 1053 – 1219.

78. *Harding J. M, Mann R.* Observations on the biology of the veined rapa whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay // *Journal of Shellfish Research.* - 1999. – Vol. 18(1) – P. 9 – 17.

79. *Harding J. M., Mann R., Kilduff C. W.* Influence of environmental factors and female size on reproductive output in an invasive temperate marine

gastropod *Rapana venosa* (Muricidae) // Marine Biology. – 2008. – Vol. 155, № 6. – P. 571 – 581.

80. *Harding J. M., Mann R.* Veined rapa whelk (*Rapana venosa*) range extensions in the Virginia waters of Chesapeake Bay, USA // Journal of Shellfish Research. – 2005. – Vol. 24, № 2. – P. 381 – 385.

81. *Hochachka P. W.* Defense strategies against hypoxia and hypothermia // Science. – 1986. – Vol. 231. – P. 234 – 242.

82. *Ghisotti F.* *Rapana venosa* (Valenciennes), nuova ospite adriatica Conchilie // Zoology J. – 1974. – Vol. 10(5-6). – P. 125 – 126.

83. *Koutsoubas D., Voultsiadou-Koukoura E.* The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1984) (Gastropoda, Thaididae) in the aegean sea // Boll. Malacologico, – 1991. – Vol. 26 – P. 201 – 204.

84. *International Council for the Exploration of the Sea.* Alien Species Alert: *Rapana venosa* (veined whelk) / [Ed. R Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding]. – ICES Cooperative Research Report, – 2004. – № 264. – 14 p.

85. *Larade K., Storey K.B.* A profile of the metabolic responses to anoxia in marine invertebrates // Biology J. – 2002. – Vol. 3. – 346 p.

86. *Livingstone D. R.* Contaminant – stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in aquatic organisms // Marine Pollution. – 2001. – Vol. 42, № 8. – P. 656 – 666.

87. *Loddington R.* Marine invertebrates in hypoxia: developmental, behavioural, physiological and fitness responses // The Plymouth Student Scientist. – 2011. – Vol. 4, № 2. – P. 267 – 277.

88. *Mann R., Harding J. M.* Invasion of a Mid Atlantic estuary by the oriental gastropod *Rapana venosa* Valenciennes, 1846 // Biol. Invasions. – 2000. – Vol. 2. – P. 7 – 22.

89. *Mann R., Harding J. M.* Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic coast // The Biological Bulletin. – 2003. – T. 204, № 1. – C. 96 – 103.

90. *Michaelidis T. M., Hata R. et al.* Targeted disruption of the bcl-2 gene in mice exacerbates focal ischemic brain injury // *Metabolic brain disease*. – 1999. – Vol. 14., № 2. – P. 117 – 124.
91. *Mienis H. K.* Proceedings of the First National Malacology Conference, Izmir, 23 August 2004. – P. 117 – 131.
92. *Rovero F., Hughes R. N., Chelazzi G.* Cardiac and behavioural responses of mussels to risk of predation by dogwhelks // *Animal Behaviour*. – 1999. – Vol. 58, № 4. – P. 707 – 714.
93. *Savini D. et al.* The alien mollusc *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846; Gastropoda, Muricidae) in the Northern Adriatic Sea: Population structure and shell morphology // *Chemistry and Ecology*. – 2004. – Vol. 20, № 1. – C. 411 – 424.
94. *Saglam M., Yanik J. et al.* Biomass gasification in supercritical water: Part 1. Effect of the nature of biomass // *Fuel*. – 2007. – Vol. 86., № 15. – P. 2410 – 2415.
95. *Storey K.* Suspended animation: the molecular basis of metabolic depression // *Can. J. Zool.* – 1988. – Vol. 66. – P. 124 – 131.
96. *Storey K.B.* Gene regulation in physiological stress // *International congress series*. – 2004. – Vol. 1275. – P. 1 – 13.
97. *Student.* The probable error of a mean // *Biometrika*. – 1908. – P. 1 – 25.
98. *Santini C., Berger J. et al.* Novel peroxisome proliferator-activated receptor (PPAR) γ and PPAR δ ligands produce distinct biological effects // *Journal of Biological Chemistry*. – 1999. – Vol. 274, № 10. – P. 6718 – 6725.
99. *Shumway S. E., Youngson A.* The effects of fluctuating salinity on the physiology of *Modiolus demissus* (Dillwyn) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1979. – Vol. 40, № 2. – P. 167 – 181.
100. *Sun X, Yang A.* The complete mitochondrial genome of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) // *Mitochondrial DNA*. – 2014 – Vol. 27 – P. 1 – 2.

101. *Viarengo A.* et al. Seasonal variations in the antioxidant defence systems and lipid peroxidation of the digestive gland of mussels // *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*. – 1991. – Vol. 100, № 1 – 2. – P. 187-190.

102. *Zenetos A, Gofas S, Russo G, Templado J.* Molluscs // Monaco: CIESM Publishers. – 2004. – 141 p.

103. *Zolotarev V.* The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species. – *PSZNJ: Mar. Ecology*. – 1996. – Vol. 17 (1–3). – P. 22.