



УДК 577.121:574.2:594(262.5)

И. В. Головина, канд. биол. наук., ст. н. с.

ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, РФ

ОСОБЕННОСТИ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА В ТКАНЯХ ЧЕРНОМОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ РАЗНОЙ ПОДВИЖНОСТИ В НОРМЕ И ПРИ ПАТОЛОГИИ

Одним из важнейших показателей метаболизма у моллюсков является активность ферментов энергетического обмена – лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) и малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37), неизменно участвующих в адаптационных перестройках. Целью работы было сравнение активности ферментов энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков с различными эколого-физиологическими особенностями. Объектами исследования служили половозрелые особи *Mytilus galloprovincialis*, *Flexopecten glaber ponticus*, *Anadara kagoshimensis* и *Rapana venosa* в нерестовый период. Длина раковины мидии составляла 50–55, анадары – 25–33, рапаны – 50–80, флексопектена – 35–54 мм. Активность ферментов измеряли спектрофотометрически (при 340 нм и 25 °С) по скорости окисления НАД-Н в цитоплазме тканей. Максимальная активность ЛДГ и МДГ у мидии, анадары и рапаны установлена в мышечной ткани, минимальная – в гепатопанкреасе. Уровень активности МДГ в ноге, аддукторе, жабрах и гепатопанкреасе моллюсков-фильтраторов мидии и анадары достоверно выше, чем ЛДГ. Наибольшей активностью МДГ характеризовались ткани устойчивой к гипоксии анадары. Активность ЛДГ и МДГ в однотипных тканях хищного моллюска рапаны существенно не различалась. Показано, что активность ЛДГ в гепатопанкреасе, жабрах и мышечной ткани пропорциональна подвижности вида и увеличивается в ряду мидия–анадара–рапана. У *F. glaber ponticus*, собранного в зоне сброса воды с рисовых чеков и пораженного перфораторами, тканевая специфика активности ЛДГ и МДГ была нарушена, уровень активности ферментов понижен и не соответствовал естественной подвижности вида. Обсуждено состояние здоровья черноморского гребешка, находящегося под угрозой исчезновения в дикой природе.

Ключевые слова: лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа, *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara kagoshimensis*, *Flexopecten glaber ponticus*, *Rapana venosa*, биомаркеры, патология моллюсков, Чёрное море

Моллюски играют важную роль в черноморской экосистеме как составляющие трофических цепей, естественные очистители воды; их раковинный материал служит основой баланса наносов береговой зоны. В целом они отражают состояние «здоровья» водоёма, компоненты которого взаимосвязаны [20, 21, 29]. Флуктуация климатических и антропогенных факторов влияет на численность и биомассу моллюсков, разнообразие нативных и случайно занесённых экзотических видов [7, 8, 25, 27]. При этом следует подчеркнуть, что гораздо чаще привлекают внимание исследователей мидия *Mytilus galloprovincialis*, вселенцы анадара *Anadara kagoshimensis* (ранее *A. cornea/inaequivalvis*) и рапана

Rapana venosa, чем черноморский гребешок *Flexopecten glaber ponticus* [6, 13, 19].

Диагностика состояния гидробионтов в норме и после воздействия негативных факторов успешно осуществляется с помощью биохимических биомаркёров [10, 12, 14]. Определение активности ферментов основных путей окисления углеводов в тканях черноморских рыб разной подвижности дало возможность проследить некоторые механизмы их адаптации к меняющимся условиям среды в различные периоды годового цикла [26].

Одним из важнейших показателей обмена веществ у моллюсков является уровень активности

ферментов энергетического обмена лактат- и малатдегидрогеназы, неизменно участвующих в адаптационных перестройках [6, 24].

Целью настоящей работы было установить особенности активности ферментов энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков разной подвижности в нерестовый период.

Материал и методы. Изучали половозрелых особей мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae), гребешка *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889) (Bivalvia: Pectinidae), анадары *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Bivalvia: Arcidae) и рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) в нерестовый период.

Мидия и анадара сняты с мидийных коллекторов на глубине 3 м в бухте Стрелецкая (Севастополь), рапана – с грунта Карантинной бухты на глубине 3 – 4 м (Севастополь), черноморский гребешок собран в акватории заповедно-охотничьего хозяйства Лебяжьей о-ва на глубине 5 м (северный Крым, Каркинитский залив) в 2009 г. Мидия собрана в мае во время весеннего пика размножения. Нерест анадары, рапаны и гребешка приурочен к более высоким летним температурам, эти виды собраны в июле – августе. Состояние гонад моллюсков соответствовало 4 – 5 стадии зрелости. Длина раковины мидии 50–55, анадары – 25 – 33, рапаны – 50 – 80, флексопектена – 35 – 54 мм.

Препарирование тканей, гомогенизацию и центрифугирование проводили при температуре $0 \pm 4^\circ\text{C}$. Активность ферментов определяли в цитоплазме ткани ноги, мускула-замыкателя (аддуктора), жабр и гепатопанкреаса, используя в качестве среды выделения 0.2 М Трис-HCl буфер, pH 7.5 [15]. Активность малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27) измеряли спектрофотометрически при длине волны 340 нм по скорости окисления НАД-Н в кварцевой кювете объемом 3 мл при стандартной температуре инкубации 25°C . Содержание белка определяли методом Лоури. Результаты выражены в мкмольх НАД-Н за 1 мин на 1 мг белка супернатанта.

