

ИССЛЕДОВАНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ НА ОСНОВЕ ИХ КАРДИОАКТИВНОСТИ И ДВИГАТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

Т. В. Кузнецова¹, В. В. Трусевич², А. С. Куракин¹, С. В. Холодкевич¹ А. В. Иванов¹

¹Научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

²Карадагский природный заповедник НАН Украины, г. Феодосия, Украина

e-mail: kuznetsova_tv@bk.ru

Введение

Физиологические адаптации организмов проявляются на различных уровнях организации: от клеточного до организменного. Эти адаптации направлены на:

- сохранение целостности организма и функциональной активности его макромолекул, а также надмолекулярных комплексов (мембран, хромосом, рибосом);
- на обеспечение организма источниками энергии и питательными веществами, используемыми для биосинтеза белков, нуклеиновых кислот, углеводов и липидов, составляющих ткани организма и являющихся запасами питательного материала;
- на поддержание регуляторных механизмов обмена веществ и его изменений в зависимости от непостоянных условий среды;
- на развитие приспособительных реакций у живых организмов, стоящих на различных ступенях эволюционного развития в ответ на воздействие разнообразных факторов среды.

Функциональные адаптации определяют степень устойчивости и чувствительности исследуемых видов к внешним воздействиям. Таким образом, изменение функций организма, возникающее в процессе физиологической адаптации, отражает ответ организма (различных его систем) на изменения факторов внешней среды.

Целью данной работы являлось изучение проявления функциональных адаптаций двустворчатых моллюсков на основе регистрации кардиоактивности и движения их створок.

Материал и методы

Объектом данного исследования были 2–3-летние черноморские двустворчатые моллюски – мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam., собранные в районе Карадагского природного заповедника НАН Украины и в окрестностях г. Севастополя. Часть экспериментальной работы была проведена в аквариальных помещениях заповедника, часть – *in situ* – в бухте Карадагского заповедника и в бухте Казачья г. Севастополя.

В лабораторных опытах мидий предварительно акклиматизировали к условиям лабораторного содержания в течение 2-х недель. Опыты проводили при температуре проточной морской воды +19–19,5 °С. Часть лабораторных экспериментов была проведена на беломорских мидиях – *Mytilus edulis* L. в лаборатории экспериментальной экологии водных систем НИЦЭБ РАН (Санкт-Петербург). В этом случае температуру воды поддерживали в пределах +10–11 °С.

В качестве показателей функционального состояния мидий использовали характеристики кардиоактивности (частоту сердечных сокращений – ЧСС и среднеквадратичное отклонение в выборке из 50 кардиоинтервалов) и величину раскрытия створок, отражающую основную двигательную активность этих моллюсков.

Кардиоактивность измеряли с помощью оригинального лазерного волоконно-оптического 7-канального фотоплетизмографа (Kholodkevich et al., 2007), что обеспечивало одновременную регистрацию ЧСС 7 мидий. Движение створок тех же мидий регистрировали с помощью специального комплекса автоматизированной регистрации движений створок моллюсков, разработанного и изготовленного в ИнБЮМ НАН Украины (Столбов и др., 2004). Используемый датчик

движения створок, основанный на эффекте Холла, широко применяется в биомониторинговых исследованиях за рубежом (www.mosselmonitor.nl). Описание примененного в данной работе погружного измерительного модуля, в котором объединены системы неинва-

зивного отведения кардиоактивности и движения створок мидий приведено в нашем сообщении (Холодкевич и др., 2008а).

Блок-схема регистрации кардиоактивности и методика обработки данных представлена на рис. 1.

