

А. Ю. Комендантов, В. В. Хлебович

**СОЛЁНОСТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ  
ВОДНЫМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ  
РАСТВОРЕННЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ**

*A. Ju. Komendantov. V. V. Khlebovich. Uptake of dissolved  
organic matters (DOM) by water invertebrates in relation to salinity*

В 1908 г. А. Пюттер (Pütter, 1908a), анализируя уровни поглощения кислорода и выделения углекислого газа рядом морских организмов, пришел к выводу о том, что многие морские животные не могут существовать, питаясь только оформленной пищей. Отсюда он постулировал питание растворенными органическими веществами (*POB*) многих групп животных — простейших, губок, кишечнополостных и др. Это положение подкреплялось данными о том, что значительная часть первичной продукции теряется клетками водорослей в окружающую среду в виде *POB*. Проведенные им зимой 1906/07 гг. анализы морских вод показали, что концентрации *POB* достигают 65 мг/л (Pütter, 1908b). Сравнивая количества оформленной и доступной животным-фильтраторам пищи с *POB*, содержащимися в профильтрованном организмами объеме воды, Пюттер пришел к знаменитому выводу о том, что *POB* — основа питания большинства водных животных. Это заявление вызвало оживленную дискуссию. Доводы оппонентов Пюттера сводились к тому, что он получил завышенные данные по содержанию *POB* в морской воде, а для оценки фитопланктона взял минимальные зимние значения (см. обзор: Jørgensen, 1976). Наиболее аргументированная и последовательная критика «теории осмотического питания» Пюттера была проведена А. Крогом (Krogh, 1931, 1934a и b). Основные возражения оппонентов Пюттера можно свести к следующим пунктам:

1. Фитопланктон выделяет в воду не более 10% органического вещества клетки, и значительно большие концентрации *POB* возможны лишь в случае гибели планктона из-за неаккуратной работы с ним, т. е. являются артефактом (Krogh et al., 1930).

2. Суммарная концентрация *POB* в воде оказывается ниже полученных Пюттером величин. По обобщенным данным Крога (Krogh, 1934 a, b), концентрация *POB* слабо меняется с глубиной (до 4750 м) и почти не зависит от сезона года, составляя  $0,244 \pm 0,01$  мг/л азота и  $2,35 \pm 0,09$  мг/л углерода. По подсчетам

Крога суммарное содержание *POB* примерно в 300 раз превышает биомассу всех живых морских организмов, однако это - материалы, выключенные из органического круговорота и представляющие обширную продукцию, практически недоступную аккумуляции из-за малой концентрации.

3. Прямые эксперименты по содержанию *Daphnia pulex* в концентрированных растворах *POB* показали наличие роста лишь в коллоидных растворах и его отсутствие в истинных. Отсутствие заметного поглощения *POB* отмечено для *Rana temporaria*, *Dreissensia* sp., некоторых рыб. Животные удовлетворяли за счет поглощения *POB* не более 25% энергетических потребностей, к тому же из-за их выделений суммарное содержание *POB* в инкубационной среде зачастую возрастало.

4. Накопление в среде *POB* вызывает обычно быстрое развитие разнообразной микрофлоры, приводящей к деструкции растворенной органики (Siebers, 1982).

Немногочисленные сторонники гипотезы Пюттера в то время не смогли выдвинуть строгих аргументов в защиту «осмотического питания». Общие рассуждения типа «поглощение растворенных органических веществ есть фундаментальное свойство живой клетки» (Ranson, 1935, 1936) не могли убедить противников гипотезы поглощения растворенной органики. Интерес к «закрытой» проблеме угас. В течение ряда лет появлялись лишь отдельные работы, имеющие отношение к этому вопросу. Авторы определяли по интенсивности дыхания энергетические траты организма, соотносили их с количеством энергии, выделяемой при окислении оформленной пищи, содержащейся в профильтрованном животными объеме воды и на основании этого делали предположение о возможности включения в рацион *POB* (Fox, Cooe, 1943). Одновременно с помощью коллоидных фильтров проводился анализ размеров частиц *POB*, поглощаемых моллюсками. Так, *Mytilus californianus* (Fox et al., 1953) оказалась способной поглощать крупные молекулы гемоглобинов из воды, проходящей через жабры. Одновременно Йоргенсен и Гольдберг (Jørgensen, Goldberg, 1953) обнаружили, что *M. edulis* поглощают лишь самые крупные молекулы, такие как гемоглобин и гемоглобин, т. е. очень небольшое количество *POB*. Авторы объясняли это фильтрацией макромолекул через слизь, покрывающую жабры и являющуюся аналогом лабораторного ультрафильтра. Аналогичные данные были получены для полихет *Chaetopterus variope-datus* и эхиуриды *Urechis caupo* (Mac Ginitie, 1945). Поскольку в естественных водах эти вещества обнаруживаются в лучшем случае в виде следов, делался вывод, что энергетический бюджет, базирующийся на *POB*, в этом случае нереален.

В 60-е годы наметился резкий подъем интереса к проблеме внекишечного поглощения *POB*, связанный с появлением нового поколения чувствительных спектрофотометров и применением методики меченных атомов, позволивших, с одной стороны, без-

ошибочно определять следовые концентрации *POB* и *BOB* (взвешенные органические вещества) в естественных и экспериментальных средах, с другой — следить за судьбой индивидуальных молекул *POB*, проникших в организм.

По современным представлениям содержание *POB* в водах морей и океанов значительно превышает количество взвешенной органики и органического вещества в телах организмов. Б. А. Скопинцев (1948) пишет: «В морской воде ... органическое вещество в подавляющей массе находится в растворенной форме и лишь небольшая часть его приходится на взвешенные вещества. Последние включают в себя как живые, так и отмершие организмы и их части в различной степени разложения (так называемый детрит)» — с. 4. Даже по мнению Крога (Krogh, 1934), содержание *POB* в морской воде в 300 раз превышает содержание биомассы; общее содержание *POB* в океанах оценивается величинами от  $2 \cdot 10^9$  т углерода (Siebers, 1982) до  $2 \cdot 10^{12}$  т (Duursma, Marchand, 1974). Данные того же порядка приводит и Е. А. Романкевич (1977). При этом, по его мнению, «глубже фотической зоны концентрация взвешенного углерода такова, что почти не сказывается на точности определения С раств.» — с. 32. Значение количества *POB* в  $10^{12}$  т является величиной одного порядка с количеством органического углерода в подземных водах, почве, торфе.

Многими исследователями отмечалось значительное количество низкомолекулярных органических веществ в различных районах океана. Так, К. М. Хайлов (1971), анализируя многочисленные данные, приходит к выводу, что суммарная средняя концентрации *POB* в океане составляет 2 мг/л, у побережий она значительно выше и изменчивей. Так, в Эгейском море содержание *POB* достигает 6 мг/л. Сорг., Черном — 4.07, Баренцевом — 20.6, Северном — 3.73. Значительную часть низкомолекулярной фракции *POB* составляют нейтральные аминокислоты. Так, Г. И. Невсветова (1984) в центральных и восточных районах Баренцева моря зарегистрировала весьма высокую концентрацию свободных аминокислот: 5.5 мг/л зимой и до 15 мг/л весной и летом. В Ирландском море (Chau, Riley, 1966) сумма свободных аминокислот достигает 16 мкг/л, причем серин (11.7 мкг/л) и глицин (7.3 мкг/л) значительно превосходят по концентрации все остальные низкомолекулярные компоненты *POB*. Более поздние исследования в этом районе показали возрастание концентрации свободных аминокислот. Райли и Сегер (Riley, Segar, 1970) обнаружили в данном районе вдвое большую концентрацию аминокислот (32 мкг/л), причем пул состоял практически только из аланина, глицина и серина. У берегов Аляски свободные аминокислоты достигают концентрации в 600 мкг/л, причем иногда в различных количествах оказывается только глицин, остальные — в следовых концентрациях (Shell, 1974). К выводу о ведущей роли глицина, серина и аланина в формировании пула свободных аминокислот пришли Стефен и Грин (Stephen, Green, 1982), исследовавшие

*POB* р. Даммарискотта. Отсутствие заметных сезонных колебаний концентраций свободных аминокислот (20—80 мкг/л) при определяющей концентрации серина и глицина показано и для вод пролива Ла-Манш (Andrews, Williams, 1971).

Некоторые авторы отмечают тенденцию возрастания концентраций *POB* и особенно свободных аминокислот в прибрежных водах в связи с хозяйственной деятельностью человека. Так, у берегов Калифорнии концентрация свободных аминокислот достигает на поверхности 116 мкг/л, в интерстициальных водах 350 мкг/л, причем до половины пула приходится на глицин (Clark et al., 1972). В Токийском заливе (Ogura, 1975) общая концентрация *POB* колеблется около 2.8 мг/л, причем около 50% этого количества представлено в прибрежных водах низкомолекулярными компонентами, легко включающимися в метаболизм. В летне-осенние месяцы концентрация низкомолекулярных органических веществ достигает 7 мг/л, и автор объясняет это увеличением доли *POB* терригенного происхождения. Особое внимание следует уделить тому факту, что если общее содержание органического углерода сильно зависит от сезонов года, интенсивности фотосинтеза и глубины, то *POB* имеют значительно более постоянную концентрацию, даже на незначительной глубине слабо зависящую от перечисленных факторов. Так, еще Крог (Krog, 1934b) отмечал, что различия концентраций поверхностных и глубинных *POB* лежат за пределами чувствительности его метода; Барбер (Barber, 1968) установил, что от границ фотической зоны до глубины в 6000 м концентрация *POB* колеблется около 0.6 мг/л; об этом же писали и американские исследователи (Degeus et al., 1964), обнаружившие у берегов Калифорнии концентрации свободных аминокислот одного порядка (16—125 мкг/л) на всех изученных глубинах. Саусворды (Southward, Southward, 1982) сообщали о слабом изменении концентрации *POB* с глубиной. Исследования закономерностей распределения органического вещества в водах морей и океанов показали, что количество аминокислот в составе *POB* превышает таковое *BOB* в 6 раз (Старикова, Яблокова, 1973), качественный состав аминокислот *POB* близок к таковому планктона, наблюдается тенденция уменьшения концентрации *Сорг. POB* с глубиной, но в грунтовых водах на всех изученных глубинах имеется значительное количество *POB* (Старикова, 1956), причем в среднем концентрация *POB* поровых (интерстициальных) вод превышает таковую поверхностных вод в 10 раз (Старикова, 1970).

Особое значение для формулировки задач исследования имели сообщения ряда авторов (Старикова, 1970; Clark, Gockson, 1972; Stephens, 1975) о том, что над мягкими, богатыми органикой грунтами и в интерстициальных водах таких грунтов содержание *POB* может превышать концентрацию их в открытых районах моря на 1—2 порядка.

#### КРУГОВОРОТ РОВ В ПРИРОДЕ

Основными источниками *POB* в морской воде следует признать экскреты фитопланктона (вещества, образующиеся при разложении отмерших организмов) и сток с суши.