Достоверность различий оценивали с помощью t-критерия Стьюдента, отличия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$, результаты представлены как $\bar{x} \pm Sx$, объем выборочных совокупностей составлял 10–13 особей для каждого вида моллюсков.

Результаты и обсуждение. Активность ЛДГ и МДГ в тканях мидии, анадары и рапаны. Межтканевое распределение активности исследованных ферментов у мидии, анадары и рапаны было одинаковым: максимальная активность ЛДГ и МДГ наблюдалась в ноге, минимальная – в гепатопанкреасе ($p < 0.05$ – 0.001) (рис. 1 – 3). В тканях мидии и анадары активность МДГ (0.1950–0.0180 мкмоль/мин мг) была значительно выше, чем ЛДГ (0.0368–0.0028 мкмоль/мин мг), $p < 0.05$ – 0.001 . Такое соотношение активности ферментов, конкурирующих за цитоплазматический НАДН, позволяет факультативным анаэробам сохранять равновесие внутриклеточного окислительно-восстановительного потенциала во время гипоксии [6, 24].

Величина активности ЛДГ в тканях мидии, анадары и рапаны в период нереста соответствовала подвижности вида (рис. 4).

Минимальная активность ЛДГ установлена в тканях мидии, ведущей, как правило, прикреплённый образ жизни. Активность заключительного фермента гликолиза в ноге, мышце-аддукторе, жабрах и гепатопанкреасе анадары, по сравнению с малоподвижной мидией, в 2–4 раза выше ($p < 0.05$). Анадара по типу питания – фильтратор-сестонофаг, но в отличие от мидии имеет массивную ногу и при необходимости быстро передвигается. У рапаны активность ЛДГ в ноге и гепатопанкреасе в три раза, а в жабрах – в 9 раз выше, чем у мидии ($p \leq 0.05$ – 0.001). Хищная рапана совершает пищевые, нерестовые и сезонные миграции. Питаясь двустворчатыми моллюсками, она наползает на них, мышечным усилием удерживает и раскрывает створки их раковин.

Величина активности ЛДГ в ноге, отражающая потенциальную скорость передвижения моллюсков, у анадары и рапаны одинакова, но по активности фермента в гепатопанкреасе и жабрах рапана превосходит анадару ($p < 0.05$).

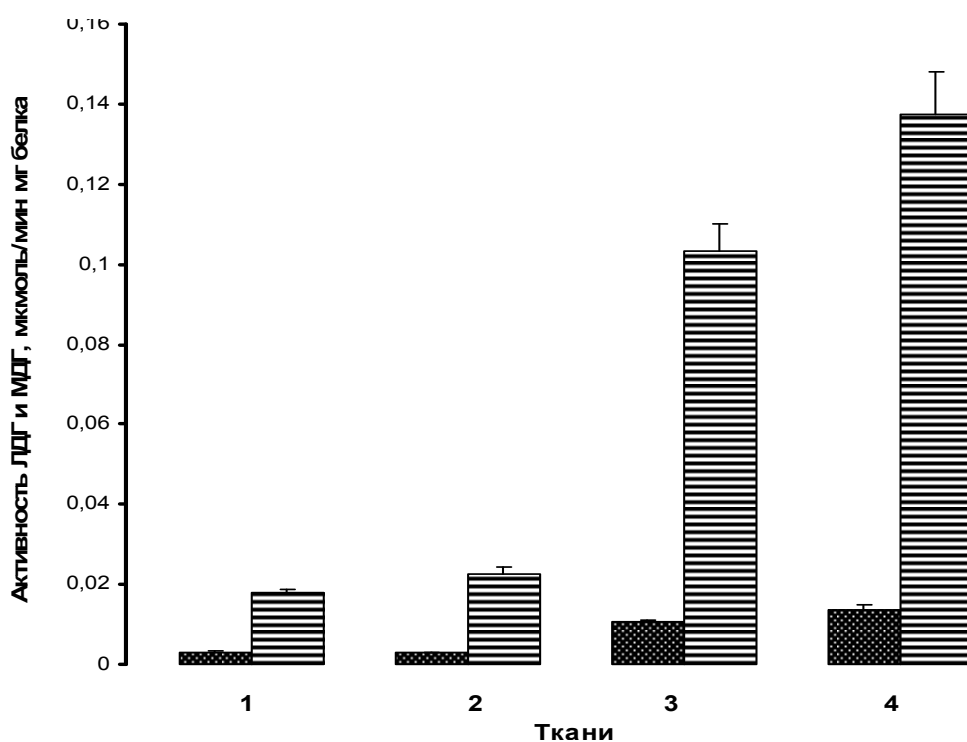


Рис. 1 Активность ЛДГ и МДГ в тканях *Mytilus galloprovincialis*: 1 – гепатопанкреас; 2 – жабры; 3 – аддуктор; 4 – нога

Fig. 1 The activity of LDH and MDH in the tissues of *Mytilus galloprovincialis*: 1 – hepatopancreas; 2 – gills; 3 – adductor; 4 – foot

