

27. Skorkowski E. F. Mitochondrial malic enzyme from crustacean and fish muscle / E. F. Skorkowski // Comp. Biochem. Physiol. – 1988. – Vol. 90 B. – P. 19–24.
28. Characterization of a hypoxia-inducible factor (HIF-1) from rainbow trout: Accumulation of protein occurs at normal venous oxygen tension / A. J. Soitamo, C. M. I. Raabergh, M. Gassmann [et al.] // J. Biol. Chem. – 2001. – Vol. 276. – P. 19699–19705.
29. No amplifications of hypoxia-inducible factor-1alpha gene in invasive breast cancer: a tissue microarray study / M. M. Vleugel, R. Bos, H. Buerger [et al.] // Cell. Oncol. – 2004. – Vol. 26. – P. 347–351.
30. Wu R.S.S. Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses / R.S.S. Wu // Mar. Pollut. Bull. – 2002. – Vol. 45, № 1-12. – P. 35–45.

*O. A. Soldatov, T. I. Andreyenko, I. V. Golovina*

Інститут біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України

#### АДАПТАТИВНА РЕОРГАНІЗАЦІЯ ТКАНИННОГО МЕТАБОЛІЗМУ У МОЛЮСКІВ, ТОЛЕРАНТНИХ ДО ЗОВНІШНЬОЇ ГІПОКСІЇ

В умовах кисневого оптимуму в організмі толерантного до гіпоксії моллюска *Anadara inaequalis* Вт. зберігаються анаеробні процеси. Відбувається активне використання вуглеводних субстратів. Тканини мають значні активності МДГ і ЛДГ при зниженому вмісті глюкози і високому рівні лактату. Адаптація до зовнішньої аноксії супроводжується зростанням значень індексу МДГ/ЛДГ – у 2-4 рази, що зв'язано з пропорційним зниженням активності лактатдегідрогенази. Це виключає зростання токсичного лактату у тканинах і відбиває факт перемикання на альтернативні метаболічні стратегії.

*Ключові слова: моллюски, гіпоксія, тканини, метаболізм*

*A. A. Soldatov, T. I. Andreyenko, I. V. Golovina*

The A. O. Kovalevsky Institute of the Southern Seas NAS of Ukraine

#### TISSUE METABOLISM ADAPTIVE REORGANIZATION IN MOLLUSKS TOLERANT TO OUTER HYPOXIA

Under oxygen optimum there are anaerobic processes in the organism of tolerant to hypoxia mollusk *Anadara inaequalis*. Active use of hydrocarbons takes place. The tissues are characterized with high MDG and LDG activities under low glucose level and high lactated level. Adaptation to outer anoxia leads to MDG/LDG index growth by 2-4 times and proportional decrease in LDG activity. It prevents toxic lactate accumulation and testifies to alternative metabolic strategies turn.

*Key words: mollusks, hypoxia, tissues, metabolism*

УДК 594

М. О. СОН<sup>1</sup>, А. А. ПРОКИН<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Одесский филиал Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины  
ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65011, Украина

<sup>2</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
п. Борок, Некоузский район, Ярославская область, 152742, Россия

### **О КАСПИЙСКОЙ ЛУНКЕ *THEODOXUS PALLASI* И АСТРАХАНСКОЙ ЛУНКЕ *THEODOXUS ASTRACHANICUS* В БАССЕЙНЕ АЗОВСКОГО МОРЯ**

Отмечена массовая экспансия *Theodoxus astrachanicus* в Волго-Донский канал, Береславское, Варваровское, Карповское и Цимлянское водохранилища, Нижний Дон, устье Маныча и дельту Дона. Для его местообитаний характерен узкий диапазон минерализации (112–655 мг/дм<sup>3</sup>) в отличие от *Th. pallasi*, населяющего в Азовском море и ассоциированных с ним водоемах

участки с соленостью 9-12‰. Для дифференциации этих видов помимо геометрических характеристик роста раковины, приведенных при описании *Th. astrachanicus*, возможно использование ряда других морфологических признаков, среди которых наиболее четким является форма и окраска крышечки.