По данным ряда авторов (Романкевич, 1977; Duursma, Marchand, 1974) вместе с речным стоком в океан попадает около  $10^9$  т органического углерода, т. е.  $1.7$  т/км<sup>2</sup> поверхности моря. Естественно поэтому, что эстуарные районы должны быть весьма сильно обогащены *POB*. Так, в устье Северной Двины и Онеги растворенного органического углерода в 5–6 раз больше, чем в остальных районах Белого моря (Дацко, Максимова, 1960). В эстуарий Р. Эмс-Долларт ежегодно поступает 47 тыс т *POB* (Laane, 1982), этим же объясняется необычайное богатство органическим углеродом вод устья р. Джеймс (Wong, Oatts, 1984). Эстуарные районы характеризуются высоким уровнем содержания *POB* также и потому, что из-за резких колебаний солености, температуры и активной реакции среды в них наблюдается значительная гибель стеногалинных морских и пресноводных животных, а переход *BOB* трупов в *POB* стимулируется изменениями перечисленных выше абиотических факторов (Laane, 1982). Д. И. Вышкварцев и В. М. Пешеходько (1982) считают, что синтезированное водной растительностью органическое вещество через детритный пул выщелачивается из отмерших частей растений и выступает важным фактором, поддерживающим высокий трофический уровень водоемов.

Специальными исследованиями установлено, что фитопланктоном выделяется от 4 до 68.9% общего продукта фотосинтеза (Laane, 1982; Chorst, Faust, 1983). Максимум концентрации *POB* наблюдается обычно спустя 1–1.5 месяца после максимума хлорофилла, и многие авторы связывают между собой эти явления (Дацко, Максимова, 1960; Vanoub, Williams, 1973; Налётова, Владимирская, 1977; Laane, 1982; Stephen, Green, 1982; Chorst, Faust, 1983). Необходимо отметить, что если в *POB* речного стока преобладают высокомолекулярные (гуминовые) фракции, то в экскретах планктона основную часть составляют вещества с молекулярной массой менее 500 а. е. м., а на долю молекул 500–30 000 а. е. м. приходится около 30% *POB* (Chorst, Faust, 1983). Показано, что гетеротрофные микрофлагелляты при питании бактериями значительную часть поглощенного азота выделяют в виде аммиака и свободных аминокислот.

Заметную роль в формировании комплекса *POB* играют, видимо, и метаболиты макрофитов. Так, значительная часть углерода, фиксируемого *Enteromorpha* и *Ulva* в эстуариях, на литорали выделяется в виде *POB* (Marshall, 1981). К. М. Хайлов (1964, 1971 в) приводит примеры резкого возрастания содержания *POB* в зарослях макрофитов, где оно достигает 25 мг/л и более. Доля нейтральных аминокислот составляла не менее 2% от общего количества.

Подводя итог сказанному, следует подчеркнуть, что прибрежные и эстуарные районы моря характеризуются значительными концентрациями растворенных органических веществ, причем концентрации свободных аминокислот оказываются весьма высокими; одной из самых обычных аминокислот является глицин.

Значительные количества в морской воде биохимически высокоактивных компонентов — Сахаров и аминокислот, а также тот факт, что несмотря на приток, концентрация их остается относительно постоянной, заставляет задуматься о путях их деградации. Многочисленные эксперименты (см., например, Keys et al., 1935) показали, что в стерильных условиях растворы *POB* не изменяются на протяжении сотен часов. Очевидно, что в основе разрушения *POB* лежит их биodeградация.

Учитывая, что для пойкилоосмотических организмов морская вода это не только среда обитания, но и физиологическая среда (Гендерсон, 1924; Хлебович, 1981), представляется логичным предположение о способности этих животных поглощать *POB* из внешней среды, подобно тому, как это делают клетки организма из сред внутренних. Многочисленные эксперименты (см. ниже) показывают наличие активного поглощения, и поэтому интерес представляют вопросы, касающиеся систематического положения организмов, способных к такому поглощению, влияния условий среды на него, роли поглощенных *POB* в бюджетах энергии организмов.

Обширная литература посвящена роли бактерий в круговороте *POB*. Отсутствует единство мнений по этому вопросу. Некоторые авторы (Webb, Johannes, 1969; Williams, Gray, 1970; Sepers, 1977; Siebers, 1982) считают, что бактерии прекрасно приспособлены к поглощению *POB* из разбавленных растворов; при малейшем увеличении концентрации *POB* численность их возрастает в считанные часы на много порядков (с 600 до  $2 \cdot 10^6$  кл/мл) и поэтому именно бактерии контролируют содержание *POB* в среде, ничего не оставляя на долю эукариотных организмов. Были проведены работы (Williams, 1970; Allen, 1971) по введению  $C^{14}$  *POB* в среду с естественными планктонными биоценозами с последующим разделением их на фракции. Аллен обнаружил, что практически вся метка была включена в жгутиконосцев. Вильямс же обнаружил, что примерно половина *POB* поглощается организмами, прошедшими через фильтр с диаметром пор менее 1 мкм. Были проведены специальные исследования, касающиеся оценки количества бактерий в морской воде (Manahan, Crisp, 1982) и на поверхности эпителиев моллюсков (Prieur, 1981) и полихет (Gomme, 1982). На поверхности тела животных микрофлора весьма обильна, и некоторые авторы считают, что эукариоты используют *POB* лишь опосредованно, переваривая бактерий, поглотивших эти вещества.

Однако большинство работ опровергают эту точку зрения. Так, метаболическая активность бактериальной части пелагической

экосистемы Балтийского моря составляет всего 5% общей активности (Kurajinen et al., 1984). Изучение бактериальной деградации естественных *POB* показало, что самые биологически активные вещества поверхностных слоев при естественных концентрациях разлагаются бактериями за месяц лишь на 1/2, глубинные же *POB* не разрушились за 2 месяца экспозиции. При этом использовались искусственно сконцентрированные растворы природных *POB*, в ходе всего эксперимента тестировались живые бактериальные клетки (Varberg, 1968). Было также обнаружено (Keys et al., 1935), что за 115 ч экспозиции бактерии разлагают не более 10% от *POB* экспериментальных сред. Таким образом, очевидно, что в отсутствие макроформ микроформы не проявляют значительной активности по сорбции *POB* из растворов низкой концентрации. Для исключения влияния микробиальной активности рядом авторов была проведена серия экспериментов по изучению поглощения *POB* в стерильных условиях. Так, *N. diversicolor* содержался в морской воде с  $5 \cdot 10^5$  ед/л пенициллина, 210 мг/л стрептомицина, 50 мг/л хлорамфеникола в течение 40 ч, после чего в среду вводили  $C^{14}$  глюкозу. Разницы во включении метки в опыте и контроле зафиксировано не было (Ahearn, Gomme, 1975). Позже одним из этих авторов (Gomme, 1982) было показано, что за 5 суток инкубации в такой среде число бактериальных клеток уменьшается практически до нуля в контроле — 500 клеток на организм, что не угнетало поглощения *POB*. Полученные по сложной методике стерильные личинки морских ежей (Manahan et al., 1983) поглощали нейтральные аминокислоты из раствора не хуже контрольных экземпляров. Аналогичные данные были получены и для взрослых *Asterias rubens* (Siebers, 1979), энергично поглощавших смесь аминокислот и чистый глицин из раствора на морской воде. В экспериментах на личинках *M. edulis* было показано (Manahan, Richardson, 1983), что мидии и бактерии из естественных популяций поглощают глюкозу и глицин с сопоставимыми для равных биомасс скоростями. В целом же, несмотря на то, что личинки имеют несколько меньшее сродство к субстрату, чем бактерии, скорость поглощения *POB* у них выше. По мнению Стефенса (Stephens, 1982) микрофлора не играет существенной роли в поглощении свободных аминокислот, так как при прямых измерениях концентраций глицина, серина и аспарагина во входном и выходном сифонах мидий выяснилось, что за один проход воды через мантийную полость концентрация этих веществ уменьшилась на 63—84%, к тому же на микрофотографиях жабр не было обнаружено симбиотической микрофлоры. Специальное электронно-микроскопическое исследование поверхности жабр мидий с естественных поселений (Owen, 1974) показало практически полную их стерильность. Значительная бактериостатическая активность метаболитов мидий была показана В. Н. Галкиной (1985), и только Андерсон и Стефенс (Anderson, Stephens, 1969)

нашли угнетение сорбции *POB* ракообразными при содержании их в воде с добавлением антибиотиков. Вероятно, членистоногие, покрытые мощной кутикулой, в меньшей степени способны к прямой сорбции *POB*.

#### ПОГЛОЩЕНИЕ *POB* ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

##### **Protozoa**

Интенсивный транспорт ( $9.86 \cdot 10^{-2}$  мкМ/г ч) смеси аминокислот из растворов с концентрациями, сравнимыми с естественными, отмечен для фораминиферы *Notodenrotes antarctikos* (De Lasa, 1982). Инфузория *Tetrahymena pyriformis* оказывалась способной поглощать смесь 14 аминокислот из концентраций 1—100 мкМ, причем особенно интенсивно поглощались аспарагин, глицин и лейцин (Stephens, Kerr, 1962; James, Stephens, 1983). Шелл (Schell, 1974), изучавший сорбцию *POB* планктонными сообществами у берегов Аляски, обнаружил высокую поглощающую его активность. Аналогичные работы Аллена (Allen, 1971) показали, что практически вся метка включилась в жгутиконосцев. В темноте некоторые фитопланктеры используют *POB* в качестве источника энергии и углерода (см. напр., Sepers, 1977).

##### **Spongia**

Имеются сведения (Stephens, Schinske, 1961) о поглощении *POB* *Microciona prolifera* и *Cliona celata*.

##### **Coelenterata**

Шлихтер (Schlichter, 1975, 1982), изучавший значение растворенной органики для *Anemoria sulcata* и *Heteroxenla fuscescens*, пришел к выводу, что *POB* играют у них ведущую роль в питании. В частности, для *H. fuscescens* показана способность в экспериментальных условиях удовлетворять до 80% пищевых потребностей за счет транспорта органических веществ из раствора 14 аминокислот и глюкозы. Для одиночного коралла *Fungia scutaria* доказано существование активного транспорта глюкозы с помощью носителя белковой природы (Stephens, 1962). Поглощение глицина и глюкозы доказано для разных стадий *Aurelia aurita* (Shick, 1973, 1975).

##### **Plathelminthes**

Зарегистрирована способность *Bdelloura Candida* (Johannes et al., 1969) к поглощению *POB*.

### Nemertini

Немертина *Carcinonemertes errans* в течение нескольких месяцев ювенильного состояния лишена возможности захватывать пищевые частички ртом, так как слишком короткий хоботок не способен вытягиваться из ротового отверстия (Crowe et al., 1982, 1983). В это время она обитает на сочленовных мембранах краба *Cancer magister*, где концентрация *POB* значительно выше, чем в окружающей воде. Показано, что в течение этого периода жизни немертины активно усваивают растворенные в воде аминокислоты.