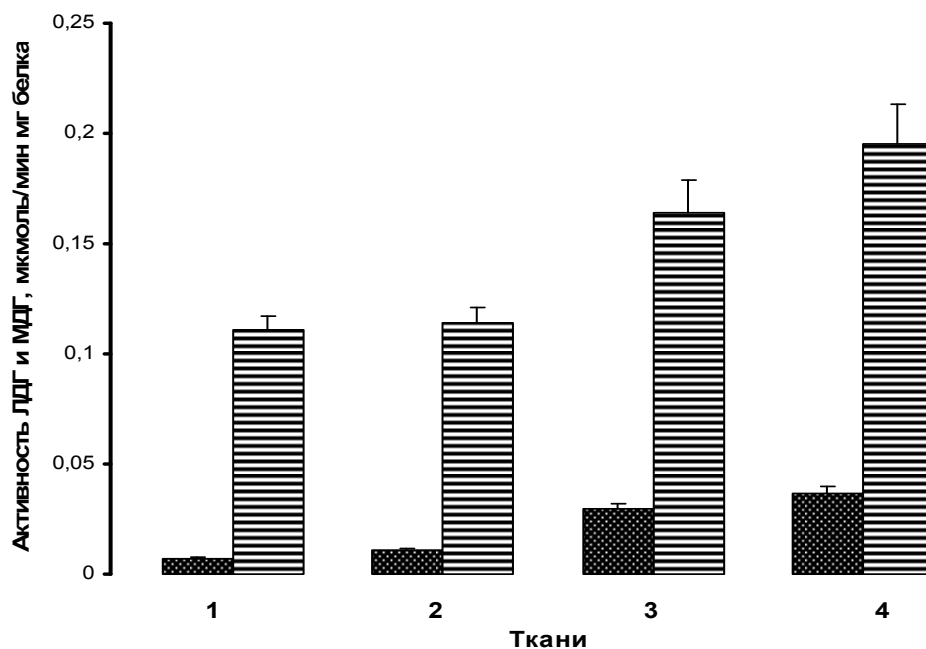


Рис. 2 Активность ЛДГ и МДГ в тканях *Anadara kagoshimensis*: 1 – гепатопанкреас; 2 – жабры; 3 – аддуктор; 4 – нога

Fig. 2 The activity of LDH and MDH in the tissues of *Anadara kagoshimensis*: 1 – hepatopancreas; 2 – gills; 3 – adductor; 4 – foot

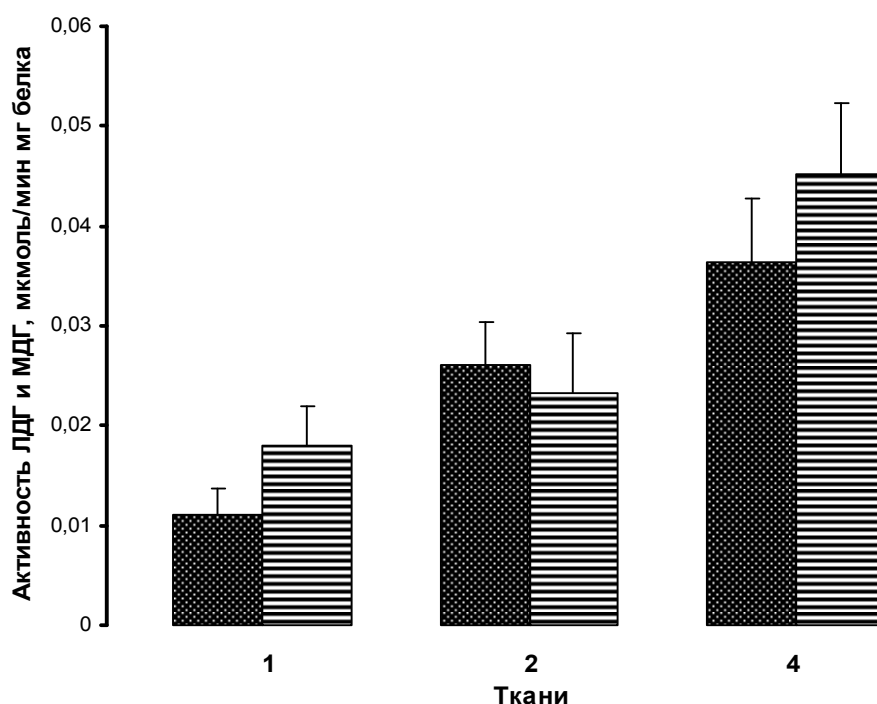


Рис. 3 Активность ЛДГ и МДГ в тканях *Rapana venosa*: 1 – гепатопанкреас; 2 – жабры; 4 – нога
Fig. 3 The activity of LDH and MDH in the tissues of *Rapana venosa*: 1 – hepatopancreas; 2 – gills; 4 – foot

