

УДК 615.9:595.3

С. А. Черкашин, Н. К. Блинова

**ВЛИЯНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА
ХЕМОРЕЦЕПЦИЮ И ПОВЕДЕНИЕ РАКООБРАЗНЫХ
(ОБЗОР)**

На основе литературных данных и собственных исследований рассматриваются последствия воздействия тяжелых металлов на хеморецепцию и поведение ракообразных. Показано, что повышенные по сравнению с фоновыми концентрации металлов нарушают хеморецепцию и связанные с ней формы поведения ракообразных. Изменение поведения животных на поздних этапах онтогенеза проявляется при концентрациях и экспозициях существенно меньших, чем значения ЛК₅₀ в острых опытах.

Ключевые слова: тяжелые металлы, ракообразные, хеморецепция, поведение.

Тяжелые металлы (ТМ) — это группа наиболее распространенных и опасных для биоты минеральных загрязняющих веществ. Строение электронных оболочек атомов ТМ обуславливает их высокую реакционную способность, склонность к комплексообразованию и, как следствие, высокую биохимическую и физиологическую активность [14]. Большинство из них (эссенциальные элементы) являются жизненно необходимыми для организмов в качестве регуляторов метаболизма. Однако накопленные высокие концентрации ТМ оказывают токсическое действие в результате замещения других элементов в разнообразных биоструктурах, нарушения обменных процессов или полного подавления многих важнейших функций животных [13]. Наиболее токсичны для организмов ТМ в свободной ионной форме [12, 14], но существует мнение, что более доступными для гидробионтов являются их комплексные соединения с органическими веществами с низкой и средней молекулярной массой [9].

Достаточно хорошо известно о способности ТМ оказывать мутагенное, эмбриотоксическое, гонадотоксическое и тератогенное действие на водные организмы. Однако оценить все многообразие процессов и нарушений, возникающих под влиянием ТМ и определяющих жизнеспособность как отдельной особи, так и популяции в целом, сложно. Первичное восприятие животными химических раздражителей, в том числе и ТМ, осуществляется хеморецепторами — специализированными клетками, в которых происходит преобразование энергии раздражающего стимула в сигналы, несущие нервным центрам информацию о действующем агенте. В процессе эволюции

© Черкашин С. А., Блинова Н. К., 2011

хемотрецепторы приобрели особую чувствительность к восприятию отдельных свойств веществ, что позволяет животным тонко анализировать и своевременно реагировать на химические изменения в среде обитания. В то же время нарушение поведенческих реакций является обычно наиболее явным показателем токсичности, свидетельствующим о негативных последствиях воздействия поллютантов. Даже малозаметные при визуальном наблюдении, но статистически достоверные изменения поведения предшествуют многим другим аномалиям [17, 18, 32] и могут оказаться решающими для дальнейшего существования популяций гидробионтов [8].

Ракообразные всегда представляли большой интерес для исследования поведения животных и его нейрофизиологических механизмов [27]. В формировании рефлекторных реакций и поведения организма иницирующая роль принадлежит сенсорным системам. У ракообразных химическая чувствительность лежит в основе таких сложных форм поведения, как пищевое, половое и защитное.

Настоящая работа представляет собой анализ данных по воздействию ТМ на хемотрецепцию и поведение ракообразных. Рассматривается также перспективность использования безусловных поведенческих реакций, формирующихся на основе хемотрецепции в качестве чувствительных оперативных биотестов для оценки качества вод и токсичности металлов.

Влияние ТМ на хемотрецепцию ракообразных

Эволюционно наиболее древним видом восприятия факторов окружающей среды является чувствительность организмов к химическим веществам. У ракообразных хемотрецепция определяет такие важнейшие физиологические функции, как поддержание гомеостаза, воспроизводство и, в конечном счете, выживаемость. В большей степени она изучена у десятиногих ракообразных, хемотрецепторы у которых сосредоточены преимущественно на антеннах, антеннулах, ротовых придатках и конечностях. Рецепторы антеннул из-за низких порогов чувствительности к химическим веществам относят к дистантным (обонятельным), рецепторы ротовых придатков и ног — к высокопороговым, контактными (вкусовым) [29, 51].

Органы обоняния у десятиногих ракообразных представлены наружными жгутами антеннул с расположенными на них специализированными чувствительными щетинками — эстетасками [1, 2, 6, 40, 52, 53]. Традиционно эстетаски у ракообразных считают наиболее важными структурами при обнаружении, определении локализации и идентификации запаха.

