

УДК 594.38:594.1

Г. С. Киричук, Л. В. Музыка

### ОСОБЛИВОСТІ РОЗПОДІЛУ КАРОТИНОЇДНИХ ПІГМЕНТІВ В ОРГАНІЗМІ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ

Досліджено вміст  $\beta$ -каротину та ксантофілів в організмі червоногих (*Lymnaea stagnalis*, *Planorbis purpura*) та двостулкових (*Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*) молюсків. Встановлено видову специфічність вмісту  $\beta$ -каротину та ксантофілів у їх органах (тканинах). Проведено порівняльний аналіз сумарного вмісту каротиноїдів в організмі червоногих молюсків у нормі та за дії трематодної інвазії, а також особливості їх розподілу у двостулкових залежно від статі. Вивчено закономірності розподілу каротиноїдних пігментів в організмі молюсків залежно від типу живлення.

**Ключові слова:** прісноводні молюски,  $\beta$ -каротин, ксантофіли, трематодна інвазія, живлення.

Фізіологічні та біохімічні біомаркери гідробіонтів є ефективними інструментами біомоніторингу, бо відображають інтегральну відповідь організму на зміну умов існування та дозволяють отримувати інформацію про стан екосистеми на організменному рівні. До перспективних об'єктів для біоіндикації за комплексом критеріїв належать молюски, які часто домінують у водоймах за чисельністю та біомасою, є компонентами трофічних ланцюгів, високочутливі до забруднення природних вод, відіграють важливу роль в акумуляції та перенесенні хімічних речовин, тим самим підвищуючи самоочищувальну здатність водойм і чітко відображаючи зміни стану водного середовища [11]. Крім того, вони є облігатними проміжними, а іноді і додатковими хазяями великої кількості видів трематод, які є одним із обов'язкових компонентів прісноводних екосистем та виступають збудниками небезпечних захворювань людини і тварин [18].

Відомо, що молюски характеризуються видоспецифічними реакціями на забруднення навколишнього середовища, оскільки екологічні спектри видів значною мірою визначаються фізіологічними і біохімічними процесами, що відбуваються в їх організмі на рівні клітинного метаболізму [21]. Серед ключових показників, які відображають стан організму гідробіонтів та процеси, що в ньому відбуваються, є механізми іонної регуляції та фізіологічні показники адаптації організму до стрес-факторів. Одним з молекулярних ме-

© Г. С. Киричук, Л. В. Музыка, 2017

ханізмів адаптації є вміст в ньому біологічно активних речовин — каротиноїдів. Він свідчить про стан системи антиоксидантного захисту і фізіологічного стану організму в цілому [5]. Крім того, ці сполуки стабілізують клітинні мембрани, утворюючи неактивні пероксида, попереджують ланцюгові реакції окиснення, регулюють транспортну і біосинтетичну функцію мембран, а їх антиоксидантні властивості визначають фотозахисну, радіопротекторну, антимуагенну, антиканцерогенну та імуномодельюючу дію, не пов'язану із провітамінною активністю [12].

З огляду на те, що динаміка вмісту каротиноїдних пігментів корелює зі способом живлення, фізіологічним станом молюска, температурою, швидкістю течії, глибиною водойм, прозорістю води, вмістом мулу у ґрунті, активною реакцією середовища та ін. [13], актуальними є дослідження її у тканинах різних видів тварин, які відрізняються морфофункціональними рисами. Їх необхідність зумовлена також тим, що каротиноїдні пігменти не синтезуються у тканинах і органах молюсків *de novo*, вони надходять як компоненти їжі, депонуються у незмінному вигляді або модифікуються за допомогою метаболічних реакцій [12], а тому дають уявлення про харчові ланцюги та метаболічні шляхи цих тварин.

