

**ОСОБЕННОСТИ ОСМОТИЧЕСКОЙ И ИОННОЙ
РЕГУЛЯЦИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ**

А. Ю. Комендантов, В. В. Хлебович, Н. В. Аладин

Исследования осморегуляторных способностей семи видов пресноводных, солоноватоводных и эвригалинных морских двустворчатых моллюсков показали, что, за исключением *Laternula limicola*, все изученные моллюски способны поддерживать гиперосмотичность внутренней среды при низких соленостях. Выявлена зависимость осморегуляторных способностей и соленостных толерантных диапазонов моллюсков от температуры и ионного состава среды. Показано, что при низких соленостях пресноводные моллюски поддерживают концентрацию иона Na в крови на более высоком, а при высоких соленостях — на более низком уровне, чем в среде.

Вопросам соленостной толерантности и осморегуляторным способностям моллюсков посвящено большое количество работ (Беляев, 1951, 1951а; Shamway, 1977; Shamway, Freeman, 1980; Nevert, 1980; Otto, Pierce, 1981; Little, 1981 и др.). Эксперименты в этих работах ставились при температурах среды обитания в момент сбора материала и составе солей, соответствующем океаническим водам. Однако температура и ионный состав среды обитания оказывают значительное воздействие на осморегуляторные способности гидробионтов, у которых способность к осморегуляции ярко выражена в пределах всего толерантного диапазона (Kinne, 1970, 1971; Dorgelo, 1976, 1981; Аладин, 1983). Данные о влиянии температуры и ионного состава среды обитания на осморегуляторные способности моллюсков, которые являются регуляторами лишь в узком диапазоне соленостей (Krogh, 1939; Potts, Parry, 1964; Хлебович, 1974), не известны. Целью настоящей работы было выяснение особенностей осмотической и ионной регуляции ряда видов двустворчатых моллюсков в зависимости от температуры и ионного состава среды.

Исследовали семь видов двустворчатых моллюсков: пресноводные *Anodonta piscinalis* Nilss., *A. subcircularis* Cless. и солоноватоводная *Dreissena polymorpha* Palass. из Куршского залива Балтийского моря, эвригалинные морские *Mya arenaria* L. и *Macoma balthica balthica* L. из Калининградского залива Балтийского моря, солоноватоводная *Corbicula japonica* Prime, и эвригалинные морские *Macoma balthica takahokoensis* Yamamoto et Habe и *Laternula limicola* Reeve из залива Посьета Японского моря. Моллюсков собирали в прибрежных водах: на Балтийском море — в июне — июле 1982 и августе 1983 г., на Японском море — в августе 1981 г., сентябре — октябре 1982 г. и в июле 1983 г.

Экспериментальные работы проводились на биологической станции Зоологического института АН СССР (пос. Рыбачий, Калининградская обл.). Моллюсков акклиматизировали в воде различной солености, температуры и состава солей в течение 7–12 дней в изотермических камерах. Соленостной акклиматизации предшествовала акклиматизация в течение того же срока к трем температурам: 2, 10, 25° С. Использовали воду с составом солей трех типов: океаническую, каспийскую и аральскую. В этом ряду последовательно увеличивается относительное содержание двухвалентных катионов и сульфат-ионов (Пахомова и др., 1964; Цурикова, 1964). Воду с океаническим составом солей из открытых районов северной части Атлантического океана получали в Клайпедском морском музее, с каспийским составом солей брали в открытых районах Южного Каспия с борта научно-исследовательского судна «Биолог», с аральским — в открытых районах Большого Арала с борта научно-исследовательского судна «Алма-Ата» и в районе острова Барсакельмес. Экспериментальные солености получали разведением исходной морской воды дистиллированной. В качестве пресной воды использовали воду Куршского залива минерализацией около 1‰. Она содержала, мг/л: Cl^- 336, Na^+ 329, Ca^{2+} 43, Mg^{2+} 16. Ее депрессия около $-0,06^\circ \text{C}$.