В условиях загрязнения водной среды химическая чувствительность и связанные с ней рефлекторные реакции животных изменяются [44, 47]. Проведенные исследования дают основание полагать, что подобные изменения происходят на уровне первичных сенсорных нейронов [5, 46]. Причиной нарушения хемосенсорной функции может быть блокада рецепторов или ингибирование восприятия природных химических стимулов.

Особенностью негативного воздействия ТМ является их способность сорбироваться и аккумулироваться биотической и абиотической компонентами водных экосистем [28]. Хитиновый экзоскелет водных ракообразных предполагает особую организацию сенсорных образований, которые в виде многочисленных щетинок покрывают все тело животного и создают большую рабочую поверхность для сорбции металлов. В результате этого происходит изменение структуры щетинок, снижается их численность. При содержании дафний в растворе меди с концентрацией 10 мкг/л наблюдали повреждение антенн [56]. Воздействие меди и цинка на личинок травяной креветки *Pandalus kessleri* приводило к значительной задержке в развитии органов обоняния [3]. Пребывание ее личинок в течение трех недель в морской воде, содержащей Zn в концентрации 60 мкг/дм³, вызывало максимальное уменьшение морфометрических показателей наружных жгутов антеннул и эстетасков. Довольно часто у животных после содержания в растворах Zn²⁺ и Cu²⁺ отмечали повреждения жгутов антеннул и хемосенсорных щетинок. Вероятно, негативное воздействие на морфологию органов обоняния личинок креветки связано со способностью ТМ сорбироваться на поверхности кутикулярных образований и изменять их структуру. Ряд исследований свидетельствует о том, что удаление наружных жгутов антеннул у ракообразных приводит к нарушению поведенческих реакций, запускаемых хеморецепцией [36].

Морфометрические показатели эстетасков, их количество и численность члеников наружного жгута определяют важнейшие функциональные показатели сенсорной системы — размеры рецепторного поля и общее количество сенсорных элементов. В результате изменений, вызванных ТМ, нарушается развитие не только периферической, но и центральной части обонятельной системы. Отмечена положительная корреляция между численностью эстетасков и плотностью клубочков (гломерул) в первичных обонятельных центрах надглоточного ганглия [31].

Механизм токсического влияния ТМ на хемосенсорную систему обусловлен, вероятно, как прямым их действием на рецепторные структуры, так и опосредованным, вызванным изменением эндокринной регуляции и активности ферментов [7, 50]. У разноногих ракообразных *Monoporeia affinis* в присутствии ТМ отмечено замедление полового созревания и низкий уровень развития вторичных половых признаков, к которым относят число члеников антеннул и количество эстетасков [55]. Возможной причиной подобных нарушений авторы считают воздействие ТМ на эндокринную систему ракообразных, определяющую рост и развитие организма.

Известно, что наименее устойчивыми к воздействию токсических веществ являются ракообразные на ранних стадиях развития, особенно в период линьки [22]. Наличие загрязняющих веществ в водной среде вызывает у животных стресс-реакцию и приводит к преждевременной линьке, в результате чего сокращается продолжительность межлиночного периода. Это негативно сказывается и на функциональном становлении хеморецепторов в процессе онтогенеза. В ходе индивидуального развития травяной креветки *P. kessleri* эстетаски появляются на II стадии личиночного развития [6]. Однако функционировать появившиеся щетинки начинают спустя длительное

время. Например показано, что дифференцирование и функциональное формирование эстетасков у молодых особей омара *Panulirus argus* происходит в течение многих недель, а продолжительность жизни вновь появившихся щетинок составляет от трех до шести линек [54]. Таким образом, изменение периодичности линек в результате стресс-реакции при воздействии ТМ может приводить к снижению точности обнаружения источника запаха, возможности реагирования на биологически значимые стимулы и, наконец, нарушению поведения.