**Матеріал і методика досліджень.** *Planorbarius purpura* (O. F. Müller, 1774) (20 екз.), *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (20 екз.), *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) (15 екз.) та *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) (15 екз.) збирали вручну у червні — серпні 2014 р. з одного біотопу (басейн р. Тетерів, м. Житомир). Видову приналежність молюсків визначали за літературними джерелами [14, 15]. Тварин утримували у дехлорованій відстоюванням протягом доби водопровідній воді (вміст  $\text{Na}^+$  — 18 мг/дм<sup>3</sup>;  $\text{K}^+$  — 1 мг/дм<sup>3</sup>,  $\text{Cl}^-$  — 10 мг/дм<sup>3</sup>,  $\text{Ca}^{2+}$  — 50 мг/дм<sup>3</sup>,  $\text{Mg}^{2+}$  — 9 мг/дм<sup>3</sup>,  $\text{HCO}_3^-$  — 115 мг/дм<sup>3</sup>,  $\text{SO}_4^{2-}$  — 10 мг/дм<sup>3</sup>) за однакових умов освітлення, температури та кисневого режиму (рН 7,3—7,7;  $t = 18\text{—}20^\circ\text{C}$ ). Тривалість акліматії — 14 діб [19]. Розміри черепашки визначали штангенциркулем. У двостулкових молюсків додатково встановлювали вік [1] і для експерименту відбирали лише 3-річних особин. Стать молюсків визначали методом мікроскопування тимчасових гістологічних препаратів, статевих залоз. Масу тіла і окремих тканин (органів) вимірювали на електронних вагах (WPS 1200) з точністю до 0,01 г. Вміст каротиноїдних пігментів у черевоніжних молюсків визначали у гемолімфі, гепатопанкреасі, мантиї і нозі, а у двостулкових — у гепатопанкреасі, мантиї, нозі, гонаді та зябрах. Наявність трематодної інвазії у *P. purpura* та *L. stagnalis* встановлювали за результатами мікроскопічного дослідження гепатопанкреасу, видову належність трематод — на живому матеріалі. Для дослідження відбирали особин, інвазованих трематодами *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909, та вільних від інвазії.

Для визначення вмісту каротиноїдів зразки тканин і органів гомогенізували та проводили екстракцію гексаном (1 : 4). Сумарний вміст  $\beta$ -каротину та ксантофілів встановлювали за методикою [23]. Всього виконано 576 біохімічних аналізів. Матеріал статистичну оброблений з використанням програми Statistica 6.0.

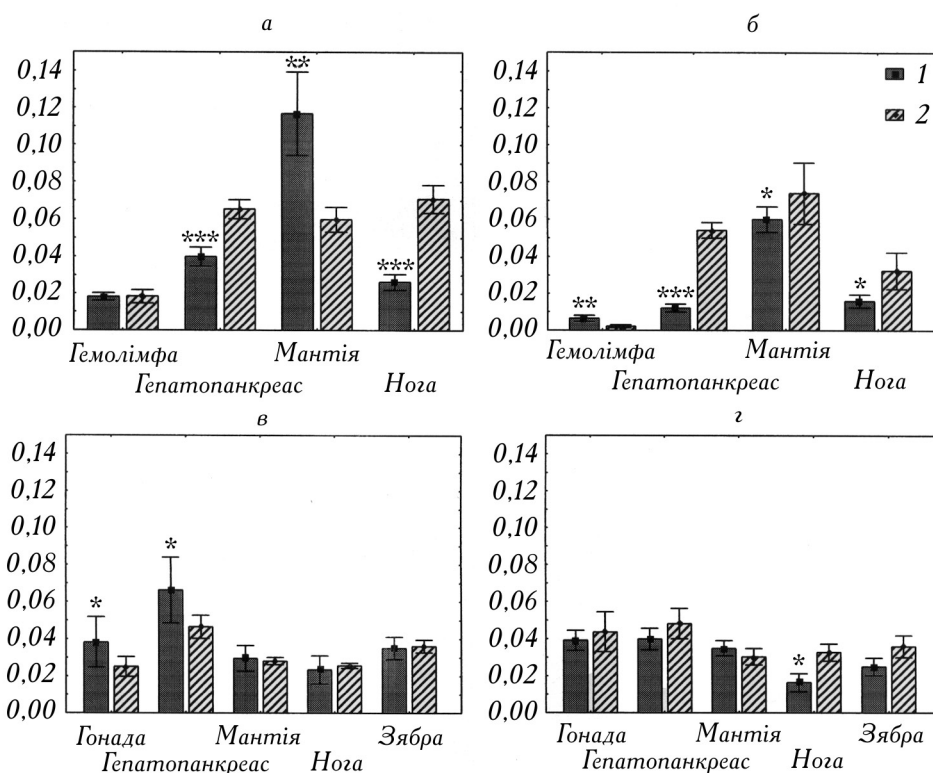
### Результати досліджень та їх обговорення