### Annelida

Polychaeta. Обширная литература посвящена потреблению *POB* широко распространенными и весьма эврибионтными полихетами семейства Nereidae. Интенсивное поглощение аминокислот и Сахаров отмечено для следующих видов: *Alitta virens* — лейцина (Bass et al., 1969; Southward, Southward, 1972), аланина, серина, глутаминовой кислоты (Jørgensen, Kristensen, 1980), валина (Jørgensen, 1979; Taylor, 1969), глюкозы, янтарной и лимонной кислот, валина, пролина, глицина, глутамината (Charman, Taylor, 1968; Taylor, 1969) и т. д., *Hediste diversicolor* — глюкозы (Southward, Southward, 1972; Ahearn, Gomme, 1975; Jørgensen, 1979), *H. limnicola*, *Neanthes succinea* — глицина (Stephens, 1964; Southward, Southward, 1972), *N. arenaceodentata* — глицина (Reish, Stephens, 1969), *N. succinea* — аланина, серина, глутамината (Jørgensen, Kristensen, 1980).

Другие семейства полихет изучены в этом отношении хуже. Глицерида *Glycera dibranchiata* способна поглощать из экспериментального раствора 9 аминокислот (Chien et al., 1972). Поглощение смеси аминокислот отмечено для капителлиды *Capitella sp.* (Stephens, 1962 a и b).

Oligochaeta. С точки зрения поглощения *POB* достаточно полно изучен только *Enchytraeus albidus* (Vulnheim, Siebers, 1977). Эта почвенная олигохета, способная жить в широком интервале соленостей, при 30 и 40‰ поглощала глицин, глутамин и аланин на одном максимальном уровне; при снижении солености до 20 и 10‰ потребление аминокислоты последовательно снижалось.  $\text{Na}^+$ -зависимое поглощение аспарагина этой олигохетой отмечено Сиберсом и Элерсом (Siebers, Ehlers, 1978).

### Sipunculida

Отмечено поглощение *POB* *Golfingia gouldii* (Stephens, Schin-ske, 1961; Virkar, 1963).

## Arthropoda

Поглощение *POB* у членистоногих зарегистрировано только для незначительного количества видов ракообразных (*Tigriopus brevicornis* — Хайлов и др., 1973; *Calanus finmarchicus* — Хайлов, Ерохин, 1971; *Artemia. Limnoria* — Anderson, Stephens, 1969; *Orchestia agilis. Pagurus longicarpus* — Stephens, Schinske, 1961)

## Mollusca

Наиболее подробно в плане способностей к поглощению *POB* изучены моллюски. Подавляющее большинство авторов считает, что способность к поглощению *POB* — характерная черта двустворчатых моллюсков, погонофор, полихет и кишечнополостных, так как для активного транспорта необходимы значительные участки тела, покрытые ресничным и слизистым эпителием (Хайлов, 1971; Сорокин, 1977; Хлебович и др., 1982; Southward, Southward, 1972; Stephens, 1972, 1975; Jørgensen, 1976). Для моллюсков это еще и механизм подбирания молекул, высвободившихся в результате пищеварения внутри мантийной полости (Requignat, 1973; Stewart, 1975) или на поверхности эпителиев, где обнаружена высокая активность литических ферментов (Requignat, 1973; Stewart, 1978; Stewart, Dean, 1980; Stewart et al., 1980).

Огромная поверхность фильтрующего аппарата у двустворчатых моллюсков способствует, вероятно, поглощению значительных количеств *POB*. Показано (Requignat, 1973), что поглощение глицина и глюкозы *Mytilus edulis* происходит преимущественно жабрами. *Mya arenaria* (Stewart, Bamford, 1976) поглощает аминокислоты из чистых препаратов и смеси также преимущественно жабрами, что позволило многим авторам (Anderson, 1975; Wright, 1976; Stewart, 1978; Wright et al., 1980 и др.) изучать этот процесс на изолированных препаратах. Основные литературные данные по способности моллюсков к поглощению *POB* сведены в табл. 1. Из материалов таблицы ясно, что моллюски разных систематических групп способны поглощать основные, кислые и нейтральные аминокислоты.

## Pogonophora

Погонофоры — группа животных, лишенных пищеварительной системы в привычном понимании этого термина, поэтому для них должно быть свойственно особенно интенсивное поглощение *POB*. Значительное количество работ посвящено питанию погонофор рода *Siboglinum* растворенными органическими веществами (Southward, 1975; Southward, Southward, 1963, 1968, 1970, 1972, 1980, 1981; Southward et al., 1979, 1981 и т. д.). Для этого рода отмечено весьма высокое сродство к аминокислотам: на-

Таблица 1

**Поглощение растворенных органических веществ двустворчатыми моллюсками**

Вид	Субстрат	Автор
<i>Yoldia limatula</i>	Глицин	Stephens, Schinske, 1961
<i>Modiolus modiolus</i>	Глицин	Mc Crea, 1976 цит. по Preston et Stevens, 1982
<i>M. demissus</i>	Циклолейцин	Crove et al., 1977
<i>Mytilus edulis</i>	Глицин	Wright, Stephens, 1978
	Аланин	Jørgensen, 1976
	Глицин	Stephens, Schinske, 1961
	Глицин	Manachan, Crisp, 1982
<i>M. californianus</i>	Фенилаланин	Bamford, Campbell, 1976
	Глицин	Wright, Stephens, 1977, 1978
	Глицин	Wright et al., 1980, 1984
	Метионин	Rice et al., 1980
<i>Ostrea edulis</i>	Глицин	Manachan, Crisp, 1983
<i>Crassostrea gigas</i>	Глюкоза	Bamford, Gingles, 1974
<i>Saccostrea commersialis</i>	Метионин	Nell, Dunkley, 1984
<i>Aequipecten irradians</i>	Глицин	Stephens, Schinske, 1961
<i>Spisula solidissima</i>	Глицин	Stephens, Schinske, 1961
<i>Bankia gouldi</i>	Валин	Monray, Tolis, 1964
	Аланин	Stewart, Dean, 1980
	Изолейцин	Wright et al., 1975
	Циклолейцин	
	Изолейцин	Wright, Stephens, 1977
<i>Mya arenaria</i>	Аланин	Stewart, 1978
	Лейцин	
	Метионин	
	Фенилаланин	
	Серин	
	Глицин	
	Лизин	
	Аспарагин	Stewart, 1978
<i>Cerastoderma edule</i>	Аланин	Bamford, Mc Crea, 1975
<i>Rangia cuneata</i>	Лизин	
	Глицин	Anderson, Bedford, 1973

сыщение транспортирующих систем наступает при концентрации *POB* в 10 мкМ/л (Southward, Southward, 1972), т. е. организмы имеют возможность поглощать вещества из растворов с очень низкой концентрацией. Коэффициенты концентрации (концентрация меченных частиц в теле, отнесенная к концентрации таковых в среде) достигают в этом типе высоких значений: 27.8 (из  $10^{-6}$  М, 330 мкг/л); 15.2 ( $10^{-7}$  М, 33 мкг/л); 21.0 ( $10^{-8}$  М, 3.3 мкг/л) (Little, Gupta, 1968). Безусловно, *POB* является источником питания глубоководного бентоса. Так, при самых низких концентрациях фенилаланина и глицина  $10^{-7}$  М *S. ekmani* поглощал со скоростью 0.00137 мкг/мг-ч, что соответствует 2.3—0.3% общих потребностей в пище, в то время как при концентрации свободных аминокислот в  $10^{-5}$  М животные способны поглощать *POB* около 70% пищевых потребностей. С помощью радиоавтографи-

ческих методик прослежено проникновение  $C^{14}$  или  $H^3$  глицина в тело животного. В течение первых 2—3 ч экспозиции метка накапливается в эпидермисе, через 12—20 ч меченые молекулы обнаруживаются во всех тканях тела с максимумом в белковых клетках (Kaun, Southward, 1968; Little, Gupta, 1969).

Экспериментально установлено, что представители этого типа животных способны поглощать многие свободные аминокислоты, сахара и даже макромолекулы из растворов индивидуальных органических веществ природных концентраций (Little, Gupta, 1968, 1969; Southward et al., 1979 и др.), что заставляет многих авторов утверждать, что представители рода *Siboglinum* способны полностью или в значительной мере покрывать свои энергетические потребности за счет питания *POB* при его естественной концентрации в окружающей среде (Kaun, Southward, 1968; Little, Gupta, 1968, 1969; Southward, Southward, 1982).

#### **Echinodermata**

Отмечено поглощение *POB* *Chiridote rigida* (Ahern, Townsley, 1975), *Thyone briareus*, *Leptosynpata inhaerens* (Stephens, Schinske, 1981), *Strongylocentrotus purpuratus* (Manachan et al., 1983), *Asterias forbesi* (Monray, Tolis, 1964; Ferguson, 1967; Stephens, Schinske, 1961), *A. rubens* (Хайлов, 1971a; Siebers, 1979), *Henricia sanguinolenta* (Ferguson, 1967; Stephens, Schinske, 1961), *Ophiactis arenosa* (Stephens, Virkar, 1966), *Denraster excentricus* (Stephens et al., 1978; De Burke, 1983).

#### **Hemichordata**

Поглощение *POB* было отмечено у полухордовых *Saccoglossus kowalevskii* (Stephens, Schinske, 1961).

#### **Ascidia**

*Ciona interstinali*, *Molgula manhettensis*, *Amaroncium stellatum* (Stephens, Schinske, 1961) также способны к сорбции *POB*.

Таким образом, поглощение *POB* зарегистрировано у нескольких десятков видов, принадлежащих к 12 различным типам животного царства. Наиболее интенсивно этот процесс протекает у животных с обширными слизистыми или ресничными поверхностями (кишечнополостные, моллюски, полихеты, погонофоры) и практически отсутствует у организмов с плотной кутикулой (ракообразные, насекомые). По данным ряда авторов (Stephens, Schinske, 1961; Webb, Johannes, 1967, 1969; Johannes et al., 1969; Johannes, Webb, 1970; Галкина, 1985) в ходе экспериментов с ракообразными, турбелляриями и даже мидиями, общая концентрация *POB* и первичных аминов, в частности, даже возрастала, хотя поглощение меченых свободных амино-

кислот было зарегистрировано. Некоторые авторы (Turner, Johnson, 1971) пишут, впрочем, что корабельные черви (например, в естественных норках) не выделяют *POB* в обнаружимых количествах, моллюски же, вынутые из древесины, теряют заметные количества аминокислот, что связано, вероятно, с кальцификацией мантии. Таким образом, возрастание концентрации *POB* в подобного рода экспериментах можно отнести к неаккуратной или неправильной работе с объектами.