Концентрацию полученных сред контролировали фотометрически и определением температуры замерзания. Моллюсков содержали в трехлитровых сосудах с тонким слоем ежесменно сменяемой и аэрируемой воды соответствующей солености и температуры. Толерантность тестировали по способности организмов к фильтрации. Критерием гибели служило отсутствие смыкания створок при уколе иглой. Способность к фильтрации определяли визуально на качественном уровне по разомкнутости сифонов и наличию токов воды.

Пробы крови брали с помощью микропипетки из сердца живых, активно фильтрующих моллюсков, предварительно удаляя одну створку раковины или делая в ней треугольный пропил. Одну часть пробы крови брали в капилляр для криоскопических исследований, другую, после определения объема с помощью калиброванного капилляра, переносили в 5 мл дистиллированной воды для последующей пламенной фотометрии.

Осмолярность крови определяли на модифицированном микрокриоскопе (Аладин, 1979), концентрацию ионов натрия измеряли с помощью пламенного фотометра ПФМ-2. На каждую точку при определении осмолярности и концентрации ионов натрия во всех сериях опытов брали не менее пяти животных.

В первой серии опытов показатели осмолярности крови были определены у четырех видов моллюсков: *A. subcircularis*, *M. arenaria*, *C. japo-*

Таблица 1
Осмолярность крови *Anodonta subcircularis* при акклиматизации к воде различной солености при разных температурах

Соленость воды, ‰	Осмолярность воды, мОсМ	Осмолярность крови, мОсМ, при разных температурах, °С		
		+ 2	+ 10	+ 25
П/100*	0,4	Нет данных	24,30±4,54	21,60±4,70
П/20	1,9	То же	Нет данных	25,38±4,86
П/10	3,8	» »	То же	27,00±5,08
П/2	18,9	» »	» »	30,78±4,64
П	37,8	38,88±5,40	45,36±2,32	47,83±4,50
1	32,34	Нет данных	Нет данных	59,40±9,18
1,5	64,68	64,80±4,21	66,15±0,86	64,80±4,21
3	93,2	Нет данных	94,20±2,19	Нет данных
3,5	106,5	То же	104,76±6,00	111,09±4,88
4	124,2	123,12±3,24	124,20±4,76	Нет данных
4,5	139,7	Нет данных	140,40±4,75	То же
5	154,0	154,44±3,24	154,44±3,68	» »
5,5	175,5	Нет данных	170,10±9,31	» »
6	189,0	189,00±4,86	194,40±4,75	187,40±9,18
7	216,0	Нет данных	Гибель	222,30±6,63
8			Гибель	Гибель

* П — вода Куршского залива; П/100, П/20 и т. д. — ее разведения водой дистиллированной. Так, в среде П/100 присутствовала одна объемная часть куршской воды и 99 частей воды деионизированной.

nica и *L. limicola*, акклиматизированных в воде различной солености при температуре естественной среды обитания в момент отлова животных

($20 \pm 1,5^\circ\text{C}$). Полученные данные (рис. 1) показали способность всех исследованных пресноводных и солоноватоводных (за исключением *L. limicola*) моллюсков поддерживать гиперосмотичность внутренней среды при низких соленостях.

Во второй серии опытов осмолярность крови определяли у трех видов моллюсков *A. piscinalis*, *D. polymorpha* и *M. balthica*, акклиматизированных к воде различной солености при разных температурах. Данные табл. 1–3 свидетельствуют о повышении осмолярности внутренней среды с ростом температуры, а также демонстрируют тенденцию изменения границ соленостных толерантных диапазонов. При повышении