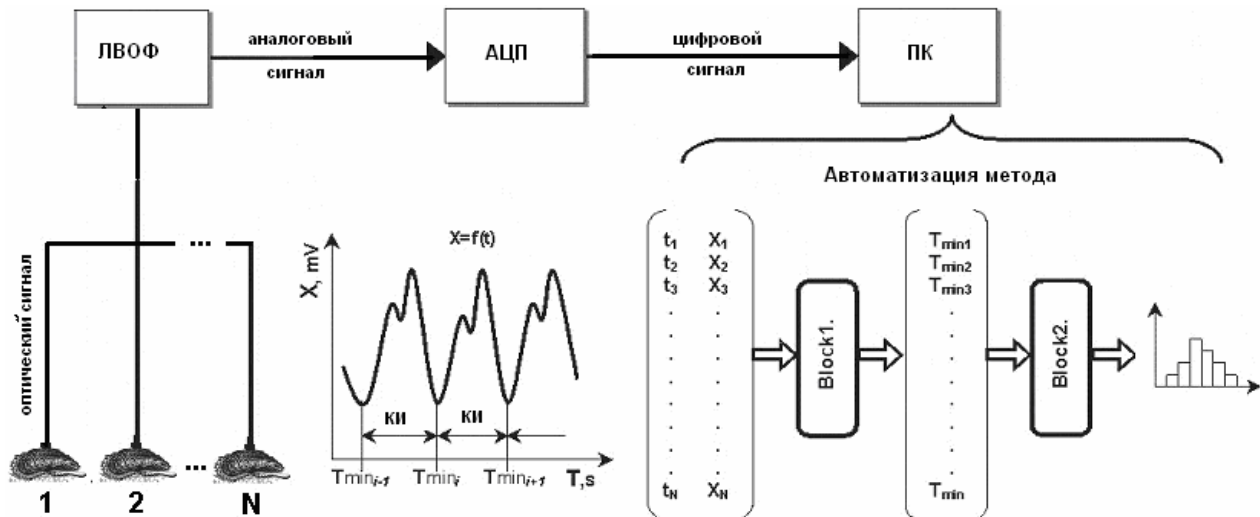


Рис. 1. Схема экспериментальной установки по регистрации частоты сердечных сокращений бентосных беспозвоночных и компьютерная обработка полученных данных в режиме on-line.

Обозначения: ЛВОФ – лазерный волоконно-оптический фотоплетизмограф, АЦП – аналого-цифровой преобразователь, ПК – персональный компьютер, КИ – межимпульсные кардиоинтервалы (сек)

В задачи исследования входило:

1. Разработать методики неинвазивной регистрации движения створок и кардиоактивности двустворчатых моллюсков (преимущественно мидий) для их одновременной записи и анализа в режиме on-line в условиях *in situ* и в лабораторных экспериментах.

2. Изучить двигательные реакции мидий и характеристики их кардиоактивности при изменении основных абиотических факторов среды (температуры и солености воды).

3. Выявить наиболее важные характеристики проявления функциональных адаптаций мидий к изменяющимся факторам среды обитания (в том числе при действии токсикантов) на основе регистрации и анализа их кардиоактивности и движения створок.

Результаты и их обсуждение

Изучению биологических ритмов по-прежнему уделяется большое внимание исследователей. Анализ имеющихся фактов, подтверждает мнение о ведущей сигнальной роли световых и температурных факторов среды в осуществлении ритмики физиологических функций организма

(Ашофф, 1984; Ding et al., 1998 и др). В связи с этим, естественно, возникла необходимость изучения проявления ритмической активности в функционировании основных систем моллюска – двигательной и сердечно-сосудистой.

Исследования суточной динамики движения створок моллюсков в условиях естественной среды обитания, а также в аквариумных условиях содержания показали определенные различия в ритмической организации двигательных актов и в кардиоактивности моллюсков, содержащихся в неволе и в море.

В естественных условиях обитания в движении створок мидий наблюдался ярко выраженный суточный ритм, с особенностями ночного и дневного периода активности (рис. 2). Переходы от ночного периода к дневному и обратно точно совпадали с моментом восхода и захода Солнца и осуществлялись в течение 5–10 мин.

Ночной период активности характеризуется большей амплитудой раскрытия створок и частотой схлопывания (аддукция) – 3–4 раза в час, в естественных условиях обитания. Величина раскрытия створок у разных животных колебалась в широких пределах и у *M. galloprovincialis* Lam. 2–3-х летнего возраста достигала 7–8 мм и более.

Дневной период активности характеризуется меньшей величиной амплитуды раскрытия створок и частотой аддукции 1 раз в 2–3 часа. Аддук-

ция – быстрое закрытие до 0 мм и последующее раскрытие створок до исходной величины, совершаемое мидией в течение 2-х – 2,5 мин.

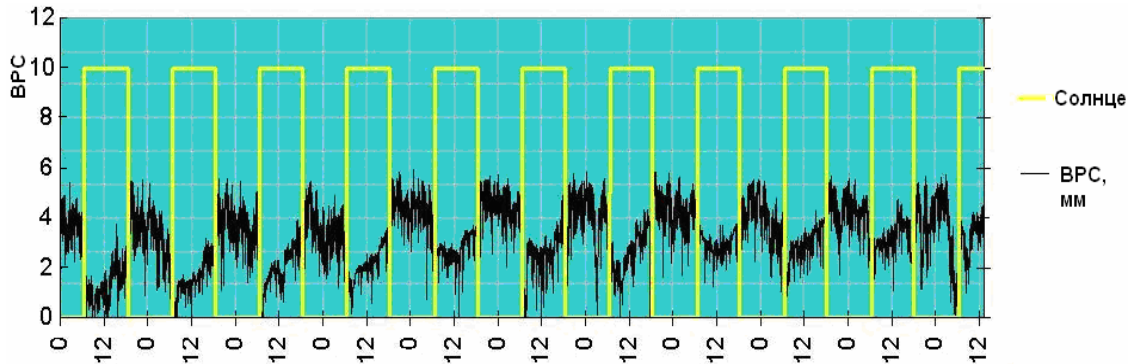


Рис. 2. Суточная динамика движения створок мидий (усредненная по 7 мидиям) в условиях регистрации *in situ* и уровень освещения (Солнце) в соответствии с местным зенитом. BPC – величина раскрытия створок в мм

Особенности двигательных актов створок и их паттерн у моллюсков могут варьировать в широких пределах, имеют ярко выраженный индивидуальный характер, сохраняя при этом, у моллюсков, собранных в чистых акваториях, четкую суточную ритмику.