#### РОЛЬ ПОГЛОЩЕННЫХ РОВ В ПИТАНИИ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

В связи с изложенным значительный интерес представляет вопрос о роли *POB* в бюджетах вещества и энергии животных. Литературные данные по этому вопросу сведены в табл. 2. Необходимо отметить, что оценки роли *POB* и особенно свободных

Таблица 2

Роль *POB* в питании животных разных систематических групп

Вид	Субстрат	Роль <i>POB</i> в бюджете энергии. % энергии	Автор
<i>Coelenterata</i>			
<i>Aurelia aurita</i> Полипы	Глицин	Расчет — 100 Опыт — 100,	Shick, 1975
Медузы	Смесь <i>POB</i>	40 % трат на обмен	Вышварцев, Сорокин, 1978
6 видов кораллов	Гидролизат белка	100	Сорокин, 1972
<i>Pocillopora</i> sp.	Естеств. <i>POB</i>	50	Сорокин, 1977
<i>Cnidopus</i> sp.	<i>POB</i>	50	
<i>Heteroxenia fuscescens</i>	12 А. К. + глюкоза	Опыт — 80, расчет — 100	Schlichter, 1982
<i>Anemonia sulcata</i>	Глицин	40 % поддерж.	Schlichter, 1975
	глюкоза	50 % поддерж.	Schlichter, 1975
<i>Polychaeta</i>			
<i>Clymenella torquata</i>	Смесь САК	Опыт — 5—10 %	Stephens, 1968
<i>Hediste diversicolor</i>	Смесь САК и первичных 70 аминокислот		Stephens, 1975 цит. по Jørgensen, 1979
<i>Alitta virens</i>	Смесь САК + глюкоза	16	Taylor, 1969
	Глицин + аспарагин	7—12	Jørgensen, 1979
	Глутамин	15	Чарман,
<i>Stauronereis</i> sp.	Глутамин	15	Чарман, Taylor, 1968
	Смесь орг. кислот	16 трат на обмен	Testerman, 1972
<i>Capitella</i> sp.	Глицин	60—90	Stephens, 1975

Окончание табл. 2

Вид	Субстрат	Роль <i>POB</i> в бюджете энергии, % энергии	Автор
<b>Cristacea</b>			
<i>Tigriopus brevicornis</i>	Гидролизат белка + полисахариды	7,7—13	Хайлов, Ерохин, 1971; Хайлов и др., 1973 пересчет наш
<i>Calanus finmarchicus</i>	Гидролизат белка + полисахариды	1.2	Хайлов, Ерохин, 1971
<b>Mollusca</b>			
<i>Mytilus edulis</i>	Смесь САК	6—60	Wright, 1982
<i>M. californianus</i>	Смесь САК	до 100	Wright et al., 1975
<i>M. edulis</i>	Смесь САК	34—100	Manachan et al., 1982 1983
<i>M. galloprovincialis</i>	Гидролизат	10—15	Сорокин, 1977
	белка + смесь САК	25	
<i>Crassostrea gigas</i>	Глицин	2,8—9,5% потребностей синтеза	Сорокин, 1977
<i>Rangia cuneata</i>	Глицин	4%	
<b>Echinodermata</b>			
<i>Asterias rubens</i>	Естеств. <i>POB</i>	9—13	Хайлов, 1971 Anderson, Bedford, 1973

аминокислот в энергетическом бюджете весьма приблизительны и отражают скорее не реально протекающие в природе процессы, а потенциальную возможность компенсации за счет *POB* недостатка оформленной пищи. Наибольшие величины поглощения свободных аминокислот наблюдаются у длительно голодающих животных, наоборот при избытке оформленной пищи морские организмы, вероятно, выделяют биологически активные вещества, в том числе и аминокислоты. Несомненно, что псевдофекалии моллюсков, фекалии полихет и ракообразных, содержащие значительные количества органических веществ, трудно усвояемых животными, являются «наружным рубцом» — зоной концентрации бактерий, разлагающих высокомолекулярные органические вещества до относительно низкомолекулярных, более легко растворимых и усвояемых. Вероятно этим в значительной мере можно объяснить повышение концентрации *POB* над высокопродуктивными мидиевыми банками или в районах с интенсивной марикультурой.

Практически только погонофоры реально могут существовать только за счет *POB* (Southward, Southward, 1980). Эксперименты, поставленные на представителях других типов животных, показали, что в отсутствие оформленной пищи развитие организма рано или поздно нарушается. Так, полипы *A. aurita* в 2мкМ растворе глицина развивались ненормально; после длительного

отсутствия оформленной пищи формировались карликовые уродливые эфиры; в то же время добавление *POB* в культуру стимулировало стробилизацию полипов за счет внутренних резервов и минимальных количеств оформленной пищи. Делается вывод о значении растворенных свободных аминокислот как источнике азота (Shick, 1975).

#### СОЛЕННОСТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ *POB*

Разногласия между Пюттером и Крогом возникли из-за того, что Пюттер утверждал поглощение *POB* морскими организмами, а Круг проверял его факты на пресноводных. Значительно позднее было показано, что транспорт свободных аминокислот — солонностно-зависимый процесс (Stephens, 1964; Stephens, Vircar, 1966 и др.). Прекращение активного транспорта *POB* происходит при снижении солёности ниже критического уровня. Показано, что в некоторых случаях имеет место  $\text{Na}^+$ -зависимый обменный транспорт, ингибируемый оубаином; в других случаях; поглощение прекращается при снижении осмотического давления среды ниже критического (Stephens, 1964; Preston, Stephens, 1982). Только в одной работе (Efford, Tsumura, 1973) показано заметное поглощение глюкозы пресноводными моллюсками *Pisidium casertanum*.

Данные об аминокислотном транспорте в широком интервале солёностей ограничиваются в мировой литературе кривыми интенсивности поглощения глицина лишь для 3 видов: *Hediste limnicola* (Stephens, 1964), *Enchytraeus albidus* (Bulnheim, Siebers 1977), *Rangia cuneata* (Anderson, Bedford, 1973). Остальные авторы ограничиваются 2—3 точками на солёностной шкале вблизи максимальных интенсивностей поглощения или солёности естественных мест обитания.

В связи с этим для исследований нами были выбраны широко эвригалинные двусторчатые моллюски: *Corbicula japonica*, *Laternula limicola*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*. В качестве субстрата был использован  $\text{C}^{14}$  глицин, как одна из самых распространенных аминокислот. Экспериментальная концентрация глицина в 2—5 мкМ была избрана исходя из того, что она далека от концентрации, насыщающей транспортные системы. Для проверки этого положения был проведен следующий эксперимент: разделенные на группы мидии находились в следующих средах: стерильная фильтрованная морская вода солёностью 12 и 24‰ с добавлением в 25 раз большего количества немеченного глицина —  $3.75 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  в течение 5 суток. Каждые 12 ч среды заменялись. В конце эксперимента в среды был добавлен  $\text{C}^{14}$  глицин в концентрации  $0.16 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  2 мкМ. Результаты измерения радиоактивности мягких частей тел моллюсков на сцинтилляционном счетчике представлены на рис. 1. Из данных графика следует, что не получавшие в ходе акклимации немеченного глицина мидии

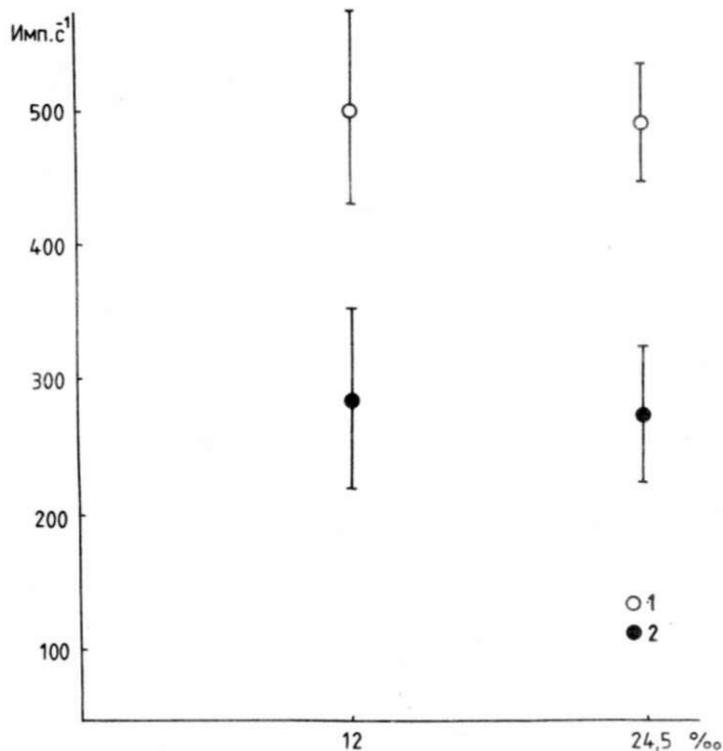


Рис. 1. Интенсивность поглощения глицина  $C^{14}$  беломорскими *Mytilus edulis*, голодавшими и получавшими немеченый глицин:

1 — голодающие мидии, 2 — мидии, получавшие глицин. По оси абсцисс — солёность среды акклимации, ‰; по оси ординат — интенсивность накопления  $C^{14}$  глицина одной особью, имп. с<sup>-1</sup>.

поглощают  $C^{14}$  глицин на одном уровне, примерно в 1.5 раза более высоком, чем таковой, отмеченный у экспонировавшихся в растворе аминокислоты животных. Между тем получавшие в ходе акклимации немеченый глицин животные обнаружили весьма высокий уровень поглощения  $C^{14}$  аминокислоты. Это говорит, во-первых, об утилизации аминокислоты в организме, вероятно, на метаболические нужды, во-вторых, о высоком пороге насыщения транспортных систем. В литературе, впрочем, имеются указания на наличие 2 систем: одной — насыщаемой, более специализированной и активной в низких концентрациях, другой — менее специализированной, но практически не насыщаемой (Vamford, Gingles, 1974).

Предварительно опытным путем было подобрано оптимальное время экспозиции. Изменения во времени интенсивности накопления глицина беломорскими мидиями представлены на рис. 2. После резкого нарастания интенсивности накопления метки в течение первого часа далее вплоть до восьмого часа установ-

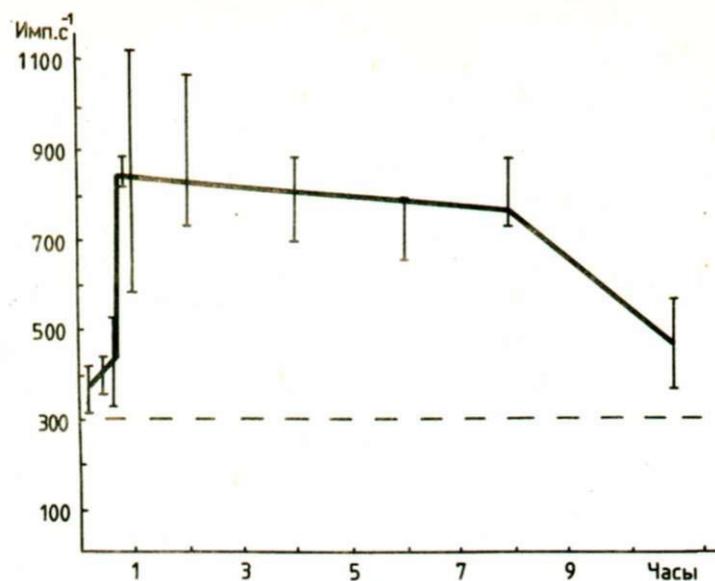


Рис. 2. Изменение во времени интенсивности накопления  $C^{14}$  глицина беломорскими мидиями *Mytilus edulis edulis* (соленость 24‰, концентрация  $C^{14}$  глицина 3 мкМ)

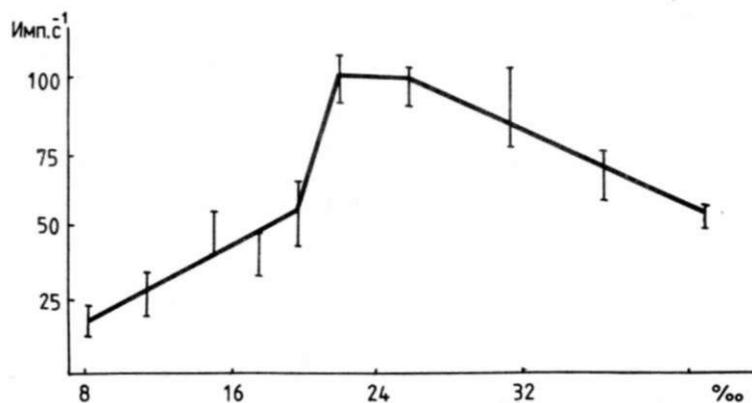
По оси абсцисс — продолжительность экспозиции, ч; по оси ординат — количество глицина, включенного в ткани одной особью, имп. с<sup>-1</sup>. Горизонтальный пунктир — естественный фон

ливается некий стабильный уровень процесса, отражающий, вероятно, состояние равновесия между поглощением глицина и его выведением в ходе метаболизма; впоследствии отмечалось уменьшение накопления аминокислоты, связанное, очевидно, с ее истощением в среде в результате биodeградации. Таким образом, экспозиция в 1.5 ч отвечает двум требованиям: за это время происходит максимальное накопление аминокислоты, концентрация глицина в экспериментальной среде существенно не меняется; очевидно, не успевает развиться и микрофлора, способная к поглощению *POB*.