До найважливіших фізико-хімічних показників, які впливають на екологічний стан водних екосистем, належить вміст розчиненого у воді кисню, який значною мірою визначає якість води завдяки інтенсифікації процесів самоочищення, фізико-хімічної трансформації й гідробіологічного колообігу речовин. Періодичне перебування гідробіонтів в умовах гіпоксії призвело до виникнення у них низки пристосувальних механізмів, що дозволяють їм пережити несприятливі екологічні умови, в тому числі частковий або повний перехід на анаеробний тип дихання, за якого скорочується поглинання кисню та підвищується виділення вуглекислого газу. Відомо, що вміст каротиноїдів в організмі прісноводних молюсків певною мірою корелює з інтенсивністю процесів дихання як у нормальних умовах, так і за нестачі кисню [13]. Крім цього, встановлено, що найбільш стійкими до дії абіотичних, біотичних і антропогенних чинників є види з високим вмістом каротиноїдів, здатних до зворотного зв'язування молекул кисню по подвійних зв'язках пігменту і віддачі його при екстремальних умовах [7, 10]. Саме тому в експерименті використані прісноводні молюски, що відрізняються не лише анатомо-морфологічною будовою і спектрами живлення, а й специфікою низки фізіологічних функцій, включаючи систему дихання.

Види *L. stagnalis* і *P. purpura* використовують для дихання кисень приблизно в однаковій мірі двома шляхами: з атмосферного повітря через примітивну непарну легеню, здійснюючи для його забирання періодичні підйоми до півки поверхневого натягу води, та дифузно із води — через шкіру [17]. Крім цього, у молюсків р. *Planorbarius* в процесі еволюції виникла морфологічна адаптація до умов дефіциту кисню — з'явилась добре розвинена шкірна зябра, якої немає у ставковиків [17].

Види *U. pictorum* і *A. cygnea* — молюски-фільтратори, що дихають зябрами, які завдяки складній структурній організації виконують не лише дихальну, а й трофічну функцію [1].

Вміст  $\beta$ -каротину в організмі прісноводних молюсків. У гемолімфі *L. stagnalis* не виявлено статистично достовірних відмінностей вмісту  $\beta$ -каротину між зараженими і вільними від інвазії особинами. Це пояснюється вмістом у плазмі цієї тканини дихального протеїну — гемоціаніну, вміст якого, як відомо, за умови інвазії трематодами зростає у середньому на 20% [18]. В організмі ставковиків цей протеїн переносить та депонує кисень, бере участь у збереженні кислотно-лужної рівноваги, підтриманні колоїдно-осмотичного тиску і виконує роль запасної поживної речовини [15]. Тому кисневий дефіцит, викликаний партенітами трематод, у досліджуваній тканині компенсується інтенсифікацією транспорту кисню гемоціаніном. Одночасно з цим у гепатопанкреасі та нозі інвазованих особин зафіксовано статистично достовірно ( $p < 0,001$ ) нижчі значення досліджуваного показника, ніж у неінвазованих, відповідно на 28,89 і 62,92%. Це зумовлено розвитком антагоністичних взаємовідносин у системі хазяїн — паразит, що проявляється у зниженні життєздатності і адаптаційних можливостей інвазованої тварини. Крім цього, відомо, що партеніти трематод локалізуються у гепатопанкреасі,



1. Вміст  $\beta$ -каротину в організмі *L. stagnalis* (а), *P. purpura* (б), *U. pictorum* (в) і *Anodonta cygnea* (г). Тут і на рис. 2: а, б: 1 — інвазовані, 2 — інтактні; в, г: 1 — самці, 2 — самки;  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

який внаслідок ураження втрачає здатність засвоювати та депонувати каротиноїди у таких масштабах, як в організмі незаражених особин. У зв'язку з цим велика кількість цих сполук проходить через травний тракт інвазованих молюсків транзитно, не засвоюючись. Разом з тим у їх мантії вміст  $\beta$ -каротину був на 95,22% ( $p < 0,01$ ) вищим, ніж у неінвазованих, що за помірної інвазії<sup>1</sup> трематодами сприяє підтриманню життєздатності на рівні, достатньому для протистояння паразитам (рис. 1).