В суточном ритме движений створок мидий в естественных условиях отмечаются также периоды продолжительного, от нескольких десятков минут до 1–1,5 часов, полного закрытия створок, определяемого различными исследователями как период «сна», «расслабления» или «отдыха». Эти периоды «отдыха» в наших наблюдениях у разных моллюсков проявлялись в различное время, хотя чаще – в конце ночного или дневного периода суток. Напротив, при содержании мидий в аквариальных условиях, начиная с 4–5-х суток и далее, постепенно нарастают изменения характера и ритма движения створок: начинают уча-

щаться и удлиняться периоды «отдыха», постепенно достигая от нескольких часов до суток и более. Эти периоды прерываются постепенно все более редкими кратковременными всплесками активности движений створок с меньшей амплитудой раскрытия створок, при этом постепенно нарушается суточный ритм движения створок. Такой характер изменений движений створок моллюсков наблюдался рядом исследователей при ухудшении условий питания мидий (Ortmann, Grieshaber, 2003). В ранее проведенных исследованиях (Трусевич и др., 2006) показано, что ритмика движения створок мидий может существенно нарушаться в результате острого токсического воздействия, например, действия детергента SDS (рис. 3). В условиях длительного лабораторного содержания мидий мы наблюдали сходное явление, однако его природа требует дополнительного изучения.

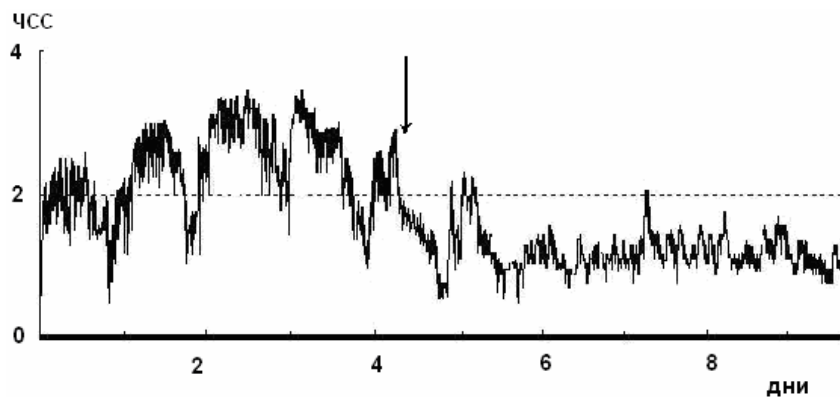


Рис. 3. Нарушение циркадности в движении створок мидий после подачи в экспериментальный аквариум детергента SDS. Стрелкой указано начало подачи токсиканта. Пояснения в тексте

Суточный ритм в кардиоактивности (анализировали среднюю ЧСС в выборке из 50 последовательных кардиоинтервалов) мидий был отмечен нами в

условиях регистрации в открытом море (Карадагский заповедник). Этот процесс явно имеет связь с динамикой изменения температуры воды (рис. 4).

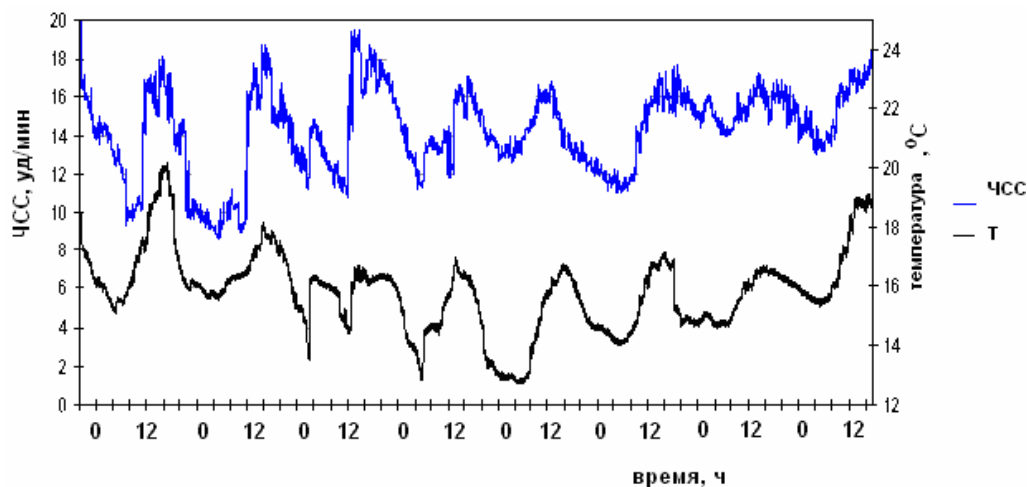


Рис. 4. Суточный ритм в ЧСС мидий и изменение температуры воды в море в условиях непрерывной многодневной регистрации