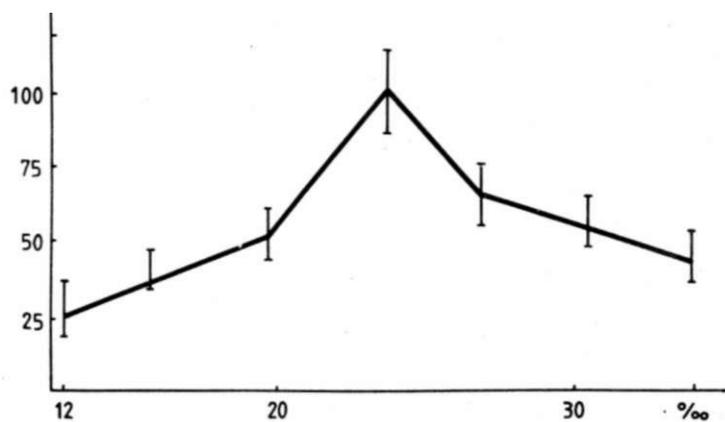
Поглощение *POB* исследовалось у двух популяций мидий: *M. edulis edulis* из Белого и у *M. e. kussakini* из Японского моря, а также у эвригалинных двустворчатых моллюсков устья р. Гладкой: *C. japonica*, *M. balthica*, *L. limicola*. Результаты работы представлены на рис. 3—7.

#### *Mytilus edulis* L.

На рис. 3 и 4 приведены данные (Хлебович и др., 1982), свидетельствующие о том, что интенсивность поглощения аминокислоты увеличивается от минимальной солености вплоть до 22.4‰ (*M. e. kussakini*) и 24.5‰ (*M. e. edulis*), после чего по мере



**Рис. 3. Интенсивность поглощения глицина беломорскими *Mytilus edulis*, акклимированными к воде различной солености**  
 По оси абсцисс — соленость среды акклимации. ‰; по оси ординат - поглощение  $C^{14}$  глицина особью, процент от максимального



**Рис. 4. Интенсивность поглощения глицина япономорскими *Mytilus edulis kussakini*, акклимированными к воде различной солености**  
 Обозначения как на рис. 3

дальнейшего повышения солености столь же последовательно снижается.

Можно говорить о наличии общего пика потребления аминокислоты, приходящегося в обеих группах мидий на примерно одинаковую соленость. При этом, если у беломорских мидий этот пик приходится на наиболее обычную здесь соленость среды обитания, то таковой япономорских мидий находится почти на 10‰ ниже по шкале соленостей 22.4 и 32‰ соответственно.

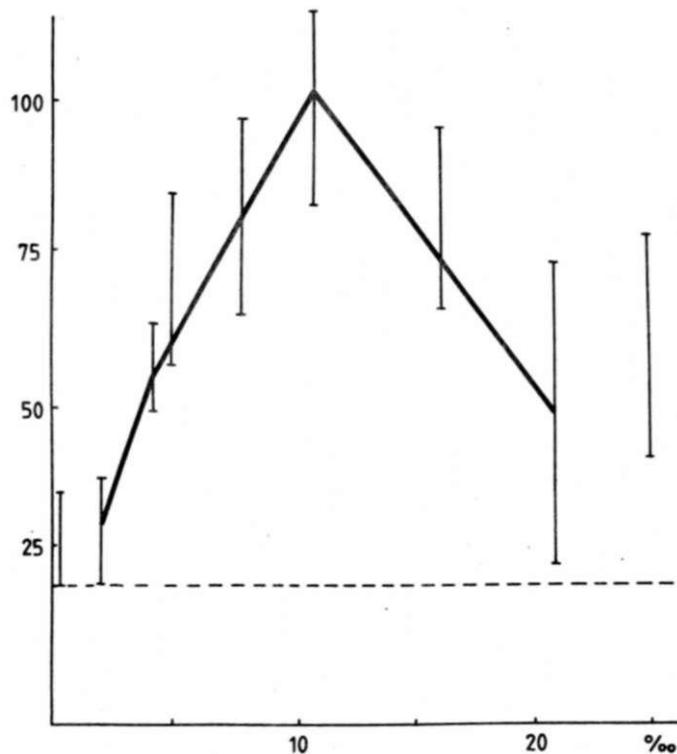


Рис. 5. Интенсивность поглощения глицина *Corbicula japonica*, акклимированными к воде различной солености  
Обозначения как на рис. 3

*Corbicula japonica* Prime

Моллюски не смыкают створок и активно фильтруют в средах соленостью от 30‰ до пресной воды, при этом максимальная скорость поглощения глицина, отмеченная при 10–12‰ (рис. 5) плавно уменьшается до нуля в пресной воде и наполовину при 27.5‰.

*Laternula limicola* Reeve

Организмы выживали в опыте в средах от 3 до 33‰, при этом поглощение глицина, максимальное при 22–24‰, падает до нуля при 4‰ и снижается на 10% при 33‰ (рис. 6).

*Macoma balthica takahokoensis* Yamamota et Habe

Интенсивность поглощения растворенного глицина этим видом моллюсков исследовалась в интервале соленостей от 5 до 30‰,

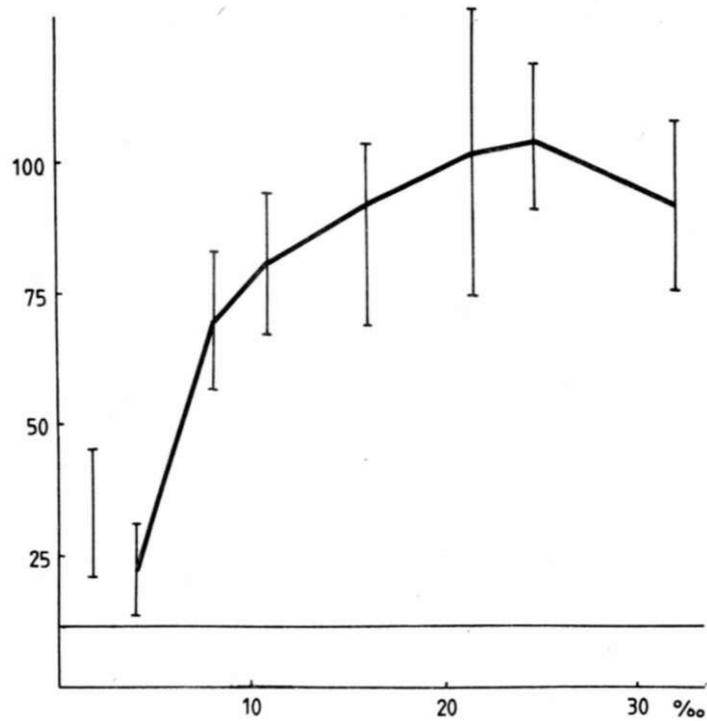


Рис. 6. Интенсивность поглощения глицина *Laternula limicola*, акклимированными к воде различной солености  
Обозначения как на рис. 3

При этом максимум поглощения был зарегистрирован при 28‰, при 30‰ интенсивность поглощения уменьшалась в 2 раза, а при 10‰ — на 70% от максимума.

Придонные и интерстициальные воды прибрежных и эстуарных районов моря характеризуются значительными концентрациями *POB*, концентрации свободных аминокислот оказываются при этом весьма высокими, глицин входит в число самых распространенных низкомолекулярных *POB*.

Активный транспорт *POB* описан для нескольких десятков видов, принадлежащих к 12 типам животного царства. Наиболее интенсивное поглощение отмечено для кишечнорастворимых, моллюсков, полихет и погонофор, что связано с наличием обширных ресничных и слизистых эпителиев. В экспериментальных условиях эти животные в значительной мере компенсируют за счет *POB* недостаток оформленной пищи.

Накопление *POB* — соленостно-зависимый процесс. Пики поглощения глицина эвригалинными морскими моллюсками *M. edulis*, *L. limicola* и *M. balthica* расположены очень близко на соленостной шкале 22, 24, 22—24, 28‰ и, возможно, являются в

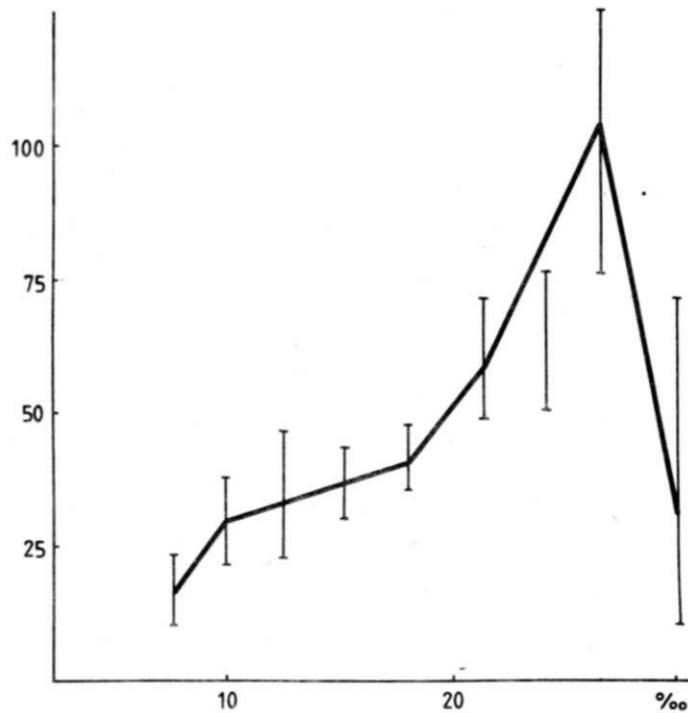


Рис. 7. Интенсивность поглощения глицина *Macoma balthica takahokoensis*, акклимированными к воде различной солености  
Обозначения как на рис. 3

какой-то мере экологической характеристикой вида, тем более, что солоноватоводный представитель пресноводного семейства Corbiculidae *Corbicula japonica* имеет максимум поглощения при значительно более низкой солености — 10–12‰.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вышварцев Д. И., Сорокин Ю. И. Об интенсивности питания некоторых морских беспозвоночных органическим веществом // Биологические исследования дальневосточных морей, 1978.— № 3.— С. 27—31.
- Вышварцев Д. И., Пешеходько В. М. Картирование доминирующих видов водной растительности и анализ их роли в экосистеме мелководных бухт залива Посьета Японского моря // Тр. Ин-та биологии моря. ДВНЦ АН СССР, 1982.— № 25.— С. 120—130.
- Галкина В. Н. Роль массовых видов животных в круговороте органических веществ в прибрежных водах северных морей.— Автореф. канд. дис.— Л.— 1985 — 23 с.
- Гендерсон Л. Ж. Среда жизни. Исследование физико-химических свойств неорганического мира с точки зрения их приспособленности к потребностям жизни.— М.—Л.: ГИЗ, 1924 — 197 с.