Влияние ТМ на поведение ракообразных

Конечный эффект стимуляции сенсорных систем состоит в формировании поведенческого ответа организма. В токсикологических исследованиях большое внимание уделяется изучению влияния неблагоприятных условий на поведение животных [18, 32, 42]. Нарушения двигательной активности ракообразных, хемо- и фототаксиса, условнорефлекторной деятельности, пищевого поведения, формирования реакции избегания рассматриваются как одни из первоначальных симптомов токсического действия ТМ [10, 16—18, 21, 23, 24, 39, 41, 43, 45, 48, 49, 57], предшествующие многим другим аномалиям. Так, способность разноногих ракообразных *Chaetogammarus marinus* двигаться против потока подогретой воды значительно нарушалась в присутствии Cu в концентрации 15 мкг/дм^3 , а увеличение периода эмбриогенеза с 4 до 8 сут происходило лишь при концентрации этого металла 20 мкг/дм^3 [41]. Реакция фототаксиса *Daphnia magna* изменялась после 3-часового воздействия $40 \text{ мкг/дм}^3 \text{ Cu}^{2+}$ и $20 \text{ мкг/дм}^3 \text{ Cd}^{2+}$, то есть при концентрациях, значительно меньших, чем LK_{50}^{48} [57]. Экспозиция эвригалинных мизид *Neomysis integer* в растворе с концентрацией Cd^{2+} $0,5 \text{ мкг/л}$ в течение 7 сут нарушала плавание рачков в проточной установке и избегание ими зоны гипоксии (содержание кислорода $< 10\%$ насыщения). Эта же концентрация кадмия снижала устойчивость рачков к дефициту кислорода [48, 49]. В то же время значение $\text{LK}_{50} \text{ Cd}^{2+}$ за 7 сут для данного вида мизид оказалось в 5—6 раз выше и составило $2,58\text{—}2,95 \text{ мкг/дм}^3$.

В токсикологических экспериментах в качестве чувствительных поведенческих тестов у ракообразных, помимо двигательной активности, принято исследовать также возможность обнаружения и избегания загрязняющих веществ и пищевое поведение, то есть реакции, базирующиеся на хеморецепции. От них во многом зависит выживаемость животных как в лабораторных, так и в естественных условиях. При этом изменение поведения вследствие нарушения хеморецепции токсикантами происходит при существенно меньшей концентрации, чем проявление большинства других сублетальных эффектов.

Одной из жизненно важных форм поведения, обеспечивающих гомеостаз животных, является пищевое. Среди химических раздражителей, вызывающих пищевые рефлексы у ракообразных, известны такие вещества, как аминокислоты, амины и их производные [4, 35, 38, 51], несущие информацию о потенциальных пищевых объектах. Однако ТМ способны снижать привлекающие свойства пищевых компонентов в водной среде и изменять поведение ракообразных.

При исследовании пищевого поведения ракообразных в лабораторных условиях в качестве аттрактантов используют как отдельные вещества, так и экстракты и настои пищевых объектов. В присутствии меди, цинка и буро-вых растворов, содержащих ТМ, отмечается изменение поведенческих ответов на пищевые раздражители и нарушение хеморецепции у омаров и других видов ракообразных [15, 30, 32, 45]. У 17-дневных постличинок креветки *Farfantepenaeus paulensis* под влиянием сублетальных концентраций меди и цинка обнаружено снижение роста, потребления пищи и кислорода [50]. Экспозиция креветок в течение 35 дней в растворах меди (85 и 212 мкг/дм³) и цинка (106, 212 и 525 мкг/дм³) тормозила их рост. В ходе кратковременных опытов (30 мин) в присутствии меди (212 мкг) и цинка (525 мкг) происходило снижение потребления артемий и подавление пищевых ответов, вызванных L-изолейцином. Авторами высказывается предположение о возможном нарушении хемосенсорной функции в присутствии меди, в результате которого происходит торможение потребления пищи и кислорода [50].

Исследование влияния ТМ на поведенческие реакции равноногих ракообразных *Saduria entomon*, обитающих в Балтийском море, показало, что наличие меди, кадмия и железа в донных отложениях в концентрации соответственно 10, 35 и 200 мкг/г сухого осадка приводило к снижению способности рачков зарываться [47]. Семидневная экспозиция *S. entomon* в морской воде в присутствии раствора меди в концентрации 10 000 мкг/дм³ вызывала у изопод обратимое подавление пищевой активности (таблица), а в присутствии раствора железа в концентрации 200 000 мкг/дм³ — необратимое. Автор отмечает, что тестируемые величины концентрации металлов в донных отложениях характерны для загрязненных эстуариев в Балтийском море, а концентрация, подавляющая пищевое поведение, выше, чем в природных водах, в 100—1000 раз [47].

Особое место среди поведенческих ответов ракообразных, осуществляющихся благодаря хеморецепции, занимает реакция избегания, являющаяся одной из важнейших адаптивных защитных реакций. При наличии загрязненных донных отложений *S. entomon* избегали загрязненных ТМ участков. Предварительное хроническое воздействие меди, кадмия и железа нарушало способность животных избегать загрязненные отложения [47]. Экспериментами по экстирпации антеннул жабронога *Streptocephalus torvicornis* показано, что начальное звено реакции избегания связано с обонятельными рецепторами [19]. Лишенные антеннул мизиды также переставали избегать растворы цинка [24].