Практично у всіх органах і тканинах інвазованих особин *P. purpura* вміст  $\beta$ -каротину був статистично достовірно нижчим, ніж у неінвазованих: у гепатопанкреасі на 77,70% ( $p < 0,001$ ), у мантії на 18,91% ( $p < 0,05$ ), у нозі на 50,83% ( $p < 0,05$ ). Ймовірно, трематодна інвазія є додатковим стрес-чинником, що призводить до швидшого, ніж у неінвазованих особин, вичерпання пластичних і енергетичних ресурсів та ємності гомеостатичних систем. З іншого боку, у відповідь на трематодну інвазію в організмі молюсків розвивається захисно-приспосувальний процес, що проявляється у частковому

<sup>1</sup> Ураження паразитами від 10 до 50% об'єму гепатопанкреасу.

підвищенні рівня метаболізму [18] і збільшенні інтенсивності споживання ними корму [4, 18]. Про це свідчить також і більший (у 2,8 разу) вміст  $\beta$ -каротину у гемолімфі ( $p < 0,01$ ), яка здійснює тканинний перерозподіл речовин. Можливо, це зумовлено особливостями біології *P. purpura* — типового бентичного організму, приуроченого до мулистих біотопів, який значну частину свого життя перебуває в умовах несприятливого кисневого режиму. Тому потребу в кисні він частково забезпечує завдяки наявності адаптивної зябри, але переважно за рахунок гемоглобіну, що міститься у гемолімфі і бере участь у транспортуванні кисню до тканин та вуглекислого газу від них, підтримує її колоїдно-осмотичний тиск, забезпечує високу буферну ємність гемолімфи під час переходу молюсків на анаеробний шлях обміну і тим, власне, і визначає енергетику організму цих тварин [8].

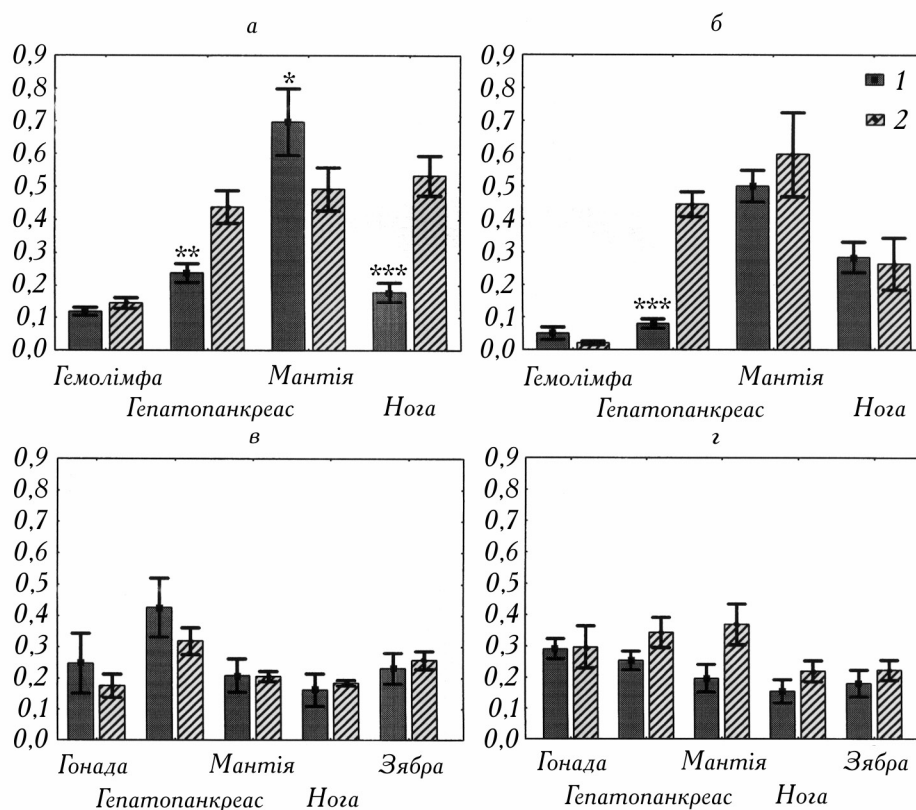
У самок *U. pictorum* вміст в-каротину у гонаді і гепатопанкреасі був вищим, ніж у самців, відповідно на 52,33 і 42,21% ( $p < 0,05$ ). У той же час у мантиї, зябрах і нозі статистично достовірних відмінностей не відмічено. Найвищими показниками вмісту  $\beta$ -каротину незалежно від статі характеризувався гепатопанкреас. Найнижчі значення у самців зафіксовані у гонаді, а у самок — у нозі. Вміст  $\beta$ -каротину в органах і тканинах самців зростав у такому порядку: гонада  $\rightarrow$  нога  $\rightarrow$  мантия  $\rightarrow$  зябра  $\rightarrow$  гепатопанкреас, а у самок: нога  $\rightarrow$  мантия  $\rightarrow$  гонада  $\rightarrow$  зябра  $\rightarrow$  гепатопанкреас.