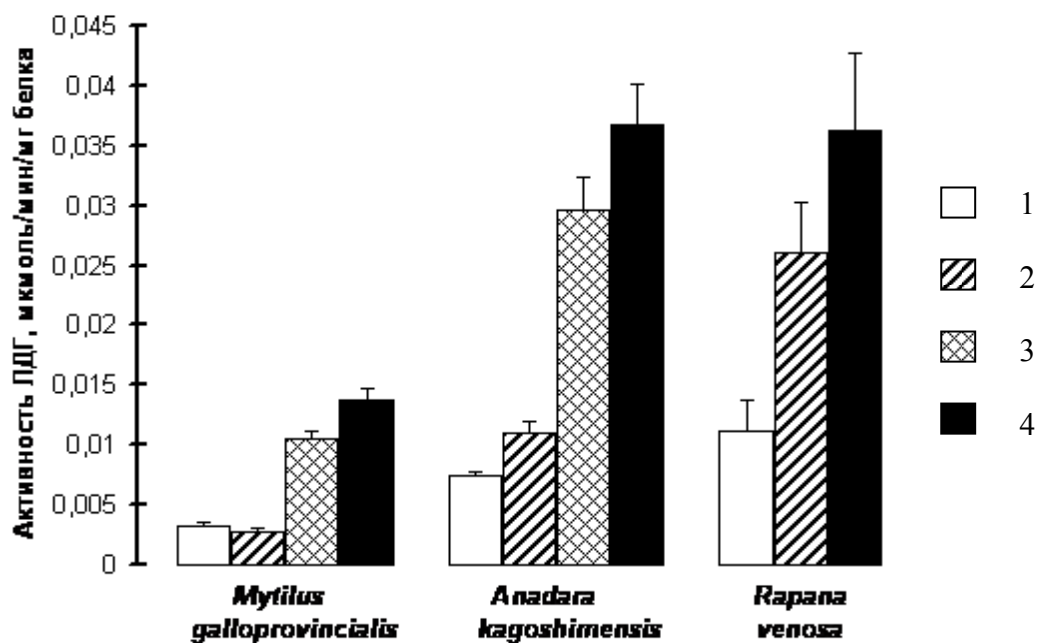


Рис. 4 Активность ЛДГ в тканях моллюсков разной подвижности: 1 – гепатопанкреас; 2 – жабры; 3 – аддуктор; 4 – нога
Fig. 4 LDH activity in the tissues of molluscs species with different mobility: 1 – hepatopancreas; 2 – gills; 3 – adductor; 4 – foot

Мигрирующему хищнику рапане приходится поддерживать высокий уровень обмена, чтобы обеспечить необходимый уровень двигательной активности как условие выживания. Морские брюхоногие моллюски способны на значительно бóльшую эффективность извлечения кислорода из воды, чем двустворчатые [18]. Вероятно, этим объясняется и сбалансированная активность МДГ и ЛДГ в однотипных тканях рапаны (рис. 3).

У подвижных моллюсков по сравнению с ведущими прикрепленный образ жизни в мышечной ткани наблюдается более высокая активность ЛДГ, амилазы, фосфофорилазы [6]. В частности, у рапаны процесс расщепления мышечного гликогена происходит в 2–3 раза быстрее, чем у мидии. Сопоставление активности ЛДГ брюхоногих моллюсков из озера Байкал показывает, что активность фермента у *Lymnaea stagnalis*, живущей на растениях у поверхности воды, значительно ниже, чем у все-

ядного активного собирателя пищи *Benedictia limnaeoides* [4].

Активность ЛДГ и МДГ в тканях черноморского гребешка. До сих пор в работе мы использовали ткани здоровых и активных особей. К сожалению, после вскрытия раковин черноморского гребешка *Flexopecten glaber ponticus* у всех 44 экз., собранных в районе сброса вод с рисовых чеков в августе 2009 г., были обнаружены патологические изменения внутренних органов: отёк и одинаковый серо-коричневый цвет гепатопанкреаса, жабр, мантии и мышц аддуктора. Кроме того, раковины флексопектенов были перфорированы, что удалось установить только после осмотра просушенных створок напротив источника света.

Биохимический анализ показал, что тканевая специфика активности ферментов гликолиза, характерная для здоровых моллюсков (см. рис. 1 – 3), у флексопектена нарушена (рис. 5).