В целом ряде обзоров приводятся результаты исследования реакций избегания или привлечения водных животных при наличии в окружающей среде поллютантов [18, 22, 32—34]. Показано, что ракообразные могут избегать одни величины концентрации металлов, но привлекаться другими, причем не обязательно сублетальными. Реакция на поллютант, как правило, усиливается с увеличением продолжительности его подачи, но при длительном проведении опыта или после предварительной экспозиции может прекратиться [18, 20].

Сравнительная характеристика тест-реакций ракообразных на воздействие тяжелых металлов

Металлы, тест-объекты	Тест-реакции	Концентрация, вызывающая реакции, мкг/л	Экспозиция	Литературные источники
Cu				
<i>Homarus americanus</i>	Избегание	225—4500	3 мин	45
	Нарушение пищевого поведения	40—100	40—48 ч	
	Гибель, ЛК ₅₀	560	48 ч	44
<i>Neomysis mirabilis</i> , половозрелые	Избегание, ЭК ₅₀	6	3—10 мин	20
	Гибель, ЛК ₅₀	100	48 ч	
<i>Saduria entomon</i>	Нарушение пищевого поведения	10000	7 сут	47
<i>Farfantepenaeus paulensis</i> , постличинки	Нарушение пищевого поведения	212	30 мин	50
Zn				
<i>Neomysis mirabilis</i> , молодь	Избегание, ЭК ₅₀	2790	3—10	20
	Гибель, ЛК ₅₀	82	48 ч	
Половозрелые	Избегание, ЭК ₅₀	350	3—10 мин	
	Гибель, ЛК ₅₀	1900	48 ч	
<i>Paracanthomyxis</i> sp., половозрелые	Избегание, ЭК ₅₀	85	3—10 мин	
<i>Paracanthomyxis</i> sp., половозрелые	Избегание, ЭК ₅₀	98	3—10 мин	15
	Гибель, ЛК ₅₀	1550	48 ч	
<i>Pandalus kessleri</i> , молодь 38—40 мм 30—32 мм 18—21 мм 10—12 мм	Избегание, ЭК ₅₀	600	3—10 мин	24
	Избегание, ЭК ₅₀	9000	3—10 мин	15
	Гибель, ЛК ₅₀	11730	48 ч	
	Избегание, ЭК ₅₀	12620	3—10 мин	
<i>Farfantepenaeus paulensis</i> , постличинки	Нарушение пищевого поведения	525	30 мин	50

Важное значение для обоснования использования поведения животных для биотестирования качества вод и токсичности отдельных загрязняющих веществ имеет сопоставление пороговых избегаемых и летальных концент-

раций (см. таблицу). Во многих работах показано, что поведенческие реакции более чувствительны, чем острые тесты на летальность [15, 16, 20, 44], но менее чувствительны, чем хронические [34]. Однако необходимо учитывать, что избегание или предпочтение проявляется в течение первых минут контакта с тестируемыми растворами или донными отложениями, то есть намного быстрее возможной гибели ракообразных, особенно в хронических опытах. Омары *Homarus americanus* с массой тела 450 г при совместной подаче в экспериментальную установку экстракта мышц сельди и меди в течение 3 мин избегали аттрактант при концентрации меди ниже LK_{50}^{48} (560 мкг/дм³), но в 4—80 раз превышающих летальный порог (56 мкг/дм³) для этого тест-объекта [44, 45]. Нарушение пищевых ответов после 40—48-часовой экспозиции омаров в растворах с концентрацией Cu^{2+} , составляющей 0,7—0,8 LK_{50} , автор объясняет изменением чувствительности рецепторов, которое может быть связано с адсорбцией металла на мембранах.

В опытах с последовательно увеличивающейся концентрацией меди и цинка, проведенных в установке с резкой границей между контрольным и тестируемым раствором, при использовании 8—10 особей мизид *N. mirabilis* или молоди креветок *P. kessleri* изучено избегание рачками этих металлов [20, 24]. Столь малое количество тест-объектов при получении объективных выводов о характере влияния тестируемых растворов согласуется с п. 2 рекомендаций Официального заявления исполнительного комитета Международного союза токсикологии (IUTOX): «Число использованных в опытах животных всегда должно быть минимальным, насколько это возможно для получения осмысленных (содержательных, meaningful) результатов» [37].

В проводимых экспериментах реакция избегания достигала максимума достаточно быстро — на 7—10-й минуте подачи растворов солей металла [10, 20]. Наиболее эффективно *N. mirabilis* избегали медь. Самки покидали ее растворы начиная с концентрации 6 мкг/дм³. Растворы цинка *N. mirabilis* избегали при более высокой концентрации. При тестировании растворов цинка реакция избегания у молоди мизид была менее выраженной, чем у половозрелых особей. Если избегаемая молодью пороговая концентрация цинка при 15°C составляла 2790 мкг/дм³, то нижний порог реакции для половозрелых самок — 350 мкг/дм³ (см. таблицу). С повышением температуры растворов чувствительность самок *N. mirabilis* к цинку повышалась: при 12°C пороговая избегаемая концентрация составляла 330, при 18°C — 130 мкг/дм³ [20].