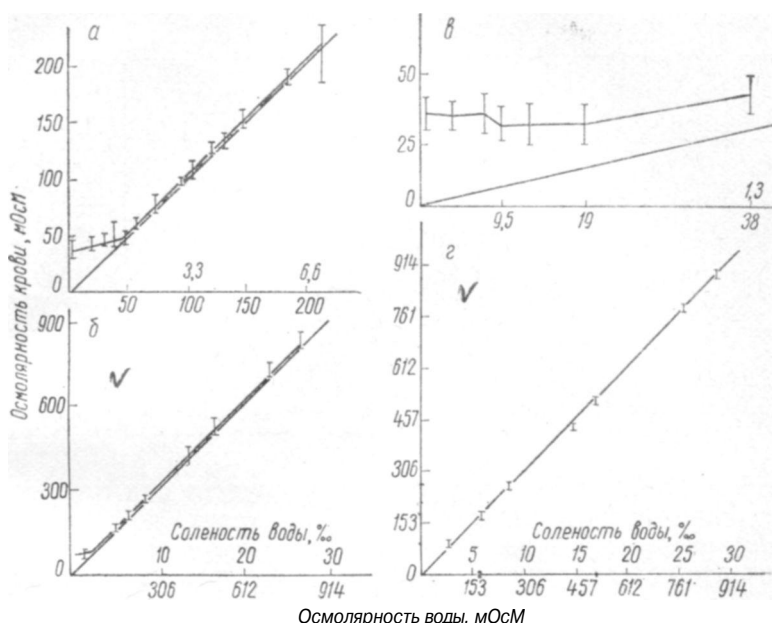


Рис. 1. Осмолярность крови у двусторчатых моллюсков при акклиматизации к воде различной солености (наклонная линия — линия изоосмотичности):
 а — *Anodonta piscinalis*; б — *Mya arenaria*; в — *Corbicula japonica*; г — *Laternula limicola*.

температуры до 25°C представители обоих подвидов *M. balthica* выживали в несколько более узком спектре солености, чем при 10°C (см. табл. 3). То же отмечено и для *D. polymorpha*. Напротив, *A. piscinalis* при 25°C выживала в средах с концентрацией 216 мОсМ, тогда как при $+10^\circ\text{C}$ — только в средах с концентрациями не более 189 мОсМ.

Повышение осмолярности крови моллюсков с ростом температуры, по-видимому, можно связать с увеличением скорости фильтрации. Гиперосмотичность внутренней среды многих низкоорганизованных пресноводных гидробионтов в значительной степени обеспечивается органическими и неорганическими ионами, поступающими в организм вместе с пищей (Беляев, 1950; Аладин, 1982; Potts, Parry, 1964). Так как количество поступающей пищи находится в прямой зависимости от температуры (Алимов, 1981), то можно предположить, что температура влияет на осморегуляторные способности моллюсков лишь опосредованно. Известно, что скорость фильтрации *D. polymorpha* возрастает в интервале температур от $+5$ до 30°C (Кондратьев, 1969). В этом же интервале температур нами зарегистрировано последовательное увеличение осмолярности крови (см. табл. 2). По-видимому, то же происходит и у двух исследованных подвидов *M. balthica* (см. табл. 3). Наобо-

рот, у *A. piscinalis* при температуре 25°С не отмечено максимальных значений осмолярности внутренней среды; показатели были даже несколько ниже, чем при +10°С (см. табл. 1). Этот факт свидетельствует о некотором угнетении скорости фильтрации у *A. piscinalis* при 25°С по

Осмолярность крови *Dreissena polymorpha* при акклимации к воде различной солености при разных температурах

Соленость воды, ‰	Осмолярность воды, мОсМ	Осмолярность крови, мОсМ, при разных температурах, °С		
		+ 2	+ 10	+ 22
П/100*	0,38	Нет данных	64,8±10,8	64,8±10,8
П/20	1,89	54,0±10,8	70,2±5,4	70,2±5,4
П/10	3,78	59,4±10,8	70,2±10,8	Нет данных
П/8	4,73	59,4±5,4	70,2±15,4	81,0±16,2
П/4	9,45	70,2±10,8	70,2±10,8	86,4±10,8
П/2	18,9	81,0±5,4	70,2±10,8	97,2±10,8
П	37,8	91,8±5,4	75,6±16,2	113,4±10,8
1	30,2	91,8±5,4	97,2±16,2	113,4±10,8
2	60,4	97,2±5,4	97,2±5,4	124,2±5,4
3	90,6	102,6±5,4	108,0±10,8	Гибель
4	120,8	108,0±27,0	118,8±5,4	Гибель

* П — вода Куршского залива; П/100, П/20 и т. д. — ее разведения водой дистиллированной. Так, в среде П/100 присутствовала одна объемная часть куршской воды и 99 частей воды деионизированной.