- Цацко В. Г., Максимова М. Г. О содержании растворенного органического вещества в водах Белого моря // Гидробиологические материалы АН СССР, 1960.— Т. 30.— С. 115—121.
- Налетова И. А., Владимирская Е. В. Аминокислоты, растворенные в морской воде, как один из показателей физиологического состояния экосистемы // Океанология, 1977,— Т. 17 —№ 186.—С. 1010—1015.
- Несветова Г. И. Аминокислотный состав растворенного органического вещества в водах Баренцева моря // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. Апатиты, 1984.— С. 131—137.
- Романкевич Е. А. Геохимия органического вещества в океане.— М.: Наука, 1977.— 256 с.
- Скопинец Б. А. Результаты применения некоторых методов определения органического вещества в морской воде // Тр. Гос. океанографического ин-та, 1948 - Т. 4/16.— С. 3—16.
- Сорокин Ю. И. Исследование фильтрационного и осмотического питания кораллов // Журн. общей биологии, 1972 — Т. 33.— № 2,— С. 123—128.
- Сорокин Ю. И. О механизме потребления растворенных органических веществ водными беспозвоночными // Журн. общей биологии, 1977.— Т. 38.— № 2.— С. 185—197.
- Старикова Н. Д. Органическое вещество в толще осадков Берингова моря // Докл. АН СССР, 1956.— Т. 106.— № 3.— С. 519—522.
- Старикова Н. Д. Закономерности вертикального распределения растворенного органического углерода в морских водах и грунтовых водах морских осадков // Океанология, 1970.— Т. 10.— № 6.— С. 988—1000.
- Старикова Н. Д., Яблокова О. Г. Органическое вещество в водах северо-западной части Тихого океана по разрезу Сангарский пролив — атолл Уэйк // Океанология, 1973 — Т. 13.— № 6 — С. 1009—1014.
- Хайлов К. М. Прижизненное выделение органических веществ макрофитами и экологические условия прибрежной зоны // Тр. Мурман. морск. биол. ин-та, 1964.— Т. 5(9).— С. 49—56.
- Хайлов К. М. Утилизация растворенного органического вещества морской воды иглокожими и моллюсками // Докл. АН СССР, 1971.— Т. 198.— № 2.— С. 443—446.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море.— Киев: Наукова думка, 1971.— 252 с.
- Хайлов К. М., Ерохин В. Е. Вопросы утилизации *POB* рачками *Tigriopus brevicornis* и *Calanus Finmarchicus* // Океанология, 1978.— Т. 11.— № 1.— С. 117—126.
- Хайлов К. М., Финенко Г. А., Буракова З. П., Смирнов В. А. О связи стационарных концентраций основных форм органического вещества в морской воде и удельной скорости их трофического использования организмами прибрежных сообществ // Докл. АН СССР, 1973.— Т. 209.— № 5.— С. 1210—1218.
- Хлебович В. В. Акклиматизация животных организмов.— Л.: Наука, 1981.— 136 с.
- Хлебович В. В., Комендантов А. Ю., Яковишина Л. А. Соленостная зависимость поглощения растворенного в воде глицина беломорскими и японскими *Mytilus edulis* // Зоол. журн., 1982.— Т. 61.— № 5.— С. 783—787.
- Andrews R., Villiams P. J. le B. Heterotrophic utilisation of dissolved organic compounds in the sea. III. Measurement of the oxidation rates and concentration of glucose and amino acids in sea water // Journ. mar. biol. Ass. U. K., 1971— Vol. 51.— N 1.— P. 111 — 125.
- Ahearn G. A., Gomme i. Transport of oxogenous D-glucose by the integument of polychaete worme (*Nereis diversicolor* Müller) // Journ. of Experimental Biology, 1975 - Vol. 62 — N 2.— P. 242—264.
- Ahearn G. A., Townsley S. J. Integumentary amino acid transport and metabolism in the apodous sea cucumber *Chiridota rigida* // Journ. of Exmprimental biology, 1975 — Vol. 62.— N 3,— P. 733—752.

- Allen H. L. Dissolved organic carbon utilization in size-fractionated algae and bacterial communities // *International Revue der gesamte Hydrobiologie*, 1971.—Vol. 56.—P. 731—749.
- Anderson J. W., Bedford W. B. The physiological response of the estuarine clam *Rangia cuneata* (Gray) to salinity. II. Uptake of Glicine // *Biol. Bull.*, 1973.—Vol. 144.—N 2.—P. 229—247.
- Anderson J. W. The uptake and incorporation of glycine by the gills of *Rangia cuneata* (Mollusca: Bivalvia) in response to variations in salinity and sodium // *Physiological ecology of estuarine organisms*. Ed. by J. Vernberg. Univ. South Calif. Press. Columbia.—1975—P. 90—112.
- Anderson A., Lee C., Parooq A., Hagström A. Release of aminoacids and inorganic nutrients by heterotrophic marine microflagellates // *Mar. Ecology Progr. Ser.*, 1985.—Vol. 23.—N 1.—P. 99—106.
- Anderson J. W., Stephens G. C. Uptake of organic material in apparent uptake of glicine by marine crustaceans // *Mar. biology*, 1969.—Vol. 4.—N 3.—P. 243—249.
- Bamford D. R., Gingles R. Absorption of sugars in the gill of the Gapanes oyster, *Crassostrea gigas* // *Comp. Biochem. Physiology, Ser. A.*—1974.—Vol. 49A.—P. 637—646.
- Bamford D. R., Campbell E. The effect of environmental factors on the absorption of L-phenylalanine by the gill of *Mytilus edulis* // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1976.—Vol. 53A.—N 3—P. 225—299.
- Bamford D. R., McCrea. Active absorption of neutral adn basic amino acids by the gill of the common cockle, *Cerastoderma edule* // *Corp. Biochem. Physiol.*, Ser. A—1975—Vol. 50A—N 4.—P. 811—817.
- Banoub M. W., Williams P. J. le B. Seasonal changes in the organic forms of carbon nitrogen and phosphorus in sea water at Ei in English Channel during 1968 // *Journ. of the mar. biol. Ass. of the U. K.*, 1973.—Vol. 53.—N 3.—P. 695—703.
- Barber R. T. Dissolved organic carbon from deep waters resists microbial oxidation // *Nature*, 1968.—Vol. 220—N 5164—P. 274—275.
- Bass N., Chapman G., Chapman H. Uptake of glycine by larvae and adults of *Nereis* // *Nature*, 1969.—Vol. 221.—N 5179.—P. 476—477.
- Chapman G., Taylor A. G. Uptake of organic solutes by *Nereis virens* // *Nature*, 1968.—Vol. 217—N 5130.—P. 763—764.
- Chau Y. K., Riley J. P. The determination of amino acids in sea water // *Deep-Sea Research.*, 1966.—Vol. 13,—N 6,—Part. 1.—P. 1115—1124.
- Chien P. K., Stephens G. C., Healey P. L. The role of ultrastructure and physiological differentiation in amino acid uptake by the blood worm, *Glycera* // *Biol. Bull.*, 1972—Vol. 142.—N 2.—P. 219—235.
- Chrost R. H., Faust M. D. Organic carbon release by phytoplankton: its composition and utilisation by bacterioplankton: its composition and utilisation by bacterioplankton // *Journ. Plancton Res.*, 1983.—Vol. 5,—N 4—P. 447—493.
- Clark M. E., Gockson G. A., North W. G. Dissolved free amino acids in Southern California coastal waters // *Limnol. Oceanogr.*, 1972.—Vol. 17.—N 5—P. 749—758.
- Castopulos J. J., Stephens G. C., Wright S. H. Uptake of amino acids by marine polychaetes under anoxic condition // *Biol. Bull.*, 1979.—Vol. 157.—N 3.—P. 434—444.
- Crowe J. H., Dickson K. A., Otto J. L., Colon R. D., Faeley K. K. Uptake of amino acids by the mussel *Modiolus demissus* // *Journ. Exp. Zool.*, 1977.—Vol. 202.—N 3.—P. 323—332.
- Crowe J. H., Crowe L. M., Roe P., Wickham D. Uptake of DOM by nemertean worms: association of worms with arthropodial membranes // *Amer. Zool.*, 1982.—Vol. 22.—N 3.—P. 671—682.
- Crowe J. H., Crowe L. M., Roe P., Wickham D. Uptake of DOM by nemertean worms // *Bioscience*, 1983.—Vol. 33.—N 3—P. 192—193.
- De Burgh M. E., Burke R. D. *Dendraster excentricus*. Uptake of dissolved amino acids by embryos and larvae of *Dendraster excentricus* (Eschscholtz)