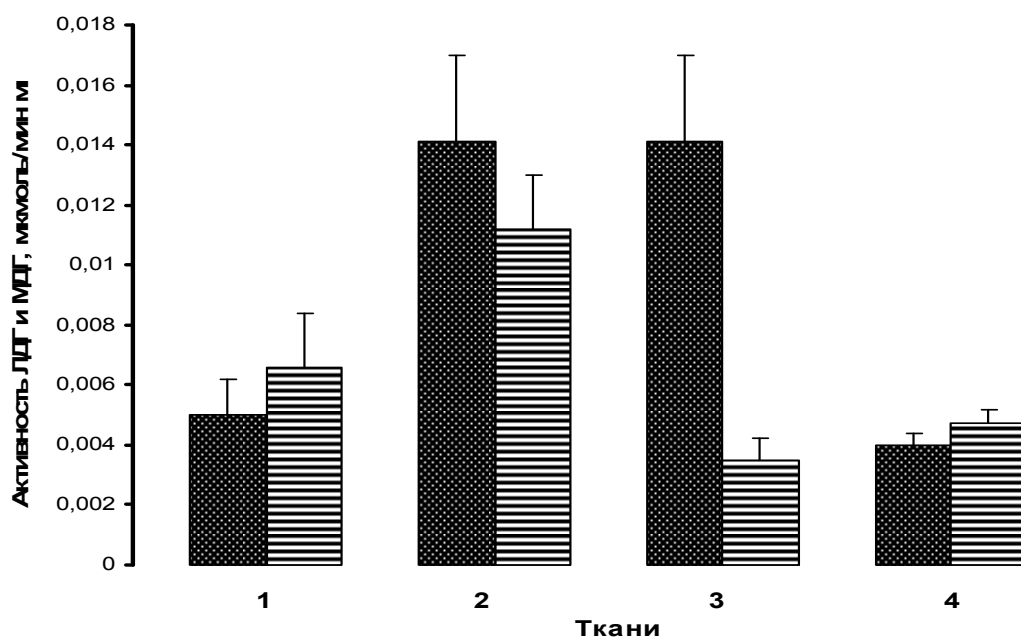


Рис. 5 Активность ЛДГ и МДГ в тканях *Flexopecten glaber ponticus*: 1 – гепатопанкреас; 2 – жабры; 3 – аддуктор; 4 – нога.

Fig. 5 The activity of LDH and MDH in the tissues of *Flexopecten glaber ponticus*: 1 – hepatopancreas; 2 – gills; 3 – adductor; 4 – foot

Величина активности ЛДГ в ноге не отличалась от таковой в гепатопанкреасе, а в аддукторе была такая же, как в жабрах. Активность МДГ в мышечных тканях была в 2–3 раза ниже, чем в жабрах ($p < 0.001$), и, помимо этого, в аддукторе флексопектена она значительно уступала ЛДГ ($p < 0.001$), что свидетельствовало об истощении адаптационных возможностей. В нормальных условиях свойственная двустворчатым моллюскам низкая активность ЛДГ, заключительного фермента гликолиза, возмещается гораздо более высокой активностью МДГ [6, 24].

В клинической практике активность ЛДГ и МДГ измеряют для сравнения метаболических профилей опухолевой и здоровой клетки. Наиболее часто используется в прогностических целях ЛДГ – важный маркер тканевой деструкции [28]. Определение активности ферментов у гидробионтов также позволяет получить информацию о физиологической норме и дать заключение о состоянии здоровья до появления признаков заболевания и гибели организмов [6, 11, 14, 17].

Flexopecten glaber ponticus – единственный представитель сем. Pectinidae в Чёрном море и самый подвижный среди моллюсков. Он может мигрировать при изменении гидролого-гидрохимических параметров среды и нашествии хищников, совершать «прыжки» высотой 10–15 см, плавать и выполнять характерное движение поворота быстрыми взмахами створок раковины [13]. Двигательная активность гребешка обеспечивается, в основном, крупным мускулом-замыкателем, передний отдел которого состоит из поперечнополосатых мышц, способных к энергичным сокращениям. Нога у взрослых гребешков рудиментарна и не служит для передвижения. Биссусное прикрепление свойственно только молодым, взрослые особи теряют эту способность.

По данным [6], у здорового черноморского гребешка в мышце-аддукторе активность ЛДГ в 4 раза, а в гепатопанкреасе – вдвое выше, чем у мидии. Это единственная работа, содержащая сведения о биохимии черноморского

гребешка. Наши определения показали, что активность ЛДГ в тканях гребешка понижена до уровня активности фермента у малоподвижной мидии, одновременно активность МДГ была в 10 – 40 раз меньше, чем у исследованных мидии, анадары и рапаны.

Угнетение активности ЛДГ и МДГ в тканях *F. glaber ponticus* является, по видимому, результатом хронической интоксикации обычными для сточных вод рисовых чеков поллютантами (пестицидами, удобрениями), а также паразитарной инвазии. Отёк тела служит наглядным признаком интоксикации моллюсков [3]. Загрязнение естественных водоёмов и болезни изменяют морфофизиологические и биохимические параметры тканей моллюсков. У ослабленных инфекциями, паразитами и другими причинами особей компенсаторный механизм переключения аэробного расщепления гликогена на анаэробный путь выходит из строя быстрее, наступает фаза депрессии, которую сменяет сублетальная [21]. Очевидно, что флексопектен находился на последних стадиях патологического процесса.

При «умеренном» загрязнении среды обитания модификация ферментативной активности у гидробионтов имеет адаптивное значение, в зонах с высокой антропогенной нагрузкой происходит срыв регуляторных систем и необратимые изменения в тканях [14, 23]. Интоксикация металлами влияет на скорость реакций основных путей метаболизма, приводя тем самым к гипоксии и снижению мышечного тонуса у моллюсков, что показано на основании определения активности МДГ, глюкозы-6-фосфатдегидрогеназы, пероксидазы, ЛДГ, эстеразы; при длительном воздействии происходит некроз тканей [11]. Высокая обсеменённость тканей бактериальной и грибной флорой также приводит к дистрофическим и некротическим изменениям в тканях и функциональной недостаточности жизненно важных органов, что установлено для исландского гребешка *Chlamys islandica* [9].

Содержание микотоксинов во внутренних органах дальневосточных гребешков, собранных в загрязнённых биотопах, выше, чем у моллюсков из открытых вод [2].