Особое место в исследованиях физиологических и поведенческих реакций животных в нашей работе было уделено выявлению ультрадианных ритмов (Холодкевич и др., 2009, б), поскольку они отражают особенности протекания основных физиологических процессов, могут характеризовать механизмы краткосрочных физиологических адаптаций организма животных и осуществляться на разных уровнях их организации (Stupfel et al., 1985; Edgar, Lehner, 1996; Rodland et al., 2006). Отметим, что в работе (Холодкевич и др., 2009а) впервые были обнаружены 10- и 30-минутные ультрадианные ритмы в кардиоактивности двустворчатых моллюсков.

В проведенных ранее исследованиях (Холодкевич и др., 2008а) нами было показано, что наблюдаемые в движении створок УР могут синхронно проявляться в кардиоактивности различными способами: в виде антибатных изменений ЧСС при неизменной амплитуде сердечных сокращений (АСС), в виде синбатных изменений АСС при неизменной ЧСС. Кроме того, УР могут наблюдаться в кардиоактивности без заметных изменений в движении створок, и наоборот. Движение створок в значительной степени отражает пищевое поведение, следовательно, можно предположить, что обнаруженные в настоящей работе проявления разных взаимосвязей кардиоактивности и движения створок отражают особенности пищевого поведения мидий.

Природа обнаруженных в этой работе УР пока не изучена. Представляется, однако, очевидным, что их наличие необходимо учитывать при анализе данных автоматических систем биомониторинга качества поверхностных вод, в которых в качестве тест-организмов используют двустворчатых моллюсков (Depledge et al., 1991; Kholodkevich et al., 2007). Кроме того, анализ эндогенной ритмики ЧСС мидий необходим для более корректной интерпретации результатов целого ряда исследований по влиянию природных и/или антропогенных воздействий на сердечную активность и движение створок двустворчатых моллюсков.

По мнению авторов, при достаточной изученности УР, как физиологических показателей особенностей состояния функциональных систем организма животного, УР в кардиоактивности и движении створок моллюсков могут стать новыми показателями для оценки функциональных адаптаций морских организмов к изменениям характеристик среды их обитания.

Одним из наглядных примеров проявления функциональных адаптаций моллюсков к неблагоприятным условиям среды или недостатку пищи, является переход из активного состояния (филтрация) в состояние неактивное, с переходом к анаэробному обмену при закрытых створках (рис. 5). Этот процесс перехода животного из одного состояния в другое может быть наглядно продемонстрирован на примере изменения ЧСС мидии и движения ее створок.

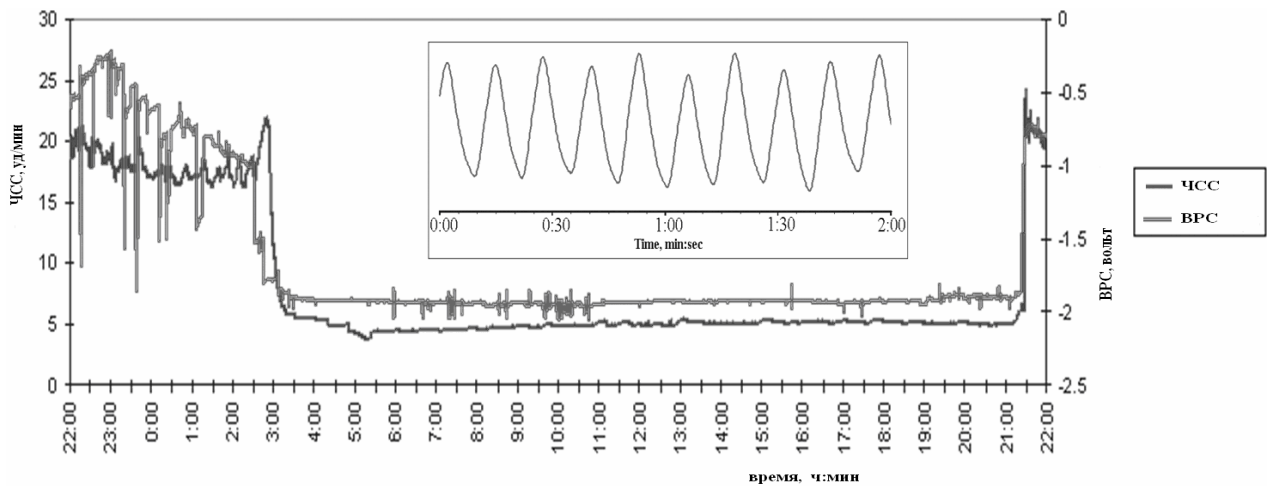


Рис. 5. Пример перехода от активного состояния к состоянию функционального покоя в течение суточной регистрации движения створок и кардиоактивности.