сравнению с 10°С. Следует отметить, что значение для гиперосмотической регуляции получаемых с пищей органических и неорганических ионов особенно велико в воде с крайне низкой минерализацией. По мере увеличения солености окружающей среды их роль в процессах осмо-регуляции, вероятно, снижается.

Обнаруженные зависимости осмотического давления крови от температуры наиболее заметны у *A. piscinalis* и *D. polymorpha*. Эти виды принадлежат к семействам, которые за долгий период эволюции в пресных водах прекрасно приспособились к жизни в низкоминерализованных средах.

У *M. balthica* зависимость осморегуляторных способностей от температуры выражена менее значительно (табл. 3). Однако два подвида этого вида также отличаются по своим реакциям на изменения солености при разных температурах: у представителей балтийского подвида *M. balthica balthica* толерантный диапазон смещен в сторону более низких соленостей, у подвида из Японского моря *M. b. takahakoensis* он заметно шире при всех рассматриваемых температурах. Так, при 10°С *M. b. balthica* выживали в средах соленостью от 2 до 31,29‰; *M. b. takahakoensis* — от 0,92 до 34,04‰; при 25°С *M. b. balthica* — от 4,23 до 20,42‰, *M. b. takahakoensis* — от 2,20 до 30,67‰. Заслуживает внимания также и тот факт, что в области низких соленостей у представителей балтийского подвида осмолярность крови значительно выше.

Отмеченные различия, очевидно, связаны с несходством условий обитания рассматриваемых подвида *M. balthica*. На Японском море эти моллюски обитают в эстуариях в условиях быстрых и значительных сдвигов солености. По нашим наблюдениям, при тихой погоде в устье р. Гладкой соленость воды испытывает незначительные колебания, связанные с приливо-отливными движениями моря. Во время тайфунов картина резко меняется. Обильные осадки вызывают резкое увеличение расхода воды. Зона смешения морских и пресных вод переносится

далеко в море. В самой эстуарии не только отсутствовал донный противоток соленой воды, но и вся водная толща от дна до поверхности была пресной и двигалась с большой скоростью в сторону моря. Такой режим сохраняется обычно в течение нескольких дней: например, в ав-

Таблица 3

Осмолярность крови *Macoma balthica* при акклимации к воде различной солености при разных температурах

Соленость воды, ‰	Осмолярность воды, мОсМ	Осмолярность крови, мОсМ, при разных температурах, °С		
		+ 2	+ 10	+ 25
<i>Macoma balthica balthica</i>				
0,92	27,00	90,02±5,40	Гибель	Гибель
2,02	59,40	106,22±5,40	116,10±34,56	То же
3,31	97,20	124,20±4,86	133,92±5,40	» »
4,23	124,20	153,36±5,18	164,16±11,34	178,20±5,40
5,15	151,20	177,12±9,18	192,24±5,94	201,96±3,78
6,25	183,60	197,64±4,86	206,28±5,40	210,60±4,86
8,27	243,00	262,98±4,05	268,38±5,94	Нет данных
11,22	329,40	336,42±6,48	345,60±4,86	349,92±6,48
12,70	372,60	379,62±8,10	387,72±8,64	Нет данных
16,74	491,40	489,78±6,48	498,96±10,26	507,60±4,86
18,03	529,20	532,98±8,64	548,64±4,23	561,60±5,94
20,42	599,40	601,02±10,26	614,52±5,94	622,08±2,43
25,00	733,70	747,90±10,26	759,24±7,56	Гибель
26,68	783,00	Нет данных	785,16±4,59	То же
31,28	918,00	Нет данных	921,78±7,56	» »
<i>M. balthica takahokoensis</i>				
0,92	27,00	29,32±4,88	47,25± 10,80	Гибель
2,20	64,80	65,70±4,25	72,90±3,10	82,98±4,79
3,13	91,80	93,15±5,80	94,50±3,10	103,68±5,02
4,23	124,20	Нет данных	Нет данных	136,80±4,63
5,34	156,60	153,90±3,10	164,70±5,94	170,10±5,94
11,04	324,00	324,00±2,88	324,00±8,23	330,30±6,62
21,70	637,00	636,61±3,26	652,50±8,59	657,10±6,62
26,99	792,00	796,12±5,67	788,40±4,75	792,72±5,62
30,67	900,00	900,45±4,28	895,50±5,57	900,45±29,21
34,04	999,00	993,60±4,07	999,00±5,06	Гибель