Помимо прямого отрицательного воздействия загрязняющие вещества и болезни сужают пределы толерантности организмов к естественным факторам среды. Среди исследованных черноморских моллюсков *F. glaber ponticus* наиболее уязвим, поскольку является стенооксифильным и стеногалинным видом. Черноморский гребешок живёт при солёности 16–18 ‰ и не проникает в Азовское море, низкая солёность которого является пороговой для него. В Каркинитском заливе солёность воды в разные сезоны может колебаться от 9 до 16 ‰, к тому же в местах выпуска вод с рисовых чеков на крымском берегу происходило локальное опреснение и заиление акватории [8, 20].

Устойчивость моллюсков к опреснению и гипоксии во многом зависит от эффективности герметизации мантийной полости, у гребешков она невысока из-за неплотного смыкания створок в области ушек [22]. На примере дальневосточных моллюсков показано, что время выживания мидии и скафарки в пресной воде исчисляется сутками, гребешки погибают в течение нескольких часов [1]. Для гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (= *Patinopecten yessoensis*) установлено, что его антиоксидантные ферменты в стрессовых условиях гипоксии/аноксии не способны к усилению или поддержанию активности на необходимом уровне [10]. На поверхности раковины и во внутренних органах приморского гребешка *M. yessoensis* обнаружены 72 вида мицелиальных грибов (многие из которых вызывают микозы и микотоксикозы гидробионтов), у мидии *Mytilus trossulus* – 20 видов, у анадары *Anadara broughtoni* – только 5 [2]. Концентрация гемоглобина, которым принадлежит ведущая роль в защите от инфекционных заболеваний и заражения паразитами, в гемолимфе вселенца *Anadara kagoshimensis* (= *Anadara inaequivalvis*) на порядок выше, чем у черноморских

Chamelea gallina и *Mytilus galloprovincialis* [12]. Анадара и рапана адаптированы к изменению солёности, температуры и содержанию кислорода в широком диапазоне, а также более устойчивы к паразитарной инвазии по сравнению с гребешком, мидией и устрицей [2, 5, 16, 25].

Предполагается, что уменьшение численности гребешка в Чёрном море, равно как мидии и устрицы, произошло не только в результате хищничества рапаны: жертвы уже были ослаблены загрязнением среды обитания, болезнями, снижением иммунитета в результате нахождения вне зоны своего экологического оптимума [16, 19]. Нерациональное природопользование, инфекции моллюсков, накопление в тканях тяжёлых металлов сократили природные популяции гребешка и в Эгейском море [27]. В 2015 г. гребешок *Flexopecten glaber ponticus* внесён в Красную книгу Крыма.

Выводы. 1. Градация тканей по активности ферментов энергетического обмена у моллюсков разного систематического положения и естественной подвижности была одинакова: у мидии *Mytilus galloprovincialis*, анадары *Anadara kagoshimensis* и рапаны *Rapana venosa* максимальная активность ЛДГ и МДГ наблюдалась в мышечной ткани, минимальная – в гепатопанкреасе. Уровень активности МДГ в ноге, аддукторе, жабрах и гепатопанкреасе у двустворчатых моллюсков-фильтраторов мидии и анадары достоверно выше, чем ЛДГ. Активность исследованных ферментов в однотипных тканях хищного брюхоногого моллюска рапаны существенно не различалась. **2.** Установлено, что активность заключительного фермента гликолиза ЛДГ в тканях анадары и рапаны, способных к значительным мышечным нагрузкам, в 2–9 раз выше, чем у малоподвижной мидии. **3.** У черноморского гребешка *Flexopecten glaber ponticus*, обитавшего в зоне сброса воды с рисовых чеков и поражённого перфораторами, тканевая специфика активности ЛДГ и МДГ была нарушена, активность ферментов понижена и не соот-

ветствовала скоростным характеристикам вида. Угнетение активности ферментов энергетического обмена в период нереста у гребешка свидетельствовало о том, что произошли глубокие обменные и функциональные нарушения и адаптационные возможности моллюсков исчерпаны. 4. Активность ферментов энергетического обмена как неспецифический биомаркер дает интегральную картину в усло-

виях нормы и при нарушении метаболизма моллюсков, сравнительный анализ исследованных параметров может быть использован в мониторинговых программах.

Благодарности. Автор искренне благодарит к.б.н., в.н.с. отдела бентоса экологии ИМБИ им. А.О. Ковалевского Н. К. Ревкова за помощь и поддержку в организации и сборе материала по черноморскому гребешку в Каркинитском заливе.