На вставке представлена плетизмограмма сокращений сердца в период покоя при закрытых створках

Наши системы мониторинга движения створок и кардиоактивности, используемые одновременно на одних и тех же животных, позволили получить данные о том, что даже при закрытых створках наблюдаются медленные сокращения сердца моллюска (около 3,5–5 уд/мин), а не полное отсутствие их, как сообщалось ранее некоторыми авторами (Бахмет и др., 2005).

В экспериментах по изучению влияния быстрых изменений температуры и солености были получены показатели, характеризующие адаптивные характеристики исследуемых животных на изменения природных факторов среды обитания.

Соленость является одним из ключевых факторов среды обитания водных организмов. Влияние изменения солености на морских моллюсков, как пойкилосмотических организмов, представляет особый интерес в связи с выяснением особенностей и механизмов природных адаптаций, связанных с экологическими факторами (Kinne, 1971; Скульский, 1976; Наточин, 1979; Бергер, 1984). Обычно соленость морской воды в Черном море колеблется в пределах 18–20 ‰. В экспериментах пониженную соленость создавали добавлением в аквариум пресной воды. На рис. 6 представлен пример типичной реакции мидий на опреснение. Уже в пределах 3-х мин после начала изменения солености моллюск начинал закрывать створки, а через 15 мин они были полностью закрыты. Этот процесс сопровождается начальным резким повышением ЧСС, который можно расценивать как первичный неспецифический ответ кардиосистемы на стрессорное воздействие. Максимальная ЧСС отмечалась через 22 мин после начала подачи пресной воды.

Процесс закрытия створок обычно имеет монотонный, характер: на кривых движения створок разных особей отмечалось от 2-х до 3-х ступенчатых участков постепенного снижения величины раскрытия створок до 0 мм (рис. 6). После полного закрытия створок наблюдался процесс быстрого (в течение 15–20 мин) снижения ЧСС мидии до значений 5–7 уд/мин. Считается, что такой тип ответа кардиосистемы может быть обусловлен снижением потребления кислорода в то время, когда створки мидии закрыты.

При обратной процедуре, замещении воды в аквариуме на морскую воду, процесс раскрытия створок протекал с быстрой избыточной реакцией кардиосистемы, превышением фоновых значений ЧСС в начальный период реакции. Выраженная начальная тахикардия рассматривалась как результат стрессорного воздействия, вызванного резким изменением солености воды (Холодкевич и др., 2009б). Отметим, что при таком неповреждающем воздействии – изменении солености воды (в пределах физиологической толерантности вида), реакция раскрытия створок при отмыве и начало процесса «возвращения» ЧСС к фоновым значениям совпадают по времени.

В качестве другого неповреждающего стандартного стимула использовали экстренные изменения температуры воды (Холодкевич и др., 2008а). Так, экстренное повышение температуры на 30% (с 16 до 21 °С) приводит к быстрому закрытию створок, кратковременному резкому (в течение 2–4 мин) повышению ЧСС на 70–100% с последующим медленным (в течение 20–30 мин) понижением ЧСС до 3–6 уд/мин (глубокая брадикардия). При этом обнаружено

сходство начальной фазы ответа на этот стимул у разных особей и значительные различия в дальнейшем развитии реакций. Последнее, на наш взгляд, обусловлено проявлением разной адаптивной способности отобранных мидий к данному тест-воздействию.

Следует отметить, что рассмотренные выше кратковременно действующие неповреждающие стимулы: изменение солености и температуры не приводили к нарушению циркадианного ритма в кардиоактивности и движении створок черноморских мидий.