Становление реакции избегания в процессе онтогенеза характерно и для *P. kessleri*. Сеголетки длиной 30—32 мм при 18,5°C избегали раствор цинка начиная с концентрации 9000 мкг/дм³. Более крупная молодь (38—40 мм) уходила уже при концентрации 600 мкг/дм³. У животных на ранних стадиях онтогенеза реакция избегания не проявлялась. Двухнедельная молодь *P. kessleri*, выращенная в лабораторных условиях, не уходила даже от растворов цинка 200 000 мкг/дм³, хотя и погибала при этой концентрации во время эксперимента [24]. Вероятно, это объясняется тем, что хеморецепторы, инициирующие избегание, к концу личиночного развития еще не являются функционально зрелыми.

Сопоставление медианных летальных и пороговых избегаемых концентраций (см. таблицу) показало, что половозрелые мизиды двух видов длиной 11—19 мм и подростящая молодежь креветки длиной 38—40 мм при достаточно высокой температуре растворов способны уходить от сублетальных концентраций ТМ [10, 15, 20, 21]. Поэтому оценка реакции избегания тестируемых растворов половозрелыми мизидами была рекомендована в качестве одного из элементов разработки предельно допустимых концентраций ТМ для вод рыбохозяйственных водоемов и как экспресс-метод биотестирования природных и сточных вод [10, 20, 21].

С 1984 г. биотестирование с использованием мизид входит в комплекс экотоксикологических исследований состояния зал. Петра Великого Японского моря [15, 20, 21, 25]. Оказалось, что мизиды *Paracanthomysis* sp. (ранее *Neomysis* sp.) избегали как воду, пребывание в которой вызывало их гибель в кратковременных опытах, так и ее сублетальные разведения. Сопоставление экспериментальных данных с полевыми наблюдениями за распределением мизид во внутренних районах зал. Петра Великого подтвердило влияние загрязнения на пространственную структуру популяций этих ракообразных и показало экологическую значимость реакции избегания [11, 26]. Однако на возникновение реакции основное влияние часто оказывали опреснение и повышенное содержание взвешенных веществ. В этих условиях лишь использование подхода, включающего элементы моделирования, позволило установить зависимость избегания от концентрации цинка.

Необходимо отметить, что многие формы поведения животных чувствительны к изменению качества воды. Однако из этого не следует делать однозначных выводов, например о том, что гиперактивность может нарушать стайное поведение конкретных группировок ракообразных или делать их уязвимыми для хищников и т. д. Поведенческие реакции организмов в лабораторных условиях управляются мотивациями, не обязательно существующими в природе. Подвижные животные, попавшие в замкнутое пространство, обычно пытаются покинуть его, и все регистрируемые в опытах ответы могут быть вызваны этой доминирующей мотивацией бегства. Поэтому непосредственное перенесение результатов лабораторных исследований в естественные условия неоправдано. Для прогнозирования поведения гидробионтов необходимо изучение механизмов действия поллютантов на их ориентацию, проведение непосредственных наблюдений и экспериментов в естественных условиях.

Заключение

Большинство исследователей-токсикологов оценивают воздействие сублетальных концентраций загрязняющих веществ на гидробионтов по одному из наиболее распространенных физиологических или биохимических тестов. Однако сформировать объективную оценку негативных последствий влияния ТМ на водных животных возможно только при использовании комплексного подхода. Для разработки надежных и достаточно чувствительных способов биотестирования состояния водоемов и токсичности отдельных поллютантов и их смесей в первую очередь необходимы токсикологические данные, позволяющие сравнить устойчивость гидробионтов к разным соединениям и выбрать наиболее перспективные

тест-объекты. При оценке влияния загрязнения обычно исходят из того, что оно является стрессом для животных, но выявлению начального этапа действия поллютантов уделяют недостаточное внимание. Однако хорошо известно, что первичное восприятие животными химических раздражителей, в том числе и ТМ, осуществляется хеморецепторами. Нарушение чувствительности хеморецепторов ракообразных под воздействием ТМ обусловлено изменением нейро-эндокринной регуляции, формированием барьера на поверхности кутикулярных образований вследствие сорбции металлов, а также блокадой сенсорных мембран. Как результат токсическое воздействие ТМ приводит к изменению форм поведения, которые запускаются хеморецепцией. При этом изменение поведения, вызванное нарушением хеморецепции, проявляется:

- при существенно меньших концентрациях, чем большинство других сублетальных эффектов;
- при коротких экспозициях (избегание ТМ происходит уже в первые минуты тестирования);
- как форма биологически и экологически значимых адаптивных реакций.