1. Бергер В.Я., Ярославцева Л.М., Ярославцев П.В. Устойчивость к опреснению и эффективность изолирующей реакции некоторых моллюсков Японского моря // *Биология моря*. 1982. № 2. С. 24–28. [Berger V.Ya., Yaroslavtseva L.M., Yaroslavtsev P.V. Resistance to freshening and effectiveness of isolating reaction of of some molluscs from Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 1982, no. 2, pp. 24–28. (in Russ.)]
2. Борзых О.Г., Зверева Л.В. Микобиота двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* (Schrenck, 1867) (Bivalvia: Arcidae) из залива Петра Великого Японского моря // *Биология моря*. 2015. Т. 41, № 4. С. 290–291. [Borzykh O.G., Zvereva L.V. Mycobiota of the bivalve mollusk *Anadara broughtoni* (Schrenck, 1867) from various parts of Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 2015, vol. 41, iss. 4, pp. 321–323.]
3. Бурковский А.Л. Исследование нарушений морфологических и функциональных показателей у гидробионтов как основа биологического контроля сточных вод : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1984. 23 с. [Burkovskii A.L. *Issledovanie narushenii morfologicheskikh i funktsional'nykh pokazatelei u gidrobiontov kak osnova biologicheskogo kontrolya stochnykh vod*: avtoref. diss. kand. biol. nauk. Moscow, 1984, 24 p. (in Russ.)]
4. Верещагина К.П., Лубяга Ю.А., Гурков А.Н., Шапова Е.П., Мадьярова Е.В., Кондратьева Е.М., Голубев А.П., Тимофеев М.А., Аксенов-Грибанов Д.В. Активность ферментов антиоксидантной защиты и анаэробного гликолиза в условиях температурного градиента у палеарктического *Lymnaea stagnalis* // *Журнал стресс-физиологии и биохимии*. 2013. Т. 9, № 4. С. 339–344. [Vereshchagina K.P., Lubyaga Yu.A., Gurkov A.N., Shchapova E.P., Madyarova E.V., Kondrat'eva E.M., Golubev A.P., Timofeyev M.A., Aksenov-Gribanov D.V. The activity of antioxidant and anaerobic glycolysis enzymes under thermal gradient exposure in palearctic species *Lymnaea stagnalis*. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2013, vol. 9, no. 4, pp. 339–344. (in Russ.)]
5. Гаевская А. В. *Паразиты, болезни и вредители мидий (Mytilus, Mytilidae). II. Моллюски (Mollusca)*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 100 с. [Gaevskaya A.V. *Parazity, bolezni i vrediteli midii (Mytilus, Mytilidae). II. Mollyuski (Mollusca)*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2006, 100 p. (in Russ.)]
6. Горомосова С.А., Шапиро А.З. *Основные черты биохимии энергетического обмена у мидий*. Москва : Легкая и пищевая промышленность, 1984. 120 с. [Goromosova S.A., Shapiro A.Z. *Osnovnye cherty biokhimii energeticheskogo obmena u midii*. Moscow: Legkaya i pishchevaya promyshlennost, 1984, 120 p. (in Russ.)]
7. Заика В.Е., Сергеева Н.Г., Колесникова Е.А. Вселенцы в донной макрофауне Чёрного моря: распространение и влияние на сообщества бентали // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 1. С. 5–22. [Zaika V.E., Sergeeva N.G., Kolesnikova E.A. Alien species in bottom macrofauna of the Black Sea: their distribution and influence on benthic communities. *Morskoi Ecologicheskii Zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 5–22. (in Russ.)]
8. Зайцев Ю.П. *Введение в экологию Чёрного моря*. Одесса : «Эвен», 2006. 224 с. [Zaitsev Yu.P. *Introduction in the Ecology of the Black Sea*. Odessa: «Even», 2006, 224 p.]
9. Золотарев П.Н., Карасева Т.А. Патологии у исландского гребешка (*Chlamys islandica*) Баренцева моря: основные характеристики и распространение // *VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным* : тез. докл. Москва, 2006. С. 235–237. [Zolotarev P.N., Karaseva T.A. Patologii u islandskogo grebeshka (*Chlamys islandica*) Barentseva morya: osnovnye kharakteristiki i rasprostranenie // *VII Vseros. conf.*