*Ключевые слова:* *Theodoxus pallasii*, *Theodoxus astrachanicus*, понто-каспийский бассейн, чужеродные виды, Дон, Азовское море

Распространение и систематика видов рода *Theodoxus* Monfort, 1810 в Понто-Каспийском бассейне является одним из наиболее интересных и проблемных моментов в изучении понто-каспийской фауны. Несмотря на то, что систематика и биогеография этой группы в последнее время активно изучается с применением различных методик и подходов [1–6], очень многие вопросы до сих пор остаются открытыми. Мало изученными остаются лунки рек бассейна Каспийского моря (за исключением Волги), Кавказа и Закавказья, Черноморского побережья Турции, малых бассейнов Западного Причерноморья и ряда других регионов. Довольно слабо изучена экология (и даже распространение) для речных и практически не изучена она для морских популяций.

Несмотря на принятую в отечественной литературе традицию при рассмотрении понто-каспийских беспозвоночных включать в определители по пресноводной фауне все виды группы независимо от их соленостной толерантности, морские виды и подвиды лунок (*Theodoxus pallasii* (Lindholm, 1924), *Theodoxus schultzei* (Grimm, 1877), *Theodoxus fluviatilis littoralis* (Linnaeus, 1789) и др.) не были включены ни в один из определителей по фауне бывшего СССР, опубликованных в последние годы. В связи с этим в ряде работ последних лет близкие по характеру окраски пресноводный вид *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994 и морской *Th. pallasii* не различались, что вызвало ряд указаний *Th. astrachanicus* из морских местообитаний и *Th. pallasii* из водохранилищ Волги [7–9]. В данной работе мы приводим замечания по дифференциации этих видов и сведения об их распространении в бассейне Азовского моря.

#### **Материал и методы исследований**

Материалом для настоящей работы послужили сборы авторов в Азовском море и лиманах Северо-западного Приазовья (2004–2010 г.г.); Восточном Сиваше (2010 г.), бассейне Нижнего Дона, водных объектах Волго-Донского канала и Нижней Волге (2011 г.). Все отобранные экземпляры *Th. astrachanicus* и *Th. pallasii* были зафиксированы 96%-ным этиловым спиртом и хранятся в коллекции Одесского филиала Института биологии южных морей.

#### **Результаты исследований и их обсуждение**

Каспийская лунка *Th. pallasii* среди видов понто-каспийского комплекса является классическим примером стеногалинного мезогалинного вида [10–11]. Этот вид распространен в Азовском и Каспийском морях и прилегающих прибрежных водоемах, в остаточных водоемах на месте бывшего Аральского моря и солоноватоводных озерах Приаралья [12–15]. В 1960 г. М. Я. Кирпиченко и С. М. Ляховым [16] было отмечено вселение в Нижнюю Волгу и Волгоградское водохранилище лунки, определенной ими как *Th. pallasii*. В настоящее время данная экспансия продолжается и достигла верхних участков Саратовского водохранилища [17–18]. Специальное рассмотрение пресноводного „*Th. pallasii*“ показало, что речь идет об отдельном виде, *Th. astrachanicus*, населяющем в самом Каспийском море пресноводные участки авандельты [19].

В ходе исследований Нижнего Дона и водной системы Волго-Донского канала (нижней части т. н. Северного инвазионного коридора [20–21]) нами была отмечена массовая экспансия *Th. astrachanicus* в Волго-Донский канал, Береславское, Варваровское, Карповское и Цимлянское водохранилища, Нижний Дон, устье Маныча и дельту Дона. Вид был отмечен исключительно на твердом субстрате – камнях, тростниковой растительности, гранитной отсыпке, гидротехнических сооружениях и т. д.

Крайне любопытным является полное вытеснение этим видом автохтонного *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758). Граница между современным расселением этих видов по течению

Дона проходит между верхним участком Цимлянского водохранилища (где обитает *Th. astrachanicus*) и акваторией порта Калач–на–Дону, откуда начинается распространение *Th. fluviatilis*. Нижняя граница распространения *Th. astrachanicus* в бассейне Дона идет по краю дельты – на участках взморья в Таганрогском заливе, где минерализация воды возрастает до 1,33 г/дм<sup>3</sup>, вид исчезает. Во всех отмеченных нами местообитаниях минерализация воды колебалась в очень узком диапазоне (112–655 мг/дм<sup>3</sup>) и по всей видимости *Th.–astrachanicus* (или, по крайней мере, его инвазионная популяция) является стеногалинным пресноводным видом.