Такі показники не є випадковими, бо пов'язані із специфікою окиснювального статусу гепатопанкреасу, що насамперед визначається процесами біоаккумуляції та детоксикації в ньому різних хімічних сполук. Крім цього, гепатопанкреас відрізняється високою каталазною активністю, яка нейтралізує продукти ПОЛ [5, 6]. Зябра молюсків є адсотрофними структурами і виконують важливу бар'єрну функцію стосовно токсичних сполук, що надходять із навколишнього середовища.

У самок *A. sугnea* вміст  $\beta$ -каротину був нижчим, ніж у самців (у гонаді, гепатопанкреасі і зябрах — на 10,49—30,38%, у нозі — на 49,94%). Це, ймовірно, зумовлено більшими енергетичними затратами самок у зв'язку із проходженням оогенезу. У той же час у мантиї самок вміст цього пігменту був на 14,99% вищим, ніж у самців.

Такі міжвидові відмінності двостулкових молюсків пояснюються особливостями їх життєвого циклу, в якому фази розмноження у родів *Unio* і *Anodonta* не збігаються в часі [16]. Досліджені нами *U. pictorum* були зібрані у період, коли їх самки перебували на четвертій фазі циклу розмноження (фаза згасання), у їх марсупіях містилися лише нечисленні ембріони третіх кладок. У *A. sугnea*, як і у всіх видів р. *Anodonta*, репродуктивний цикл трифазний (дві осінні фази і одна весняна). Використані у нашому дослідженні особини були виловлені на піку оогенезу, адже саме у літні місяці інтенсивно відбувається гаметогенез, зародкові фолікули добре розвинені і є уже дозрілі гамети [20, 22].

Вміст ксантофілів в організмі прісноводних молюсків. У інвазованих *L. stagnalis* вміст ксантофілів був нижчим, ніж у інтактних: у гемолімфі — на



2. Вміст ксантофілів в організмі *L. stagnalis* (а), *P. purpura* (б), *U. pictorum* (в) і *Anodonta cygnea* (г).

17,94%, у гепатопанкреасі — на 45,75% і у нозі — на 66,42%, у той же час у мантії їх вміст був на 41,56% вищим (рис. 2).

У інвазованих та інтактних особин *P. purpura* вміст досліджуваних пігментів у гемолімфі, мантії та нозі статистично достовірно не відрізнявся, а у гепатопанкреасі інвазованих він був на 82,07% ( $p < 0,001$ ) нижчим. Такі різнонаправлені зміни, ймовірно, зумовлені екологічними особливостями цього молюска. Крім цього, незначна варіабельність показника спричинена наявністю дихального протеїну — гемоглобіну, що є поліфункціональним і проявляє дещо більшу активність порівняно із гемоціаніном *Lymnaea* [6]. Відсутність порушень майже у всіх органах також може зумовлюватись певною сумісністю паразита і хазяїна, виробленою у процесі тривалої спільної еволюції, що можлива лише в облігатних хазяїно-паразитарних системах.

В організмі самок *A. cygnea* вміст ксантофілів був на 19,48—29,64% нижчим, ніж у самців, за винятком гонади, де статистично достовірних відмінностей не виявлено.

У самок *U. pictorum* вміст ксантофілів у гонаді і гепатопанкреасі був відповідно на 41,10 і 33,55 % вищим, ніж у самців, а у нозі був вищим у самців. У зябрах та мантиї вміст ксантофілів знаходився в однакових межах і не залежав від статі.