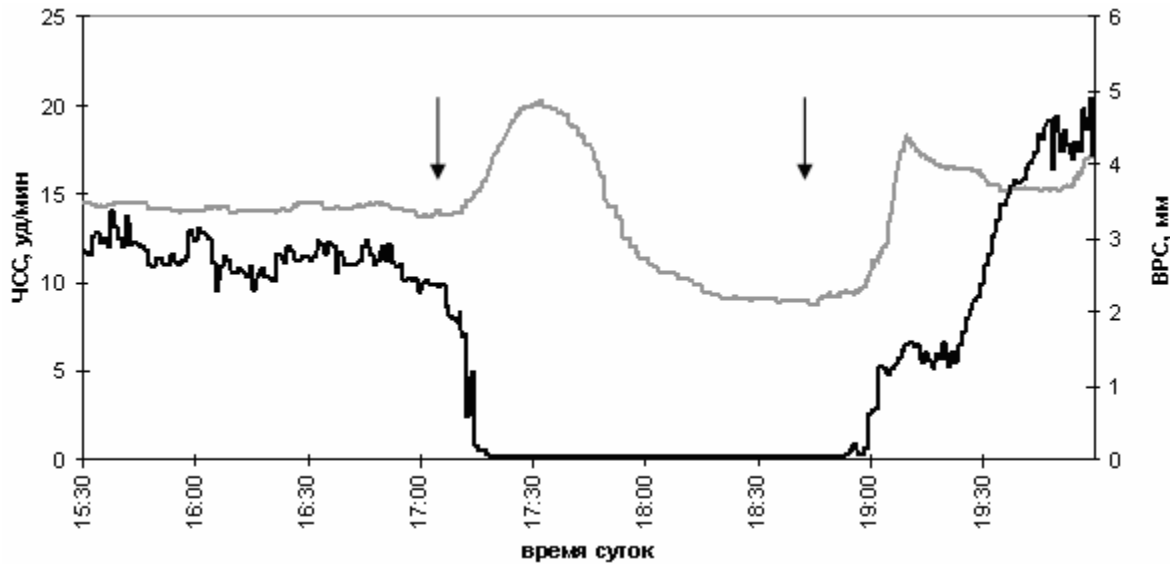


Рис. 6. Усредненные данные ЧСС (по 7 мидиям) и ВРС (по 16 мидиям) при быстром изменении солености воды (с 18 до 12‰ и обратно). Время подачи пресной воды и обратной замены ее на морскую отмечено стрелками. Серая линия – ЧСС (уд/мин), черная линия – ВРС (мм). По оси абсцисс – реальное время регистрации (час: мин)

Более высокая информативность одновременного измерения и анализа при исследованиях кардиоактивности и движения створок отчетливо проявилась в токсикологических экспери-

ментах по воздействию высоких концентраций токсического вещества – гидрохинона (1 г/л). На рис. 7 видно быстрое закрытие створок мидий при воздействии такого раздражителя.

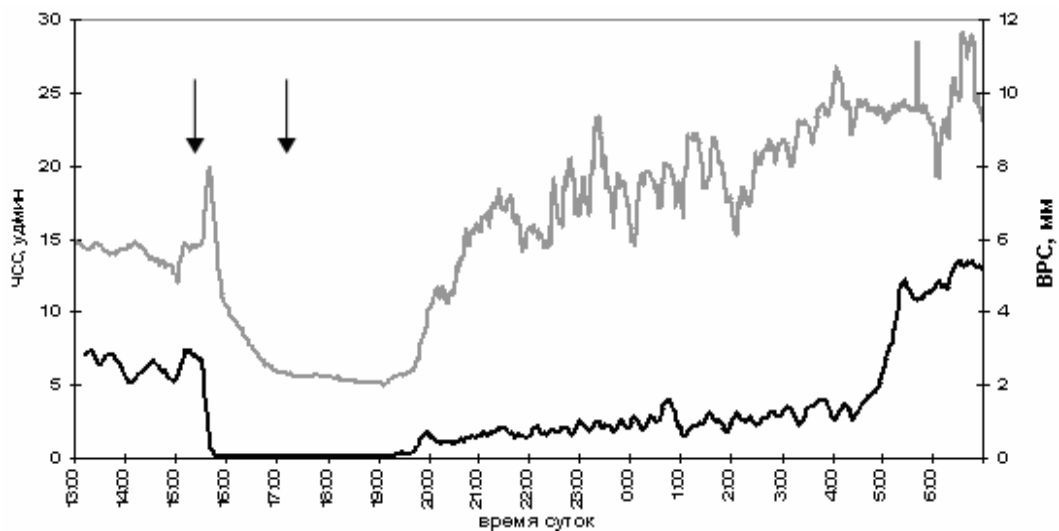


Рис. 7. Усредненные по 7 животным данные по воздействию гидрохинона в концентрации 1 г/л на ЧСС (серая кривая) и ВРС (черная кривая).

Стрелками указаны момент подачи гидрохинона и начало отмыва (вторая стрелка) морской водой от токсиканта. Остальные обозначения как на рис. 6

Как и в приведенном выше примере неповреждающего воздействия, в начальном периоде закрытия створок на токсическое воздействие наблюдается резкое повышение ЧСС, а после полного закрытия развивается брадикардия, длящаяся до 30–40 мин и выражающаяся в снижении ЧСС до 4–5 уд/мин. При таком остром воздействии начало повышения ЧСС при отмыве от токсиканта может опережать процесс активного раскрытия створок на много часов. Последнее может быть связано с десенситизацией хемочувствительных структур и частичной блокадой нервно-мышечной передачи в ответ на действие высоких доз органического токсиканта.

Проведенные нами токсикологические эксперименты показали приспособительный характер реакций моллюсков при поступлении вредных для их организма веществ (солей тяжелых металлов, аммония, детергентов, гидрохинона и др.) в среду, который выражался в быстром закрытии створок и продолжительном (достигающем иногда 9–12 часов) состоянии моллюска с закрытыми створками даже после отмывания моллюсков от токсиканта путем замещения воды на чистую морскую. Во всех проведенных токсикологических исследованиях полученная реакция кардиосистемы соответствовала классическому принципу токсикологии «доза-эффект».