- (Echinodermata: Echinoidea) // *Can. Journ. Zool.*, 1983.— Vol. 61.— N 2.— P. 349-354.
- Degens E. T., Reuter J. H., Shaw K. H. F. Biochemical compounds in offshore California sediments and sea waters // *Geochimica et Cosmochimica Acta.*, 1964.—Vol. 28 - N 1- P. 45-66.
- De Laca T. E. Use of dissolved amino acids by the foraminifer *Notodendrodes antarctikos* // *Amer. Ecol.*, 1982 - Vol. 22.- N 3.— P. 683—691.
- Duursma E. K., Marchand M. Aspects of organic marine pollution // *Oceanogr. and Marine Biology. An annual review.*, 1974.— Vol. 12.— P. 315—433.
- Ejjord I. A., Tsumura K. Uptake of dissolved glucosa and glycine by *Pisidium*, a fresh water bivalve // *Canad. Journ. Zool.*, 1973.— Vol. 51.— N 8.— P. 825-832.
- Ferguson J. C Utilization of dissolved exogenous nutrients by the starfishes, *Asterias forbesi* and *Henricia sanguinolenta* // *Biol. Bull.*, 1967.— Vol. 132.— N 3.— P. 161 — 173.
- Fox D. L., Coe W. R. Biology of the California sea mussel (*Mytilus californianus*). II. Nutrition, metabolism, growth and calcium deposition // *Journ. Exp. Zool.*, 1943 - Vol. 93 — P. 205—249.
- Fox D.L., Oppenheimer C. H., Kitledge J. S. Microfiltration in oceanographic research. II. Retention of colloidal micelles by adsorptive filters and by filter-feeding invertebrates; proportion of dispersed organic to dispersed inorganic matter and to organic solutes // *Journ. Mar. Res.*, 1953.— Vol. 12.— N 3.— P. 233-244.
- Hammen C. S., Miller H. F., Creer W. H. J. Nitrogen excretion of *Crassostrea virginica* // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1966.—Vol. 17.—N 4.— P. 1199—1200
- James D. F., Stephens G. C. Determination of net flux of 14 amino acids in *Tetrahymena pyriformis* // *Journ. Comp. Physiol.*, 1983.— Vol. 152.— N 1.— P. 27—33.
- Johannes R. E., Coward S. J., Webb K. L. Are dissolved amino acids an energy source for marine invertebrates? // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1969.— Vol. 29. - N 1.—P. 283 - 288.
- Johannes R. F., Webb K. L. Release of dissolved organic compounds by marine and freshwater invertebrates // *Organic Matter in natural waters* (D. W. Hood, ed.) Institut of Marine Science, Occasional publication., 1970.— N 1.— P. 257-273.
- Jørgensen C. B., Goldberg E. U. Particle filtration in some ascidians and lamelli branches // *Biol. Bull. of the Marine Biol. Laboratory. Woods Hole, Mass.*, 1953 - Vol. 105.— P. 477—489.
- Jørgensen C. B., August Putter. August Krogh and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments // *Biol. Rev.*, 1976.— Vol. 51.— N 3.— P. 291—328.
- Jørgensen C. B. Uptake of L-valine and other amino acids by the polychaete *Nereis virens* // *Marine Biol.*, 1979.—Vol 52.— N I.— P. 45—52.
- Jørgensen N. O. G. Annual variation of dissolved free primary amines in estuarine water and sediments // *Oecologia (Berl.)*, 1979 — Vol. 40.— P 207—217.
- Jørgensen N. O. G., Kristensen E. Uptake of amino acids by three species of *Nereis* (Annelida: Polychaeta). I Transport kinetics and net uptake from natural concentration // *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1980.- Vol. 3.— N 4.— P. 329-340.
- Jørgensen N. O. G. Uptake of glycine and release of primary amines by the polychaete *Nereis virens* (Sars) and the mud snail *Hydrobia neglecta* Minis // *Journ. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1980.- Vol. 47.— N 3.- P. 281 — 287
- Jørgensen N. O. G. Heterotrophic assimilation and occurrence of dissolved free amino acids in a Shallow estuary // *Marine Ecology, Progress. Ser.*, 1982 — Vol. 8.— N 2.— P. 145—159
- Gomme J. Epidermal nutrient absorption in marine invertebrates: A comparative analysis // *American Zoologist.*, 1982.— Vol. 22.- N 3- P. 691—709.

- Kaun W. J., Southward E. C.* Uptake and incorporation of labelled glycine by pogonophores // *Nature.*, 1968 - Vol. 218. - N 5144. - P. 875-876.
- Keys A., Christensen E. H., Krogh A.* The organic metabolism of sea-water with special reference to the ultimate food cycle in the sea // *Journ. of Marine Biol. Ass. U. K.*, 1935. - Vol. 20. - N 2 - P. 181-196.
- Krogh A., Lange E., Smith W.* On the organic matter given off by algae // *Biochemical journ.*, 1930 - Vol. 24. - N 6. - P. 1666-1671.
- Krogh A.* Dissolved organic substances as a food of aquatic animals // *Biol. rev.*, Vol. 6 - P. 412-442.
- Krogh A.* Condition of life in the ocean // *Ecological monographs.*, 1934. - Vol. 4 - P. 421-429.
- Krogh A.* Condition of life at great depths in the ocean // *Ecological monographs.*, 1934 - Vol. 4. - P. 430-439.
- Kuparinen J., Leppanen J.-M., Sarvala J., Sundberg A., Virtanen A.* Production and utilisation of organic matter in the Baltic ecosystem off Tvärminne, Southwest coast of Finland // *Rapp. et proc.-verb. reün. Cons. int. explor. mer.*, 1984 - Vol. 183. - P. 180-192.
- Laane R. W. P. M.* Sources of dissolved organic carbon in the Ems-Dollart estuary: the rivers and phytoplankton // *Neth. Journ. Sea Res.*, 1982 - Vol. 15. - N 3-4. - P. 331-339.
- Little C., Gupta B. L.* Pogonophora: uptake of dissolved nutrients // *Nature.*, 1968. - Vol. 218 - N 5144. - P. 873-874.
- Little C., Gupta B. L.* Studies on pogonophora. III. Uptake of nutrients // *Journ. Exp. Biol.*, 1969 - Vol. 51. - N 3. - P. 759-773.
- Little C.* Osmoregulation and excretion in prosobranch gastropoda. Part 1. Physiology and biochemistry // *Journ. Mollusc. Stud.*, 1981 - Vol. 47. - N 3. - P. 221-247.
- Mac Ginitie G. E.* The size of the mesh openings in mucous feeding nets of marine animals // *Biol. Bull. of the Marine Biol. Laboratory, Woods Hole Mass.*, 1945 - Vol. 88. - P. 107-111
- Manahan D. T., Wright S. H., Stephens G. C., Rice M. A.* Transport of dissolved amino acids by the mussel, *Mytilus edulis*: demonstration of net uptake from sea water by HPLC analysis // *Science*, 1982 - Vol. 215 - N 4537. - P. 1253-1255
- Manahan D. T., Crisp D. J.* The role of dissolved material in the nutrition of pelagic larvae: amino acid uptake by bivalve veligers // *American Zoologist.*, 1982 - Vol. 22. - N 3. - P. 635-646
- Manahan D. T., Crisp D. J.* Autoradiographic studies on the uptake of dissolved amino acids from sea water by bivalve larvae // *Journ. Marine Biol. Assoc. U. K.*, 1963. - Vol. 63. - N 3 - P. 675-683
- Manahan D. T., Richardson K.* Competition studies on the uptake of dissolved organic nutrients by bivalve larvae (*Mytilus edulis*) and marine bacteria // *Marine Biol.*, 1983. - Vol. 75. - N 1-2. - P. 241-247.
- Manahan D. T., James P. D., Stephens G. C.* Bacteria - free sea archin larvae: selective uptake of neutral amino acids from seawater // *Science.*, 1983. - Vol. 220 - N 4593. - P. 204-206.
- Manahan D. T., Wright S. H., Stephens G. C., Rice M. A.* Transport of dissolved amino acids by the mussel *Mytilus edulis*: demonstration of net uptake from sea water by HPLC analysis // *Science*, 1982. - Vol. 215. - N 4537 - P. 1253-1255.
- Marshall P. A.* Release and potential for intertidal green macroalgal mats // *Estuaries*, 1981 - Vol. 4. - N 3. - P. 247.
- Manroy A., Tolis H.* Uptake of radioactive glucose and amino acids and their utilization for incorporation into proteins during maturation and fertilization of the eggs of *Asterias forbesii* and *Spisula solidissima* // *Biol. Bull.*, 1964. - Vol. 126 - N 3 - P. 456-466.
- Nell J. A., Dunkley P. R.* Effects of temperature, nutritional factors and salinity on the uptake of L-methionine by the Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis* // *Mar. Biol.*, 1984 - Vol. 80 - N 3. - P. 335-339.

- Ogura N. Further studies on decomposition of dissolved organic matter in coastal seawater // *Marine Biol.*, 1975 — Vol. 31 — N 2. — P. 101—111.
- Owen G. Studies on the gill of *Mytilus edulis*: The eu-latero-frontal cirri // *Proc. R. Soc. London*, 1974 — Vol. B—187 — N 1086 — P. 83—91.
- Pequignat E.A. kinetic and autoradiographic study of the direct assimilation of amino acids and glucose by organs of the mussel *Mytilus edulis* // *Mar. Biol.*, 1973 — Vol. 19.— N 3 — P. 227—244.
- Phleger C. F., Rossi S. S. Dissolved organic matter accumulation by juveniles of the purple hinge rock scallop, *Hinnites multirugosus* Gale // *Comp. Biochem. Physiol. D FL*, 1982,—Vol. 71A.— N 2.— P 445—456.
- Preston R. L., Steuens B. R. Kinetic and thermodynamic aspects of sodium-coupled amino acid transport by marine invertebrates // *American zoologist.*, 1982 — Vol. 22 — N 3.— P. 709—723.
- Prieur D. Nouvelles donnees sur relation entre bacteries et bivalves marins // *Haliotis.*, 1981.—Vol. 11 — P. 251—260.
- Putter A. Die Ernährung der Wassertiere *Zeitschrift für allgemeine // Physiologie*, 1908.— Vol. 7 — P. 283—320.
- Putter A. Studien zur vergleichenden physiologie des staffwechsels // *Abhandlungen des königlichen Gesellschafts für Wissenschaften Göttingen (Mathematisch-Physische Klasse)*, 1908 — Vol. 6.— N 1.— P. 1—79.
- Ranson G. Le role de la matiere organique dissoute dans l'eau et les theories de Puttere // *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 1935.— Vol. 7 - P. 359-366.
- Ranson G. Le role de la matiere organique dissoute dans l'eau et les theories de Puttere // *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 1936.— Vol. 8.— P. 160—172.
- Reish D. J., Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. V. The influence of age on the uptake of glycine — C<sup>14</sup> by the polychaete *Neantes arenaceodentata* // *Marine Biol.*, 1969.— Vol. 3 — N 4.— P. 352—355.
- Rice M. A., Wallis K., Stephens G. C. Influx and net flux of amino acids into larval and juvenile flat oyster, *Ostrea edulis* (L.) // *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1980 — Vol. 48 - N 1.— P. 51—59.
- Riley J. P., Segar D. A. The seasonal variation of the free and combined dissolved amino acids in the Irish Sea // *Journ. of the Marine Biol. Ass. U. K.*, 1970.—Vol. 50 — N 3. - P. 713—720.
- Sepers A. B. J. The utilisation of dissolved organic compound in aquatic environments // *Hydrobiologia*, 1977,— Vol. 52 — N 1.— P. 39—54.
- Schell D. N. Uptake and regeneration of free amino acids in marine waters of Southeast Alaska // *Limnology and Oceanography*, 1974.— Vol. 19.— N 2.— P. 260—270.
- Shick J. M. Effect of salinity and starvation on the uptake and utilization of dissolved glycine by *Aurelia aurita* polyps // *Biol. Bull.*, 1973.— Vol. 144.— N 1.— P. 172—179.
- Shick J. M. Uptake and utilisation of dissolved glycine by *Aurelia aurita* scyphistomas temperature effects on the uptake process; nutritional role of dissolved amino acids // *Biol. Bull., of the Marine Biol. Laboratory, Woods Hole.*, 1975.—Vol. 148.—N 1 — P. 117—140.
- Schlichter D. Ernährungsphysiologische ökologische Aspekte der Aufnahme in Meerwasser gelöster Aminosäuren durch *Anemonia sulcata* (Coelenterata, Anthozoa) // *Oecologia*, 1973 — Vol. 11.— N 4 — P. 315—350.
- Schlichter D. Die Bedeutung in Meerwasser gelöster Glucose für die Ernährung von *Anemonia sulcata* (Coelenterata: Anthozoa) // *Mar. Biol.*, 1975.— Vol. 29. - N 4 — P. 283—293.
- Schlichter D. The importance of dissolved organic compound in sea water for nutrition of *Anemonia sulcata* Pennant (Coelenterata) // *Proc. 9th Europ. mar. biol. symp., Univ. Press, Aberdeen.*, 1975 — P. 395—405.
- Schlichter D. Nutritional strategies of cnidarians: the absorption, translocation and utilisation of dissolved nutrients by *Heteroxenia fuscens* // *American Zoologist*, 1982 — Vol. 22 — N 3.— P. 659—671