Порівняльний аналіз вмісту каротиноїдів в різних тканинах та органах прісноводних молюсків дозволив виявити деякі закономірності та особливості їх накопичення залежно від видової приналежності і типу живлення. Досліджені молюски є різні за типом живлення — поліфаги-фільтратори (*U. pictorum*, *A. cygnea*), детритофаги (*L. stagnalis*) та фітофаги (*P. purpura*) [9]. Слід відмітити, що ці тварини відрізняються не лише екологічними спектрами, а й анатомо-морфологічною будовою і специфікою цілої низки фізіологічних функцій, включаючи систему дихання, яка є найбільш чутливою до зміни концентрації кисню у водному середовищі [13].

Встановлено, що червононогі легеневі молюски (Gastropoda, Pulmonata) завдяки особливостям будови дихальної системи виявляють більшу стійкість до дефіциту кисню, у той час як для двостулкових (Bivalvia) цей чинник багато в чому є лімітуючим.

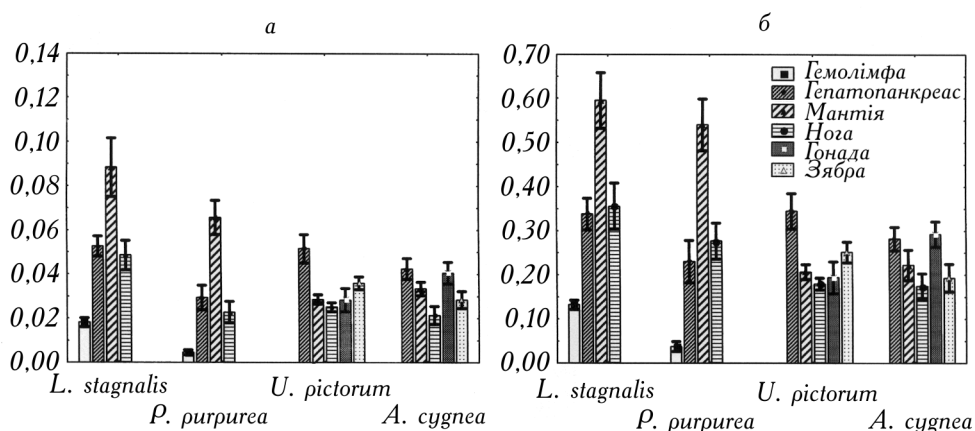
Найвищим вмістом  $\beta$ -каротину характеризувався легеневий молюск *L. stagnalis*. Зокрема, у гепатопанкреасі, мантиї і нозі *L. stagnalis* він був вищим, ніж у цих же органах *P. purpura*, відповідно в 1,78, 1,34 і 2,13 разу ( $p < 0,01$ ), у *U. pictorum* — відповідно в 1,02, 3,09 і 1,93 разу ( $p < 0,01$ ), а *A. cygnea* — відповідно в 1,24, 2,64 і 2,26 разу ( $p < 0,01$ ) (рис. 3).

За збільшенням вмісту  $\beta$ -каротину у гепатопанкреасі досліджені молюски можна розмістити таким чином: *P. purpura*  $\rightarrow$  *A. cygnea*  $\rightarrow$  *U. pictorum*  $\rightarrow$  *L. stagnalis*. За їх вмістом у нозі і гемолімфі послідовність була дещо іншою: *A. cygnea*  $\rightarrow$  *P. purpura*  $\rightarrow$  *U. pictorum*  $\rightarrow$  *L. stagnalis*.

Вміст  $\beta$ -каротину у зябрах та гонаді *U. pictorum* був на 20,88% вищим, ніж у цих органах *A. cygnea*, а у гонаді більший у *A. cygnea* (на 43,14%).

Найвищі показники у *L. stagnalis* зумовлені особливостями будови цих тварин, котрі мають каротиноксисому, до складу якої входять каротиноїди, гемопротеїни та інші дихальні протеїни. За допомогою неї відбувається адаптація їх організму до дефіциту кисню, коли функцію енергозабезпечення беруть на себе каротиноїди, здатні зв'язувати кисень за рахунок системи спряжених подвійних зв'язків і системи термінального окиснення та виробляти енергію за умов нестачі кисню при забрудненні водного середовища різними токсикантами [10]. Найвищий вміст каротиноїдів саме у *L. stagnalis* порівняно з *P. purpura*, *U. pictorum* і *A. cygnea* підтверджений і іншими дослідниками [2, 13].