Для оценки экологического состояния различных водных объектов в нашей работе применялся методический прием, основанный на перемещении моллюсков одного вида из чистых мест обитания (референтная станция) в районы, подверженные антропогенному загрязнению, и дальнейшему содержанию животных в специальных садках (кейджах) в течение некоторого выбранного исследователями периода времени (3 недели). Адаптивные возможности двустворчатых моллюсков тестировали с помощью активного метода биоиндикации, т.е. по ответам («откликам») организмов на один или более стандартных стимулов (быстрое изменение солености и/или температуры) и по оценке динамики характеристик кардиоактивности каждой отдельной особи до и после такого воздействия. Было обнаружено, что в загрязненных акваториях уровень адаптивных возможностей организмов, оцениваемый по реакциям мидий на стимулы, ослаблен по сравнению с таковым в условно чистых акваториях. Это выражалось в существенно большем времени восстановления характеристик кардиоактивности после снятия функциональной нагрузки.

Выводы

На основании проведенных исследований показано, что функциональная активность той части двигательной системы, которая обеспечивает движение створок моллюска, находится в строгой зависимости от суточных изменений интенсивности освещения. Максимумы активности наблюдаются в 19–20 ч, минимумы – в предутренние – 5–6 утра.

Выявленные изменения в функциональной активности кардиосистемы достаточно хорошо коррелируют с колебаниями температуры окружающей моллюска воды в течение суток.

Наряду с суточными ритмами активности в кардиоактивности моллюсков обнаружены ритмы ультрадианного диапазона, связанные, вероятно, с активностью сифонов моллюсков и особенностями их пищедобывательного поведения.

Несовпадение суточных сдвигов уровней активности изучаемых систем, играющих ведущую роль в функционировании организма моллюсков, в значительной мере определяется как экзогенными (температура воды, освещенность), так и эндогенными (основной обмен, двигательная активность и др.) факторами.

Как показали наши исследования (Kuznetsova et al., 2008; Холодкевич и др., 2009а), проведенные на мидиях, показатели кардиоактивности и движения створок двустворчатых моллюсков могут служить маркерами адаптивных возможностей организма в конкретной среде обитания. По мнению авторов, при достаточной изученности УР, как физиологических показателей особенностей состояния функциональных систем организма животного, УР в кардиоактивности и движении створок моллюсков могут стать новыми показателями для оценки функциональных адаптаций морских организмов к изменениям характеристик среды их обитания.

Предложенный авторами настоящей работы методический подход по оценке адаптационных возможностей животных-биоиндикаторов с помощью тест-стимулов может оказаться эффективным также при решении задач, связанных с оценкой здоровья морских экосистем, в которых эти животные обитают.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность директору Карадагского природного запо-

ведника НАН Украины А. Л. Морозовой за предоставление возможности проведения значительной части данного экспериментального исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 08-04-92424-BONUS_a.

Литература

Ашофф Ю. Биологические ритмы. 1984. М. Мир. 414 с.

Бахмет И. Н., Бергер В. Я., Халаман В. В. Сердечный ритм у мидий (*Mytilus edulis* (Bivalvia)) при изменении солёности // Биология моря. 2005. Т. 31. С. 363–366.

Бергер В. Я. Исследование адаптации некоторых литоральных беломорских моллюсков к изменениям солёности среды // Автореф. канд. биол. наук. Л. 1971. 18 с.

Наточин Ю. В., Михайлова О. Ю., Лаврова Е. А., Хлебович В. В. Содержание воды и электролитов в клетках аддуктора мидии *Mytilus edulis* в широком диапазоне солёности морской воды // Биология моря. 1979. № 4. С. 54–60.

Скульский И. А. О роли калия в адаптации морских моллюсков к пониженной солёности внешней среды // Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток. 1976. С. 165–166.

Столбов А. Я., Трусевич В. В., Мишуков В. Ж., Шеянов В. А. Автоматизированный комплекс измерения двигательной активности моллюсков (АКИДАМС) и его применение для мониторинга состояния водной среды // Сборник научных трудов, Карадагского природного заповедника НАН Украины. Симферополь: СОНАТ. 2004. Кн. 2. С. 226–230.

Холодкевич С. В., Кузнецова Т. В., Иванов А. В., Любимцев В. А., Халатов А. Н., Куракин А. С., Корниенко Е. Л., Трусевич В. В., Гнубкин В. Ф. Автоматическая система биомониторинга на основе одновременного анализа кардиоактивности и движения створок моллюсков // Нефть и газ арктического шельфа – 2008: Материалы международной конференции. Мурманск, 12–14 ноября. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2008а. С. 312–320.

Холодкевич С. В., Иванов А. В., Кузнецова Т. В., Куракин А. С., Трусевич В. В. О возможности использования биомаркеров на основе ультрадианных ритмов кардиоактивности и движения створок моллюсков в мониторинге экологического состояния морских акваторий // Нефть и газ арктического шельфа – 2008: Материалы международной конференции. Мурманск, 12–14 ноября. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2008б. С. 302–309.