- Sepers A. B.* The utilisation of dissolved organic compounds in aquatic environment // *Hydrobiologia*, 1977 — Vol. 52. — N 11. — P. 39–54.
- Snick J. M.* Temperature effects on uptake and on kinetics of uptake of dissolved glycine by *Aurelia aurita* polyps. Abstracts // *American zoologist*, 1974. — Vol. 14. — N 4. — P. 1249.
- Siebers D., Bulnheim H. P.* Salinity dependence, uptake kinetics and specificity of amino acid absorption across the body surface of the oligochaete annelid *Enchytraeus albidus* // *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 1977. — Vol. 29. — N 4. — P. 473–492
- Siebers D., Ehlers U.* Transintegumentary absorption of acidic amino acids in the oligochaete annelid *Enchytraeus albidus* // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1978 — Vol. 61A. — N 1. — P. 55–60.
- Siebers D.* Transintegumentary uptake of dissolved amino acids in the sea star *Asterias rubens*. A reassessment of its nutritional role with special reference to the significance of heterotrophic bacteria // *Marine Biol. Progr. Ser.*, 1979. — Vol. 1 — P. 169–177
- Siebers D.* Bacterial-invertebrate interactions in uptake of dissolved organic matter // *American Zoologist*, 1982 — Vol. 22. — N 3 — P. 723–733.
- Southward A. J., Southward E. C.* Uptake and incorporation of labelled glycine by pogonophores // *Nature*, 1968. — Vol. 218. — N 5144. — P. 875–876
- Southward A. J., Southward E. C.* Observation on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates. Experiments on three species of Pogonophora // *Sarsia*, 1970. — Vol. 45. — P. 69–90.
- Southward A. J., Southward E. C.* Observation on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates. II. Uptake by other animals living in the same habitat as pogonophores and some littoral Polychaeta // *Sarsia*, 1972. — Vol. 48. — P. 61–70.
- Southward A. J., Southward E. C.* Observation on the role of dissolved organic compounds in the nutrition of benthic invertebrates. III. Uptake in relation to organic content of the habitat // *Sarsia*, 1972. — Vol. 50. — P. 29–45.
- Southward A. J.* On the evolutionary significance of the mode of feeding of Pogonophora // *Zeit. Zool. Syst. Evol. Sonderheft.*, 1975. — P. 77–85.
- Southward A. J., Southward E. C., Brattegard T., Bakke T.* Further experiments on the value of dissolved organic matter as food for *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora) // *Joung. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1979 — Vol. 59. — N 1. — P. 133–148.
- Southward A. J., Southward E. C.* The significance of dissolved organic compounds in the nutrition of *Siboglinum ekmani* and other small species of Pogonophora // *Journ. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1980. — N 4. — P. 1005–1034.
- Southward A. J., Southward E. C.* Dissolved organic matter and the nutrition of the Pogonophora: A reassessment based on recent studies of their morphology and biology // *Kieler Meeresforsch. Sonderheft*, 1981 — N 5. — P. 445–453.
- Southward A. J., Southward E. C., Dando P. R., Rau G. H., Felbeck H., Flugel H.* Bacterial symbionts and low  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism // *Nature*, 1981. — Vol. 293 — N 5834 — P. 616–620.
- Southward A. J., Southward E. C.* The role of dissolved organic matter in the nutrition of deep-sea benthos // *American Zoologist.*, 1982. — Vol. 22. — N 3. — P. 647–659.
- Stephen A. M., Green E. J.* An investigation of the dissolved free amino acids and their relation to phytoplankton cell density in the Damariscotta river estuary, Maine // *Estuaries*, 1982. — Vol. 5. — N 1. — P. 63–73.
- Stephens G. C., Schinske R. A.* Uptake of amino acids by marine invertebrates // *Oceanogr.*, 1961. — N 2 — P. 175–181.
- Stephens G. C.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. I. Uptake of glucose by the solitary coral, *Fungia scutaria* // *Biol. Bull.*, 1962. — Vol. 123. — N 3. — P. 648–659.
- Stephens G. C., Kerr K. S.* Uptake of phenylalanine by *Tetrachymena pyriformis* // *Nature*, 1962. — Vol. 194. — N 4833 — P 1094–1095.

- Stephens G. C.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. III. Uptake of glycine by brackish water annelids // *Biol. Bull. of the Marine Biol. Laboratory, Woods Hole, 1964 - Vol. 126 - N 1 - P. 150-162.*
- Stephens G. C., Virkar R. A.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. IV. The influence of salinity on the uptake of amino acids by the brittle star, *Ophiactis arenosa* // *Biol. Bull., 1960 - Vol. 131 - N 1 - P. 172-185.*
- Stephens G. C.* Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms // *American Zoologist, 1968. - Vol. 8. - N 1. - P. 95-106.*
- Stephens G. C.* Amino acid accumulation and assimilation in marine organisms / Nitrogen metabolism and the environment. - *Acad. Press., London, 1972. - P. 155-184.*
- Stephens G. C.* Uptake of naturally occurring amines by marine annelids // *Biol. Bull., 1975. - Vol. 149 - N 2. - P. 397-407.*
- Stephens G. C., Volk M. J., Wright S. H., Backlund P. S.* Transepidermal transport of naturally occurring amino-acids in the sand dollar *Dendraster excentricus* // *Biol. Bull., 1978 - Vol. 154. - N 2, - P. 335-347.*
- Stephens G. C.* Recent progress in the study of «Die Ernährung der Wassertiere und der Staffhaushalt der Gewässer» // *American Zoologist, 1982. - Vol. 22. - N 3. - P. 611-621.*
- Stewart M. G., Bamford D. R.* Kinetics of alanine uptake by the gills of soft shelled clam, *Mya arenaria* // *Comp. Biochem. Physiol., 1975. - Vol. 52 A. - N 1 A - P. 67-74.*
- Stewart M. G., Bamford D. R.* The effect of environmental factors on the absorption of amino-acids by isolated gill tissue of the bivalve *Mya arenaria* // *Journ. Exp. Marine Biol., 1976. - Vol. 24 - N 2 - P. 205 -212.*
- Stewart M. G.* The uptake and utilization of dissolved amino acids by the bivalve *Mya arenaria* // *Twelfth European Marine Biology Symposium. Pergamon Press, Oxford, 1978. - P. 165-176.*
- Stewart M. G., Deen R. C.* Uptake and utilization of amino acids by the shipworm, *Bankia gouldii* // *Comp. Biochem. Physiol., 1980 - Vol. 66 B - N 4. - P. 443-450.*
- Stewart M. G., Gosling E., Dean R. C.* Skin digestion in bivalve molluscs and its relation to amino acid absorption from sea water // *Proceeding of the First Conference of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry. 27-31 august, 1979. Liege-Belgium, 1980. - Vol. 2. - P. 157-158.*
- Taylor A. G.* The direct uptake of amino acids and other small molecules from sea water by *Nereis virens* Sars // *Сотр. Biochem. Physiol., 1969 - Vol. 29 - N 1- P. 243-250.*
- Testerman J. K.* Accumulation of free fatty acids from sea water by marine invertebrates // *Biol. Bull., of Marine Biol. Lab. Woods Hole, Mass., 1972. - Vol. 142 - P. 160-177.*
- Turner R. D., Johnson A. C.* Biology of marine wood-boring molluscs // *Marine borers, fungi and fouling organisms of wood, 1971. - P. 259-301.*
- Virkar R. A.* Amino acids in the economy of sipunculid worm, *Golfingia gouldii* // *Biol. Bull., 1963. - Vol. 125. - P. 396-397.*
- Webb K. L., Johannes R. E.* Studies on the release of dissolved free amino acids by marine zooplankton // *Limnol. Oceanogr., 1967. - Vol. 12 - P. 367-382.*
- Webb K. L., Johannes R. E.* Do marine crustaceans release dissolved amino acids? // *Comp. Biochem. Physiol., 1969 - Vol. 29 - N 2, - P. 875-878.*
- Williams P. J. le B.* Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substrates // *Journ. of Marine Biol. Ass. U. K., 1970. - Vol. 50 - N 4, - P. 859- 870.*
- Williams P. J., Gray R. W.* Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea II Observation on responses of heterotrophic marine populations to abrupt increases in amino acid concentration // *Journ. Marine Biol. Ass. U. K., 1970 - Vol. 50. - N 4. - P. 871-881*

- Wong G. T. T., Oatts T. J. Dissolved organic matter and the dissipation of chlorine in estuarine water and sea water // *Water Res.*, 1984.— Vol. 18.— N 4 — P.501—504.
- Wright S. H., Johnson T. L., Crowe J. H. Transport of amino acids by isolated gills of the mussel *Mytilus californianus* Conrad // *Journ. Exp. Biol.*, 1975.— Vol. 62.- N 2 — P. 313—325.
- Wright S. H. Isolated gills as a system for the study of amino acid uptake by *Mytilus* // *American Zoologist*, 1976 — Vol. 16.— N 2.— P. 237.
- Wright S. H., Stephens G. C. Characteristics of influx and net flux of amino acids in *Mytilus californianus* // *Biol. Bull.*, 1977.—Vol. 152.—N 2.— P. 295-310.
- Wright S. H. , Stephens G. C. Removal of amino acids during a single passage of water across the gill marine mussels // *Journ. Exp. Zool.*, 1978.— Vol. 205 - N 3,— P. 337—351.
- Wright S. H., Becker S. A., Stephens G. C. Influence of temperature and unstirred layers on the kinetics of glycine transport in isolated gills of *Mytilus californianus* // *Journ. Exp. Zoo.*, 1980.— Vol. 214.— N 1.— P. 27-35.
- Wright S. H. A nutritional role for amino acid transport in filterfeeding marine invertebrates // *American Zoologist*, 1982.—Vol. 22.—N 3 — P. 621—635.
- Wright S. H., Southwell K. M., Stephens G. C. Autoradiographic analysis of amino acid uptake by the gill of *Mytilus* // *Journ. Comp. Physiol.*, 1984.— Vol. 154 B — N 3.— P. 249—256.

#### Summary

Original materials dealing with the uptake of *DOM* by euryhaline bivalviae in a wide salinity range are presented. The review of the obtained data as well as the data from literature allows to come to conclusion that the problem of non-intestinal uptake of *DOM* should be referred to marine hydrobiology and may be practically neglected by freshwater hydrobiology.