Именно поэтому регистрация данных форм поведения как чувствительных биотестов получила широкое распространение в различных системах токсикологических исследований и рекомендуется как перспективная для оценки воздействия минимальных токсичных концентраций ТМ в краткосрочных экспериментах на ракообразных. Однако, являясь чувствительным и оперативным откликом животных на неблагоприятные условия, поведенческие реакции не заменяют весь комплекс экотоксикологических исследований, который позволяет определить внутри- и межвидовые различия и весь спектр реагирования ракообразных на токсические вещества.

**

На підставі результатів, наявних у фаховій літературі, та власних досліджень розглядаються наслідки впливу важких металів на хеморецепцію та поведінку ракоподібних.

**

On the base of literature date and author's own researches effects of heavy metals on chemoreception and behaviour of crustaceans are reviewed.

**

1. Блинова Н.К. Строение эстетасков травяного чилима *Pandalus latirostris* // Зоол. журн. — 1988. — Т. 67, № 2. — С. 44—48.
2. Блинова Н.К. Морфологические особенности обонятельной системы травяной креветки *Pandalus kessleri* (Decapoda, Pandalidae) // Вестн. зоологии. — 2008. — Т. 42, № 1. — С. 57—62.
3. Блинова Н.К. Влияние тяжелых металлов на развитие органов обоняния у личинок *Pandalus kessleri* // III Междунар. науч.-практ. конф. «Морские прибрежные экосистемы»: Тез. докл., Владивосток, 8—10 сент. 2008 г. Владивосток: ТИПРО-центр, 2008. — С. 225—226.

4. Блинова Н.К. Чувствительность обонятельных рецепторов травяной креветки к пищевым аттрактантам // Мор. екол. журн. — 2009. — Т. 8, № 4. — С. 53—58.
5. Блинова Н.К., Черкашин С.А. Влияние фенола на хеморецепцию антеннул травяного чилима // Биол. науки. — 1987. — № 2. — С. 44—48.
6. Блинова Н.К., Черкашин С.А. Развитие антеннул у личинок травяной креветки *Pandalus kessleri* // Биология моря. — 1999. — Т. 25, № 3. — С. 217—220.
7. Голованова И.Л., Фролова Т.В. Влияние меди, цинка и кадмия на активность карбогидраз водных беспозвоночных // Биология внутр. вод. — 2005. — № 4. — С. 73—83.
8. Камшилов М.М. Эволюция организмов и загрязнение водоемов // Тр. ИБВВ. — Вып. 19(22). — С. 50—54.
9. Линник П.Н., Набиванец Б.И. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах. — Л.: Гидрометеоиздат, 1986. — 270 с.
10. Лукьяненко В.И., Черкашин С.А. Экспериментальное обоснование возможности использования реакции избегания гидробионтами токсикантов для биотестирования качества водной среды // Физиология и биохимия гидробионтов. — Ярославль: Изд-во Яросл. ун-та, 1987. — С. 48—57.
11. Лукьяненко В.И., Черкашин С.А. Опыт изучения реакции избегания гидробионтами токсических веществ в полевых условиях // Вопросы сравнительной и водной токсикологии. — Ярославль: Изд-во Яросл. ун-та, 1987. — С. 113—119.
12. Мур Дж., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах: Контроль и оценка влияния. — М.: Мир, 1987. — 288 с.
13. Немова Н.Н. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. — М.: Наука, 2005. — 164 с.
14. Светашева Е.С. Накопление тяжелых металлов и нормирование их содержания в водных экосистемах // Материалы III Всерос. конф. по вод. токсикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» и конф. по гидроэкологии «Критерии оценки качества вод и методы нормирования антропогенных нагрузок». Борок, 11—16 нояб. 2008 г. — Борок: Яросл. печат. двор, 2008. — Ч. 3. — С. 121—123.
15. Терновенко В.А. Биотестирование морской среды с помощью поведенческих реакций ракообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1989. — 24 с.
16. Федосеева Е.В., Ключевская А.А., Стом Д.И., Терехова В.А. Особенности лабораторных тест-систем с участием байкальских и общесибирских гидробионтов // Материалы III Всерос. конф. по вод. токсикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» и конф. по гидроэкологии «Критерии оценки качества вод и методы нормирования антропогенных нагрузок». Борок, 11—16 нояб. 2008 г. — Борок: Яросл. печат. двор, 2008. — Ч. 3. — С. 176—178.
17. Флеров Б.А. Об использовании в водной токсикологии исследований поведения животных // Гидробиол. журн. — 1974. — Т. 10, № 5. — С. 114—120.
18. Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — 142 с.