Каспийская лунка *Th.–pallasi* – постоянный элемент танатоценозов Азовского моря и прилегающих лиманов, но живые моллюски попадают в настоящее время в небольшом количестве местообитаний с соленостью 9–12‰, – в первую очередь, в закрытых и полуоткрытых водоемах, таких как Утлюкский лиман, Сиваш и т. д. В открытом море вид также отмечен в верхней сублиторали мыса Казантип (север Керченского полуострова) [22]. Во всех местообитаниях *Th. pallasi* населяет твердые субстраты – камни или заросли макрофитов (в первую очередь, морских трав). По нашему мнению, ограниченное число известных его местообитаний связано не с экологией вида, а с доступностью пригодных местообитаний для наблюдения. Биотоп подводных лугов морских трав, массово заселенный этим видом в Утлюкском лимане и Сиваше, широко представлен в верхней сублиторали Азовского моря, но в связи со специфическим режимом ветров и штормовых нагонов на большинстве участков аккумулятивных берегов отделен от берега широкой (иногда, тянущейся сотни метров) полосой прибойной зоны заносимой подвижной ракушкой. В связи с этим *Th. pallasi*, как правило, не фиксируется в открытом море в ходе береговых экспедиций, а исследования украинской части Азовского моря с помощью научно-исследовательских судов и легководолазного снаряжения в настоящее время не проводятся.

Вышеуказанные виды имеют ряд морфологических различий. Помимо геометрических характеристик роста раковины при описании *Th. astrachanicus* был приведен признак, хорошо дифференцирующий его от каспийского *Th. pallasi*, – характерное поднятие последнего оборота возле шва (с резкими линиями нарастания). На изображениях голотипа [19, рис. 1] видно как этот элемент раковины формирует вместе с относительно невысоким завитком плавное возвышение. Рассмотренные в оригинальном описании экземпляры из типовой серии *Th. astrachanicus* из дельты Волги представлены относительно мелкими раковинами (до 7 мм) – у большинства взрослых моллюсков, собранных нами в Нижней Волге, бассейне Дона и системе водоемов Волго-Донского канала, размеры были крупнее (до 9,5 см); при этом завиток был более выражен, но вместе с вышеуказанным пришовным валиком разъеден коррозией. В любом случае, по этим признакам *Th. astrachanicus* хорошо отличается от каспийских и азовских *Th. pallasi* с гладкой раковиной без возвышающегося завитка. Вместе с тем для ряда аральских форм *Th. pallasi* (нуждающихся, впрочем, в таксономической ревизии и, возможно, представляющих собой отдельные виды) характерен высокий острый завиток [12].

Другим элементом раковины, хорошо разделяющим эти два вида, является крышечка. У *Th. pallasi* – широкая полукруглая крышечка со скругленными уголками, слегка заходящая под коллумелярную площадку и плотно прилегающая мягким и гибким конхиолиновым пояском к внутренней стороне последнего оборота (вероятно такой уровень герметизации является адаптацией при резких изменениях солености). Отросток крышечки широкий, скругленный, прижатый к плоскости крышечки и практически не выходящий за ее плоскость при расположении ее плоскости перпендикулярно взгляду (как и у другого морского каспийского вида *Th. schultzei* [23]). Общая окраска крышечки светлая (с желтоватым отливом), иногда со слабо заметным красноватым окаймлением конхиолинового пояса. Относительная ширина крышечки *Th. astrachanicus* значительно меньше, вследствие чего ее углы заужены. Отросток крышечки длинный узкий (шиловидный), отходящий вбок от плоскости крышечки почти под прямым углом. Плоскость крышечки слегка приподнята по направлению к основанию отростка. Окраска крышечки темно-роговая с насыщенным красным отливом (в том числе в ее известковой части).