Дещо нижчі показники у молюсків-фільтраторів *U. pictorum* та *A. cygnea* є свідченням більш низького рівня їх загального обміну речовин, оскільки відомо, що вони є бентосними організмами, ведуть малорухливий спосіб життя, а тому мають нижчий рівень та швидкість метаболізму, що призво-



3. Вміст каротиноїдних пігментів в організмі прісноводних молюсків: 1 — вміст  $\beta$ -каротину; 2 — вміст ксантофілів.

дять до менш активних захисних процесів в їх організмі порівняно з більш рухливими *L. stagnalis* та *P. purpurea*.

Встановлено значну варіабельність вмісту ксантофілів у досліджених молюсків, що також зумовлено відмінностями біології цих тварин, головним чином у характері живлення та поведінки у водоймі, що визначає різниця у надходженні і накопиченні цих сполук. Найвищі значення, зареєстровані у гепатопанкреасі *L. stagnalis*, були більшими, ніж у *P. purpurea*, у 1,47, *A. cygnea* — у 1,2 рази. Вміст цих речовин у *U. pictorum* у цілому не відрізнявся від вмісту у *L. stagnalis*. Також він був максимальним у мантії і нозі *L. stagnalis* (див. рис. 3).

### Висновки

Вміст  $\beta$ -каротину і ксантофілів в організмі прісноводних молюсків характеризується видовою специфічністю і варіює залежно від фізіологічного стану тварини, її морфо-функціональних особливостей, особливостей дихальної та репродуктивної систем.

Встановлено, що види, органами дихання яких є зябра — *U. pictorum* і *A. cygnea* характеризуються нижчим вмістом  $\beta$ -каротину і ксантофілів у тканинах (органах) порівняно з *L. stagnalis* та *P. purpurea*, що мають «легеню».

Найвищий вміст  $\beta$ -каротину і ксантофілів зареєстрований у *L. stagnalis*, найнижчі значення характеризувались видовою та тканинно-органною специфічністю.

Результати дослідження можуть бути використані у прогнозуванні стійкості екосистем до антропогенного забруднення, однак при використанні концентрації каротиноїдних пігментів як біомаркера необхідно враховувати, що цей показник



відрізняється у різних систематичних груп молюсків. Крім того, досліджені нами молюски, хоч і були одночасно взяті з одного біотопу, знаходились на різних стадіях життєвого циклу, що впливало на особливості накопичення  $\beta$ -каротину та ксантофілів їх організмом. Надалі доцільно вивчити кількісний вміст цих сполук у молюсків на аналогічних фазах репродуктивного циклу.

\*\*

*Исследовано содержание  $\beta$ -каротина и ксантофиллов в организме брюхоногих (*Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius purpura*) и двустворчатых (*Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*) моллюсков. Установлена видовая специфичность содержания этих пигментов в их органах (тканях). Проведен сравнительный анализ суммарного содержания каротиноидов в организме *L. stagnalis* и *P. purpura* в норме и при трематодной инвазии. Выявлены особенности распределения этих соединений у двустворчатых моллюсков в зависимости от пола. Изучены закономерности распределения каротиноидных пигментов в организме моллюсков в зависимости от типа питания.*

\*\*

*The content of  $\beta$ -carotene and xanthophylls in the organism of gastropods (*Lymnaea stagnalis*, *Planorbarius purpura*) and bivalves (*Unio pictorum*, *Anodonta cygnea*) was studied. The species specificity of  $\beta$ -carotene and xanthophylls content in organs (tissues) was revealed. The comparative analysis of total carotenoid content in gastropods in norm and under trematode invasion and peculiarities of their distribution in bivalves depending on sex were found out. The regularities of carotenoid pigments distribution in mollusks organisms depending on feeding type were established.*

\*\*

1. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1981. — 248 с.
2. Бегова П.В. К вопросу о зависимости содержания каротиноидов в тканях пресноводных моллюсков от их морфофункциональной организации // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Материалы Междунар. науч. конф. — Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2005. — С. 25—26.
3. Ботяжова О.А. Физиология системы крови: (сравнительные, экологические и эволюционные аспекты). — Ярославль: Изд-во Ярослав. ун-та, 2000. — 60 с.
4. Василенко О. Вплив трематодної інвазії на особливості трофіки *Lymnaea balthica* (Molluska: Pulmonata) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. — 2003. — Вип. 33. — С. 147—151.
5. Гостюхина О.Л., Солдатов А.А., Головина И.В., Столбов А.Я. Антиоксидантный ферментативный комплекс тканей различных цветовых морф черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. // Экология моря. — 2005. — Вып. 68. — С. 42—47.
6. Гханнам Х. Э. А. Ю. Свободнорадикальный гомеостаз моллюсков *Unio pictorum* в норме и при воздействии тяжелых металлов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Астрахань, 2011. — 24 с.

7. Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов / Отв. ред. Э. А. Бурштейн. — М.: Наука, 1988. — 241с.
8. Киричук Г., Стагниченко А. Порухення фізико-хімічних показників гемолімфи *Planorbarius purpura* (Mollusca; Pulmonata; Vulinide) у разі дії на нього йонів хрому (III) водного середовища // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біологія. — 2004. — Вип. 35. — С. 226—230.
9. Киричук Г.Е. Особенности накопления ионов тяжелых металлов пресноводными моллюсками // Вісн. Житомир. держ. пед. ун-ту. — 2002. — Вип. 10. — С. 170—175.
10. Колупаев Б.И., Бегова П.В. Влияние антропогенного воздействия на содержание каротиноидов в тканях моллюсков разных популяций // Экология и генетика популяций. — Йошкар-Ола: Периодика, 1998. — С. 259—260.
11. Лукашев Д.В. Индикаторное значение пресноводных моллюсков при выявлении источника загрязнения речной экосистемы тяжелыми металлами // Проблемы екології та охорони природи техногенного регіону. — 2009. — № 1. — С. 109—114.
12. Примова Л.А., Высоцкий И.Ю. Каротиноиды: структура, метаболизм, биологические функции // Вісн. Сумськ. держ. ун-ту. Сер. Медицина. — 2005. — №7. — С. 9—25.
13. Пузаткина Е.А. Влияние экзогенных факторов на состояние газообмена и содержание каротиноидов в тканях пресноводных моллюсков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Йошкар-Ола, 2006. — 28 с.
14. Стагниченко А.П. Перлівницеви. Кулькові / Фауна України. — К.: Наук. думка, 1984. — Т. 29, Вип. 9. — 384 с.
15. Стагниченко А.П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxiidae) Украины. — Киев: Центр учеб. литературы, 2004. — 327 с.
16. Стагниченко А., Гурич В. Вплив біотичних чинників на ритм серцевих скорочень у перлівницевих (*Bivalvia*, *Unioninae*, *Anodontinae*) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біологія — 2014. — Вип. 64. — С. 235—240.
17. Стагниченко А.П., Гурич В.К. Про шкірне дихання ставковиків і витушок (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) // Матеріали 15-ї Всеукраїнської наук.-практ. конф. «Інноваційний потенціал української науки — XXI сторіччя». — Запоріжжя, 2012. — С. 43.
18. Стагниченко А.П., Иваненко Л.Д., Витковская О.В., Калинина Н.Н. Влияние трематодной инвазии на содержание гемоцианина в гемолимфе прудовика (Gastropoda : Pulmonata: Lymnaeidae) // Паразитология. — 1999. — Т. 33, № 2. — С. 125—128.
19. Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. — Л.: Наука, 1981. — 135 с.
20. Galhano M.H., Ferreira da Silva M.T. The reproductive cycle of *Anodonta cygnea* L. from Mira Lagoon (Portugal) // Publ. Inst. Zool. Dr. Augusto Nobre. — 1983. — 179 p.
21. Grieshaber M.K., Hardewig I., Kreutzer U. Physiological and metabolic responses to hypoxia in invertebrates // Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol. — 1994. — Vol. 125. — P. 44—147.

22. Lima P., Monteiro S.M., Sousa M., MacHado J. A histological study of oogenesis in the freshwater mussel *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) in Mira Lagoon, Portugal // *Malacologia*. — 2012. — Vol. 55, N 2. — P. 251—261.
23. Taylor S.L., Lambden M.P., Tappel A.L. Sensitive fluorometric method for tissue tocopherol analysis // *Lipids*. — 1976. — Vol. 11, N 7. — P. 530—538.

Житомирський державний університет

Надійшла 30.09.2016