19. Флеров Б.А., Тагунов В.Б. Анализ реакции избегания токсических веществ у жабронога *Streptocephalus torvicornis* (Waga) // Информ. бюл. Ин-та биологии внутренних вод. — 1978. — № 40. — С. 68—71.
20. Черкашин С.А. Реакция избегания гидробионтами (молодь рыб и ракообразные) некоторых токсикантов: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Севастополь, 1986. — 17 с.
21. Черкашин С.А. Биотестирование: терминология, задачи, основные требования и применение в рыбохозяйственной токсикологии // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 1020—1035.
22. Черкашин С.А. Отдельные аспекты влияния углеводородов нефти на рыб и ракообразных // Вестн. ДВО РАН. — 2005. — № 3. — С. 83—91.
23. Черкашин С.А., Мясников В.Г. Влияние температуры на поведение и выживаемость мизиды удивительной в присутствии цинка // Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. — Владивосток: ТИНРО, 1982. — С. 157—163.
24. Черкашин С.А., Терновенко В.А. Избегание загрязнителей рыбами и ракообразными в экспериментальных условиях // Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. — М.: Наука, 1983. — Т. 3. — С. 151—153.
25. Черкашин С.А., Вейгеман Е.А. Экотоксикологический анализ состояния прибрежных экосистем залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 4(24). — С. 637—652.
26. Черкашин С.А., Вейгеман Е.А., Ковековдова Л.Т. Распределение мизид под влиянием речного стока // Поведение водных беспозвоночных. — Андропов: Ин-т биологии внутренних вод АН СССР, 1986. — С. 105—108.
27. Шуранова Ж.П., Бурмистров Ю.М. Нейрофизиология речного рака — М.: Наука, 1988. — 208 с.
28. Яковлев В.А. Воздействие тяжелых металлов на пресноводный зообентос. 2. Последствия для сообществ // Экол. химия. — 2002. — Т. 11, № 2. — С. 117—132.
29. Atema J. Functional separation of smell and taste in fish and Crustacea // Proc. VI International Symposium in Olfaction and Taste, Paris, 1977. Ed. by J. LeMagnen, P. MacLeod. Olfaction and Taste VI. — London: Information Retrieval, 1977. — P. 165—174.
30. Atema J., Leavitt D.F., Barshaw D.E., Cuomo M.C. Effect of drilling muds on primary chemosensory neurons in walking legs of the lobster, *Homarus americanus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 38. — P. 675—690.
31. Beltz B.S., Kordas R., Lee M.M. et al. Ecological, evolutionary, and functional correlates of scicilla number and glomerular density in the olfactory system of decapod crustaceans // J. Comp. Neurol. — 2003. — Vol. 455, N 26. — P. 260—269.
32. Blaxter J.H.S., Ten Hatters-Tjabbes C.C. The effects of pollutants on sensory systems and behavior of aquatic animals // Netherland J. Aquat. ecol. — 1992. — Vol. 26, N 1. — P. 43—58.
33. Bowen R.E., Depledge M.H. Rapid Assessment of Marine Pollution (RAMP) // Mar. Poll. Bull. — 2006. — Vol. 53, N 10—12. — P. 631—639.