густе 1981 г. — 8 дней, в июле 1983 г. — более 10. За несколько суток до тайфуна наблюдалось повышение уровня воды в эстуарии и вторжение придонного «языка» соленой воды (17—20 ‰) на многие сотни метров вверх по течению реки. По литературным данным (Леонов, 1960), подобные явления возникают и в случае прохождения континентальных циклонов, которые характеризуются еще более высокой повторяемостью, чем тайфуны. Температурные условия в этих участках Японского моря также нестабильны. В зимний период температуры воды близки к нулю, а в летний достигают 25—30° С. На Балтийском море районы обитания *M. balthica* характеризуются более стабильными гидрологическими условиями: относительно постоянная соленость — 6—7 ‰, колебания температуры от +20° С летом до нуля зимой. Принимая во внимание тот факт, что представители обоих подвидов были предварительно акклимированы к одинаковой температуре и солености, обнаруженные различия можно объяснить дивергенцией по этому признаку. На возможность подобных явлений указывал Ю. Л. Шкорбатов (1950, 1953), описывая влияние условий среды на физиологические особенности близких форм пресноводных моллюсков.

Таким образом, полученные нами эколого-физиологические данные подтверждают справедливость разделения систематиками-морфологами

M. balthica на два подвида: *M. balthica takahokoensis* из Японского моря и *M. balthica balthica* из Балтийского.

В третьей серии опытов определяли концентрацию ионов натрия в крови у трех видов моллюсков: *A. piscinalis*, *C. japonica*, *L. limicola* в зависимости от солености внешней среды. Как видно из полученных данных (рис. 2), у *L. piscinalis* при низких соленостях, когда осмолярность внутренней среды выше, чем окружающей воды, концентрация ионов натрия также значительно больше. Однако по мере повышения концентрации окружающей среды концентрация ионов натрия становится ниже, чем в среде. Близкая картина наблюдается при акклимации *C. japonica*. При этом следует отметить, что более низкая концентрация иона натрия во внутренней среде по отношению к внешней выражена слабо и очень часто недостоверно. У представителей *L. limicola*

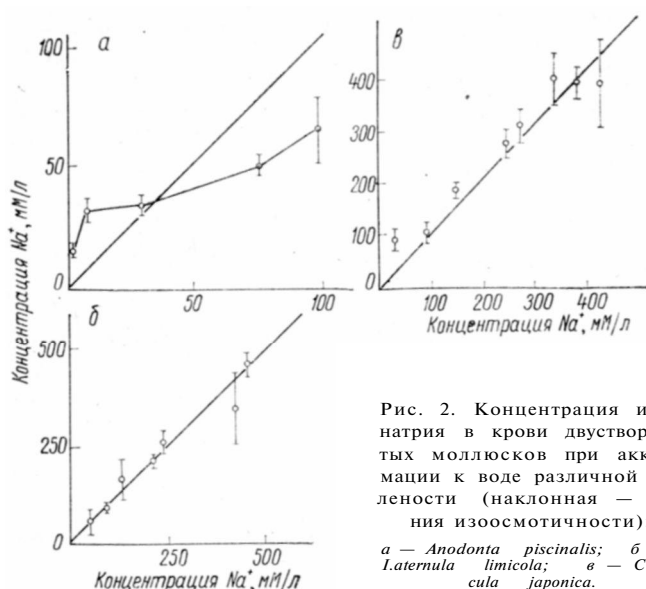


Рис. 2. Концентрация иона натрия в крови двустворчатых моллюсков при акклимации к воде различной солености (наклонная — линия изоосмотичности):

a — *Anodonta piscinalis*; *б* — *L. limicola*; *в* — *Corbicula japonica*.

в пределах всего толерантного диапазона наблюдается равенство концентраций иона натрия в крови и окружающей среде.