В оригинальном описании *Th. astrachanicus* практически не уделяется внимания различиям в окраске между ним и *Th. pallasi* – приведенные для сравнения изображения [19, рис. 1] выполнены как контурные рисунки и довольно малоинформативны. У обоих видов характер окраски представлен темными зигзагообразными полосами на светлом фоне, но если для *Th. astrachanicus* характерны именно относительно тонкие линии как на штриховом рисунке, то у *Th. pallasi* – это широкие полосы со значительно превышающими их по ширине промежутками.

1. *Анистратенко О. Ю.* Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово-Черноморского бассейна / О. Ю. Анистратенко, Я. И. Старобогатов, В. В. Анистратенко // Вестник зоологии. – 1999. – Т. 33, № 3. – С. 11–19.
2. *Bunje P. M. E.* Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae) / P. M. E. Bunje // Molecular Ecology. – 2005. – Vol. 14. – P. 4323–4340.
3. *Bunje P. M. E.* Fluvial range expansion, allopatry, and parallel evolution in a Danubian snail lineage (Neritidae: *Theodoxus*) / P. M. E. Bunje // Biological J. Linnean Society. – 2007. – Vol. 90. – P. 603–617.
4. *Bunje P. M. E.* Lineage divergence of a freshwater snail clade associated with post-Tethys marine basin development / P. M. E. Bunje, D. R. Lindberg // Molecular Phylogenetics Evolution. – 2007. – Vol. 42. – P. 373–378.
5. *Sereda S. V.* Diversification of the genus *Theodoxus* (Neritidae) in the Black Sea Basin / S. V. Sereda, Ch. Albrecht, V. V. Anistratenko, Th. Wilke // World Congress of Malacology, Antwerp, Belgium, 15–20 July 2007. – Antwerp, 2007. – P. 203–204.
6. *Sereda S. V.* Was there an ancient lake in the Arax Valley (Armenia)? – Evidence from a phylogeographical analysis of *Theodoxus* spp. (Gastropoda: Neritidae) / S. V. Sereda, C. Albrecht, B. Gabrielyan, T. Hauffe, Th. Wilke // International Symposium Speciation in Ancient Lakes, SIAL 5: abstr. – Ohrid, 2009. – P. 103–104.
7. *Халиман И. А.* Моллюски Северо-западной части Азовского моря: фауна, особенности распространения и экологии / И. А. Халиман, В. В. Анистратенко, О. Ю. Анистратенко // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 5. – С. 397–407.
8. *Антоновський О. Г.* Порівняльна характеристика молюсків прісних та солоних водойм Північного Приазов'я / О. Г. Антоновський, О. В. Дегтяренко // Актуальні питання біології, екології та хімії. – 2009. – Т. 1, № 2. – С. 33–45.
9. *Тарасова Ю. В.* Моллюски роду *Theodoxus* (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia: Neritidae) України: автореф. дис. на здобуття ступеня канд. біол. наук. Спеціальність “Зоологія” / Ю. В. Тарасова. – Київ, 2010. – 21 с.
10. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / Ф. Д. Мордухай-Болтовской. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 288 с.
11. *Виноградов А. К.* Токсичность высокоминерализованных стоков для морских гидробионтов / А. К. Виноградов. – Киев: Наукова думка, 1986. – 159 с.
12. *Жадин В. И.* Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с.
13. *Анистратенко О. Ю.* Новые данные о фауне брюхоногих моллюсков Молочного лимана и прилегающей части Азовского моря / О. Ю. Анистратенко, Д. П. Литвиненко, В. В. Анистратенко // Экология моря. – 2000. – № 50. – С. 45–48.
14. *Увалиева К. К.* Важнейшие результаты систематико-экологических исследований по моллюскам аридной зоны Казахстана / К. К. Увалиева // Вісн. Житомир. держ. ун-ту ім. І. Франка. – 2002. – № 10. – С. 130–132.
15. *Аладин Н. В.* Современная фауна остаточных водоемов, образовавшихся на месте бывшего аральского моря / Н. В. Аладин, И. С. Плотников // Труды Зоологического института РАН. – 2008. – Т. 312, № 1/2. – С. 145–154.
16. *Кирпиченко М. Я.* О проникновении *Theodoxus pallasi* Lindh. (Mollusca Gastropoda) в Нижнюю Волгу / М. Я. Кирпиченко, С. М. Ляхов // Материалы по биологии и гидробиологии Волжских водохранилищ. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 17–18.
17. *Антонов П. И.* Биоинвазийные организмы в водоемах Средней Волги / П. И. Антонов // Самарская лука. – 2008. – Т. 17, № 3. – С. 500–517.
18. *Зинченко Т. Д.* Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища / Т. Д. Зинченко, Е. М. Курина // Российский журнал биологических инвазий. – 2011. – № 2. – С. 74–85.