34. Cherry D.S., Cairns J.Jr. Biological monitoring. Part V. Preference and avoidance studies // Water Res. — 1982. — Vol. 16, N 3 — P. 263—301.
35. Derby C.D., Atema J. Chemosensitivity of walking legs of the lobsters *Homarus americanus*: neurophysiological response spectrum thresholds // J. Exp. Biol. — 1982. — N 98. — P. 303—315.
36. Devine D. V., Atema J. Function of chemoreceptor organs in spatial orientation of the lobster, *Homarus americanus*: differences and overlap // Biol. Bull. — 1982. — N 163. — P. 144—153.
37. Executive Committee of International Union of Toxicology. Animals in research — how do we stand? // TIPS. — 1985. — Vol. 6, N 12. — P. 466—467.
38. Fuzesseri Z.M., Childress J.J. Comparative chemosensitivity to amino acids and their role in the feeding activity of bathypelagic and littoral Crustaceans // Biol. Bull. — 1975. — N 149. — P. 522—538.
39. Gerhardt A. Monitoring behavioural responses to metals in *Gammarus pulex* (L.) (Crustacea) with impedance conversion // Environ. Sci. and Pollut. Res. — 1995. — Vol. 2, N 1. — P. 15—23.
40. Ghiradella H., Case J.F., Cronshaw J. Fine structure of the aesthetasc hairs of *Pagurus hirsutiusculus* Dana // Protoplasma. — 1968. — Vol. 66, N 1—2. — P. 1—20.
41. Lawrence A.J., Poulter C. Impact of copper, pentachlorophenol and benzo[a]pyrene on the swimming efficiency and embryogenesis of the amphipod *Chaetogammarus marinus* // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 2001. — N 223. — P. 213—223.
42. Little E.E. Behavioral toxicology: stimulating challenges for a growing discipline // Environ. Toxicol. Chem. — 1990. — N 9. — P. 1—2.
43. Maciorowski H.D., Clarke R.McV., Scherer E. The use of avoidance preference bioassays with aquatic invertebrate // Environ. Protect. Ser. Techn. Report EPS-S-AR-771. — Halifax. — 1977. — P. 49—50.
44. McLeese D.W. Toxicity of copper at two temperatures and three salinities to the American lobsters (*Homarus americanus*) // J. Fish. Res. Bd. Can. — 1974. — N 31. — P. 1949—1952.
45. McLeese D.W. Chemosensory response of lobster *Homarus americanus* in the presence of copper and phoshamidon // Ibid. — 1975. — N 32. — P. 2055—2060.
46. Pearson W.H., Olla B.L. Threshold for detection of naphthalene and other behavioural responses by Blue crab, *Callinectes sapidus* // Estuaries. — 1980. — Vol. 3, N 3. — P. 224—229.
47. Pynnönen K. Heavy metal-induced changes in the feeding and burrowing behaviour of a Baltic isopod, *Saduria (Mesidotea) entomon* L. // Mar. Environ. Res. — 1996. — Vol. 41, N 2. — P. 145—156.
48. Roast S.D., Widdows J., Jones M.B. Impairment of mysid (*Neomysis integer*) swimming ability: an environmentally realistic assessment of the impact of cadmium exposure // Aquat. Toxicol. — 2001. — N 52. — P. 217—227.
49. Roast S.D., Widdows J., Jones M.B. Distribution and swimming behaviour of *Neomysis integer* (Peracarida : Mysidacea) in response to gradients of dissolved oxygen following exposure to cadmium at environmental concentrations // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 2002. — N 237. — P. 185—194.

50. Santos M.H.S., Cunha N.T., Bianchini A. Effects of copper and zinc on growth, feeding and oxygen consumption of *Farfantepenaeus paulensis* postlarvae (Decapoda: Penaeidae) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 2000. — Vol. 247, N 2. — P. 233—242.
51. Shepherd P. Chemoreception in the antennule of the lobsters *Homarus americanus* // Mar. Behav. Physiol. — 1974. — Vol. 2, N 3. — P. 261—273.
52. Steullet P., Cate H. S., Michel W.C., Derby C.D. Functional units of a compound nose: aesthetasc sensilla house similar populations of olfactory receptor neurons on the crustacean antennulae // J. Comp. Neurol. — 2000. — Vol. 418. — P. 270—280.
53. Steullet P., Cate H. S., Derby C.D. A spatiotemporal wave of turnover and functional maturation of olfactory receptor neurons in the spiny lobsters *Panulirus argus* // J. Neuroscience. — 2000. — Vol. 20, N 9. — P. 3282—3294.
54. Snow P.J. Ultrastructure of the aesthetasc hairs of the littoral decapod, *Paragrapsus gaimardii* // Z. Zellforsch. — 1973. — Vol. 138. — P. 489—502.
55. Sundelin B., Ryk C., Malmberg G. Effects on the sexual maturation of the sediment-living amphipod *Monoporeia affinis* // Environ. Toxicol. — 2000. — Vol. 15. — P. 518—526.
56. Winner R.W. Selenium effects on antennal integrity and chrom / copper toxicity in *Daphnia pulex* (de Geer) // Bull. Environ. Contam. Toxicol. — 1984. — Vol. 33, N 5. — P. 605—611.
57. Yuan L., Michels E., De Meester L. Changes in phototactic behavior of *Daphnia magna* clone C(1)242 in response to copper, cadmium and pentachlorophenol // J. Environ. Sci.-China. — 2003. — Vol. 15, N 6. — P. 841—847.

Тихоокеанский научно-исследовательский
рыбохозяйственный центр, Владивосток
Технологический институт Восточноукраинского
национального университета, Северодонецк

Поступила 29.09.10