Подавляющее большинство авторов (Беляев, 1951, 1951а; Shamway, Freeman, 1980 и др.) приводит данные, которые хорошо согласуются с полученными нами на *L. limicola*. Однако лишь немногим исследователям (Potts, 1958; Henry, Mangum, 1980; Bedford, 1972) удалось зарегистрировать у пресноводных моллюсков более низкую концентрацию иона натрия в крови по отношению к внешней среде при повышении солености окружающей воды. По-видимому, способность поддерживать концентрацию ионов натрия во внутренней среде на более низком уровне, чем в окружающей воде, является вероятным условием при проникновении пресноводных моллюсков в осолоняемые водоемы.

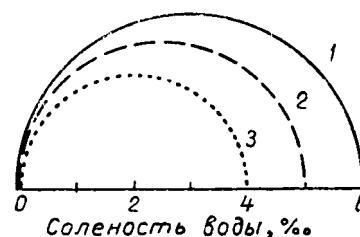
В четвертой, заключительной серии опытов выясняли влияние ионного состава воды на соленостные толерантные диапазоны трех видов моллюсков: *A. piscinalis*, *A. subcircularis*, *D. polymorpha*. Установлено (рис. 3), что верхние пределы соленостных толерантных диапазонов слабо зависят от состава солей, однако в воде с океаническим составом они минимальны, в каспийской воде занимают промежуточное положение, а в аральской — максимальны. Так, *D. polymorpha* в океанической воде выдерживала осолонение до 4‰, в каспийской — до 5‰, в аральской — до 6‰. Сходные данные по смещению верхних пределов толе-

рантных диапазонов в сторону более высоких соленостей были получены для *A. piscinalis* и *A. subcircularis*. Следует в то же время отметить, что эти различные верхние пределы имеют сходную хлорность — от 2,1 до 2,5‰ С1 (Пахомова и др., 1964; Цурикова, 1964). На совпадение по хлорности верхних пределов соленостных толерантных диапазонов в ряду океаническая вода — каспийская вода — аральская вода на примере различных гидробионтов указывали А. Ф. Карпевич (1958) и Н. В. Аладин (1982, 1983).

В заключение следует отметить, что важные эколого-физиологические характеристики гидробионтов — показатели осмотической и ионной регуляции — могут либо достаточно жестко определяться генотипически (как у подвидов *M. balthica*), либо особи могут иметь достаточно широкую норму реакции по данному признаку, и тогда он оказывается непосредственно зависящим от экологических факторов — температуры и солевого состава среды. Последнее обстоятельство, учиты-

Рис. 3. Схема смещения верхнего барьера критической солености у *D. polymorpha* в сторону более высоких концентраций в водах Каспийского и Аральского морей по сравнению с водой с океаническим составом солей:

1 — аральская вода; 2 — каспийская вода;
3 — океаническая вода.



вая обычную в природе нестабильность этих абиотических факторов, делает малоценными данные об осмотической концентрации и ионном составе внутренних сред организма, полученные в остром опыте. Для сравнительных эколого-физиологических исследований, очевидно, всегда необходимо проведение акклимации к определенной температуре и минерализации.