19. Старобогатов Я. И. Новые данные о моллюсках и высших ракообразных дельты Волги / Я. И. Старобогатов, В. А. Фильчаков, Л. А. Антонова, В. В. Пирогов // Вестник зоологии. – 1994. – № 4–5. – С. 8–12.
20. Vaate Bij de A. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe / Bij de A. Vaate, K. Jazdzewski, H. A. M. Ketelaars [et. al ] // Canadian J. Fisheries Aquatic Sciences. – 2002. – Vol. 59. – P. 1159–1174.
21. Panov V. E. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators / V. E. Panov, B. Alexandrov, K. Arbačiauskas [et. al] // Integrated Environmental Assessment and Management. – 2009. – Vol. 5, № 1. – P. 110–126.
22. Макаров М. В. Таксоцэн Mollusca в епіфитоне макрофітов побережжя Казантипа (Крым, Азовське море) / М. В. Макаров // Біорізноманітність і стійке розвиток: Тезиси доповідей Міжнародної науково-практичної конференції. (19–22 мая 2010 г., г. Симферополь). – Симферополь, 2010. – С. 84–85.
23. Zettler M. L. Redescription of *Theodoxus schultzi* (Grimm, 1877), an endemic neritid gastropod of the Caspian Sea / M. L. Zettler // J. Conchology. – 2007. – Vol. 39. – P. 245–252.

М. О. Сон<sup>1</sup>, А. А. Прокін<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Одеська філія Інституту біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України

<sup>2</sup>Інститут біології внутрішніх вод РАН

#### ПРО КАСПІЙСКУ ЛУНКУ *THEODOXUS PALLASI* І АСТРАХАНСКУ ЛУНКУ *THEODOXUS* В БАСЕЙНІ АЗОВСЬКОГО МОРЯ

Відмічена масова експансія *Theodoxus astrachanicus* у Волго-Донський канал, Береславське, Варварівське, Карпівське і Цимлянське водосховища, Нижній Дон, гирло Манича і дельту Дона. Для місць його мешкання характерний вузький діапазон мінералізації (112–655 мг/дм<sup>3</sup>), на відміну від *Th. pallasi*, що населяє в Азовському морі і асоційованих з ним водоймах ділянки з солоністю 9–12‰. Для диференціації цих видів, окрім геометричних характеристик росту черепашки, наведених у описі *Th. astrachanicus*, можливе використання низки інших морфологічних ознак, серед яких найбільш чіткою є форма і забарвлення кришечки.

*Ключові слова:* *Theodoxus pallasi*, *Theodoxus astrachanicus*, понто-каспійський басейн, чужорідні види, Дон, Азовське море

М. О. Сон<sup>1</sup>, А. А. Prokin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Odessa Branch A. O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas NAS of Ukraine

<sup>2</sup>I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

#### ON CASPIAN *THEODOXUS PALLASI* AND ASTRACHAN *THEODOXUS ASTRACHANICUS* IN THE BASIN OF THE SEA OF AZOV

*Theodoxus astrachanicus* mass expansion of the Volga-Don Canal, Bereslavskoye, Varvarovskoye, Karpovskoye, and Tsymlyanskoye reservoirs, to the Lower Don and mouth of the Manych and Don Delta has been registered. Its habitats are characterized with narrow range of mineralization (112–655 mgs/of dm<sup>3</sup>) in comparison to *Th. pallasi* in the Sea of Azov with salinity 9–12‰. To differentiate these species not only shell geometric indices described in *Th. astrachanicus* can be used. It is also possible to use other morphological characteristics, the form and colouring of operculum are the clearest ones.

*Key words:* *Theodoxus pallasi*, *Theodoxus astrachanicus*, Ponto-Caspian, alien species, Don, Sea of Azov