Холодкевич С. В., Кузнецова Т. В., Трусевич В. В., Куракин А. С. Особенности кардиоактивности и движения створок *Mytilus galloprovincialis* Lam. в норме и при токсическом воздействии // Сборник научных трудов посвященных 95-летию Карадагской биологической станции и 30-летию Карадагского природного заповедника. Симферополь. 2009а. НВЦ «ЭКОСИГидрофизика». – С. 524–537.

Холодкевич С. В., Иванов А. В., Кузнецова Т. В., Куракин А. С., Корниенко Е. Л., Паньков С. Л., Халатов А. Н. Ультрадианные ритмы в кардиоактивности двустворчатых моллюсков // ДАН. 2009а. Т. 426, № 6. С. 831–833.

Холодкевич С. В., Кузнецова Т. В., Трусевич В. В., Куракин А. С., Иванов А. В. Особенности движения створок и кардиоактивности двустворчатых моллюсков при действии различных стрессоров // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2009б. Т. 45, № 4. С. 432–434.

Edgar B.A., Lehner C.F. Developmental control of cell cycle regulators: a fly's perspective // Science. 1996. V. 274. P. 1646–1652.

Ding J., Buchanan G., Tischkau S., Dong Chen, Kuriashkina L., Faiman L., Alster J., McPherson P., Campbell K., Gillette M. A neuronal ryanodine receptor mediates light-induced phase delays of the circadian clock // Nature. 1998. V. 394. P. 381–384.

Kholodkevich S.V., Fedotov V.P., Ivanov A.V., Kuznetsova T.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L. Fiber-optic remote biosensor systems for permanent biological monitoring of the surface waters quality and bottom sediments in the real time // <http://www.ices.dk/products/CMdocs/cm-2007/I/I-2007.pdf>.

Kholodkevich S.V., Ivanov A.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L., Fedotov V.P. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations // Environmental Bioindicators. 2008. V. 3. № 1. P. 23–34.

Kinne O. Salinity-animal invertebrate // Marine ecology. 1971. V. 2. P. 821–995.

Kuznetsova T.V., Kholodkevich S.V., Kurakin A.S., Ivanov A.V., Kornienko E.L., Trusevich V.V., Gnyubkin V.F. Ecotoxicological investigations of chemical stressors effects on cardiac activity of *Mytilus galloprovincialis* Lam. // SETAC 18-th Annual Meeting, Warsaw. May 25–28. 2008. Abstract Book (pdf). P. 168–169.

Newell C.R., Wildish D.J., MacDonald B.A. The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of mussel *Mytilus edulis* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2001. V. 262. P. 91–111.

Ortmann C., Grieshaber M. Energy metabolism and valve closure behaviour in the Asian clam *Corbicula fluminea* // J. Exp. Biol. 2003. V. 206. P. 4167–4178.

Riisgard H.U., Kittner C., Seerup D.F. Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2003. V. 284. P. 105–127.

Rodland D.L., Schone B.R., Helama S., Nielsen J.K., Baier S. A clockwork mollusks: Ultradian rhythms in bivalve activity revealed by digital photography // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2006. V. 334. P. 316–323.

Stupfel M., Damiani P., Perramon A., Busnel M., Gourlet V., Thierry H. Ultradian and circadian respiratory rhythms in grouped small laboratory species as a method to assess the effects of environmental challenges // Comp. Biochem. Physiol. 1985. V. 80A. № 2. P. 225–231.

INVESTIGATIONS OF PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS IN BIVALVE MOLLUSKS BASED ON BIOMARKERS OF CARDIAC ACTIVITY AND VALVE MOVEMENTS

T.V. Kuznetsova¹, V.V. Trusevich², A.S. Kurakin¹, S.V. Kholodkevich¹, A.V. Ivanov¹

¹Scientific Research Center for Ecological Safety RAS, Sankt-Petersburg, Russia,

²Karadag Nature Reserve NAN Ukraine, Feodosia, Ukraine

e-mail: kuznetsova_tv@bk.ru

The paper presents results of the studies *in situ* and in laboratory conditions of valve movements (VM) and heart rate (HR) of *Mytilus edulis* L. and *Mytilus galloprovincialis* Lam.

Special attention was paid to reveal expression of circadian and ultradian rhythms in HR and VM and to study organism's responses to environmental challenges (temperature, salinity, detritus content in water). A new approach to study physiological adaptations was carried out in caging experiments in mussels transplanted from pure zone and kept in

cages for 3 weeks in 3 areas subjected to anthropogenic pressure. After exposure mussels were tested by standard stimuli (salinity and/or temperature changes). The responses to stimuli in these 3 mussel's groups were compared with their initial ones and among groups. It was shown that HR in recovery process after salinity or/and temperature stimuli in exposed mussels differed from their initial values. This fact can be explained by changes in their adaptive capacities and depended on habitat quality.