Зоологический институт АН СССР

Поступила в редакцию
11 мая 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Аладин Н. В. Морфо-физиологические адаптации морских ветвистоусых ракообразных: Автореф. канд. дис. Л., 1979, 23 с.
- Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. Сообщ. 1—3. — Зоол. журнал, 1982, 61, вып. 3, с. 341—351; вып. 4, с. 507—514; вып. 6, с. 851—860.
- Аладин Н. В. О смещении барьера критической солености в Каспийском и Аральском морях на примере жаброногих и ракушковых ракообразных. — Зоол. журнал, 1983, 62, вып. 5, с. 689—694.
- Аладин Н. В. Влияние температуры на осморегуляторные способности жаброногих и ракушковых ракообразных. — Зоол. журнал, 1984, 63, вып. 8, с. 1158—1163.
- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981, 248 с.
- Беляев Г. М. Осморегуляторные способности низших ракообразных материковых водоемов. — Тр. Всесоюзного гидробиол. о-ва, 1950, т. 2, с. 194—213.
- Беляев Г. М. Осмотическое давление полостной жидкости водных беспозвоночных в водоемах различной солености. — Тр. Всесоюзного гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 92—139.
- Беляев Г. М. Осмотическое давление полостной жидкости у беспозвоночных дальневосточных морей. — ДАН СССР, 1951а, 80, № 1, с. 121—124.
- Карпевич А. Ф. Выживание, размножение и дыхание мизиды *Paramysis kovalevskiyi* (*Paramysis lacustris kovalevskiyi* Czern.) в водах солоноватых водоемов СССР. — Зоол. журнал, 1958, 37, вып. 8, с. 1121—1135.
- Кондратьев Г. П. Влияние температуры на фильтрацию пресноводных ракушек. — НДВШ, Биол. науки, 1963, № 3, с. 17—20.
- Леонов А. К. Региональная океанография. Часть I. Л., 1960, с. 298—328.
- Пахомова А. С., Косарев А. Н., Спидченко А. Н., Лебедева Г. Н. Океанологические таблицы для Каспийского моря. — В кн.: Океанологические таблицы. М.: Гидрометеиздат, 1964, с. 11—88.

- Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, 1974, 235 с.
- Цурикова А. П. Океанологические таблицы для Аральского моря. — В кн.: Океанологические таблицы. М.: Гидрометеиздат, 1964, с. 89—103.
- Шкорбатов Ю. Л. Влияние условий среды на физиологические особенности близких форм пресноводных моллюсков. — ДАН СССР, 1950, 70, № 6, с. 1061—1063.
- Шкорбатов Ю. Л. Эколого-физиологические особенности и условия существования близких форм пресноводных животных. — Зоол. журнал, 1953, 32, вып. 5, с. 793—803.
- Bedford J. J. Osmoregulation in *Melanopsis trifasciata*. II. The osmotic pressure and the principal ions of the hemocoelic fluid. — *Physiological zoology*, 1972, 45, № 3, p. 261—269.
- Dorgelo J. Salt tolerance in Crustacea and the influence of temperature upon it. — *Biol. Rev.*, 1976, 51, p. 255—290.
- Dorgelo J. Blood osmoregulation and temperature in crustaceans. — *Hydrobiologia*, 1981, 81/82, p. 113—130.
- Henry R. P., Mangum C. P. Salt and water balance in the oligohaline clam *Rangia cuneata*. 1. Anisoosmotic extracellular regulation. — *J. Exp. Zool.*, 1980, 211, № 1, p. 1—10.
- Hevert F. Salzbilanz und Ultrafiltration bei der Auster *Crassostrea gigas*. — *Vern. Dtsch. Zool. Ges. 73 Jjahresversamml.*, Berlin, 26—31 Mai, 1980. Stuttgart N.Y., 1980, p. 304.
- Little C. Osmoregulation and excretion in prosobranch gastropods. Part 1: Physiology and biochemistry. — *J. Mollusc. Stud.*, 1981, 47, № 3, p. 221—247.
- Krogh A. Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge: Univ. Press., 1939, 242 p.
- Otto J., Pierce S. K. An interaction of extra- and intracellular osmoregulatory mechanisms in the bivalve mollusc *Rangia cuneata*. — *Mar. Biol.*, 1981, 61, № 2—3, p. 193—198.
- Potts W. T. W. The inorganic composition and amino acid composition of some lamellibranch muscles. — *J. Exp. Biol.*, 1958, 35, № 4, p. 749—764.
- Potts W. T. W., Parry G. Osmotic and ionic regulation in animals. Oxford — London: Pergamon Press, 1964, 423 p.
- Shamway S. E. Effect of salinity fluctuation on the osmotic pressure and Na^+ , Ca^{+2} and Mg^{+2} ion concentration in the hemolymph of bivalve molluscs. — *Mar. Biol.*, 1977, 41, № 2, p. 153—177.
- Shamway S. E., Freeman F. H. Osmotic regulation and respiration in a marine pulmonate mollusc. — *J. Malacol. Soc. Austral.*, 1980, 4, № 4, p. 260—261.