- po promyslovym bespozvonochnym : tez. dokl. Moscow: VNIRO, 2006, pp. 235–237.]
10. Истомина А.А., Довженко Н.В., Бельчева Н.Н., Челомин В.П. Активность антиоксидантных ферментов у разных видов моллюсков в условии гипоксии/аноксии // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2011. Т. 13, № 1 (5). С. 1106–1108. [Istomina A.A., Dovzhenko N.V., Belcheva N.N., Chelomin V.P. Activity of antioxidant enzymes at different kinds of molluscs in the hypoxia/anoxia condition. *Proceedings of the Samara scientific center of the Russian academy of sciences*, 2011, vol 13, no. 1 (5), pp. 1106–1108. (in Russ.)]
 11. Канатьева Н.С. Влияние интоксикации кадмием на состояние органов и тканей пресноводных моллюсков (на примере *Anodonta piscinalis*): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2001. 23 с. [Kanat'eva N.S. Vliyanie intoksikatsii kadmiem na sostoyanie organov i tkanei presnovodnykh mollyuskov (na primere *Anodonta piscinalis*): avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. Moscow, 2001, 23 p.]
 12. Колыучкина Г.А. Биомаркеры воздействия загрязнений на двустворчатых моллюсков Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2009. 27 с. [Kolyuchkina G.A. Biomarkery vozdeistviya zagryaznenii na dvustvorchatykh mollyuskov Severo-Kavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: avtoref. diss. ...kand. biol. nauk. Moscow, 2009, 27 p.]
 13. Кракатица Т.Ф. Распределение и запасы гребешка *Pecten ponticus* B.D. et D. (Mollusca, Bivalvia) в Чёрном море // *Зоологический журнал*. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 136–138. [Kratitsa T.F. Distribution and resources of scallop *Pecten ponticus* B.D. et D. (Mollusca, Bivalvia) in the Black Sea. *Zoologicheskyy zhurnal*, 1972, vol. 51, iss. 1, pp. 136–138. (in Russ.)]
 14. Маляревская А.Я. Биохимические механизмы адаптации гидробионтов к токсическим веществам // *Гидробиологический журнал*. 1985. Т. 21, № 3. С. 70–82. [Malyarevskaya A.Yu. Biochemical mechanisms of hydrobiont adaptation to toxic substances: review. *Hydrobiological journal*, 1983, vol. 21, no. 3, pp. 70–82. (in Russ.)]
 15. Мильман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // *Методы биологии развития*. Москва, 1974. С. 346–364. [Mil'man L.S., Yurovetskii Yu.G., Ermolaeva L.P. Opredelenie aktivnosti vazhneishikh fermentov uglevodnogo obmena. In: *Metody biologii razvitiya*. Moscow: Nauka, 1974, pp. 346–364. (in Russ.)]
 16. Переладов М.В. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ВНИРО*. 2013. Т. 150. С. 8–20. [Pereladov M.V. Modern status and biological aspects of Veined Rapa Whelk (*Rapana venosa*) in the North-East Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2013, vol. 150, pp. 8–20. (in Russ.)]
 17. Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. Некоторые видовые особенности физиологической и иммунной системы речных раков // *Физиология адаптации : материалы I Всерос. науч. конф.* (Волгоград, 7–10 октября 2008 г.). Волгоград, 2008. С. 99–104. [Pronina G.I., Koryagina N.Yu. Nekotorye vidovye osobennosti fiziologicheskoi i immunnoi sistemy rechnykh rakov. In: *Fiziologiya adaptatsii: materialy I Vseros. nauch. conf.* (Volgograd, 7–10 Oct. 2008). Volgograd, 2008, pp. 99–104.]
 18. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. Т. 1. Москва : Мир, 1977. 609 с. [Prosser L. *Comparative Animal Physiology*. Vol. 1. Moscow: Mir, 1977, 609 p. (in Russ.)]
 19. Ревков Н.К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей* / ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 140–162. [Revkov N.K. Makrozoobentos ukrainskogo shel'fa Chernogo morya. In: *Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov*. Eremeev V.N., Gaevskaya A.V., Shulman G.E., Zagorodnyaya Yu.A. (Eds.). Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2011, pp. 140–162. (in Russ.)]
 20. Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. Киев : Генеза, 2004. 664 с. [Romanenko V.D. *Osnovy gidroekologii*. Kiev: Geneza, 2004, 664 p. (in Russ.)]
 21. Стадниченко А.П. Малакотоксикология, її завдання та основні проблеми // *Вісник Житомирського державного університету ім. І. Франка*. 1998. № 1. С. 97–100. [Stadnichenko A.P. Malakotoksykologija, ii' zavdannja ta osnovni problemy. *Zhytomyr Ivan Franko State University Journal*, 1998, no. 1, pp. 97–100.]
 22. Супрунович А.В., Макаров Ю.Н. Культивируемые беспозвоночные. Пищевые беспозвоночные: мидии, устрицы, гребешки, раки, креветки. Киев : Наукова думка, 1990. 264 с. [Suprunovich A.V., Makarov Yu.N. Kul'tiviruemye bespozvonochnye. Pishchevye bespozvonochnye: midii, ustritsy, grebeshki, raki, krevetki. Kiev: Naukova dumka, 1990, 264 p. (in Russ.)]
 23. Ушева Л.Н., Ващенко М.А., Дуркина В.Б. Гистопатология пищеварительной железы двустворчатого моллюска *Crenomytilus grayanus*

- (Dunker, 1853) из юго-западной части залива Петра Великого Японского моря // *Биология моря*. 2006. Т. 32, № 3. С. 197–203. [Usheva L.N., Vaschenko M.A., Durkina V.B. Histopathology of the digestive diverticula of the bivalve *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) from southwestern Peter the Gray Bay (Sea of Japan). *Biologiya morya*, 2006, vol. 32, no. 3, pp. 197–203. (in Russ.)]
24. Хочачка П., Сомеро Дж. *Биохимическая адаптация*. Москва : Мир, 1988. 568 с. [Hochachka P.W., Somero G.N. *Biochemical Adaptation*. Moscow: Mir, 1988, 568 p. (in Russ.)]
 25. Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Москва, 2009. 25 с. [Chikina M.V. Makrozoobentos rykhlykh gruntov Severo-Kavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: prostranstvennaya struktura i mnogoletnyaya dinamika: avtoref. diss. ...kand. biol. nauk. Moscow, 2009, 25 p.]
 26. Эмеретли И.В., Русинова О.С. Активность ферментов основных путей окисления углеводов в тканях рыб // *Гидробиологический журнал*. 2001. Т. 37, №1. С. 79–87. [Emeretli I.V., Rusinova O.S. Activity of enzymes of the main pathways in fish tissues. *Hydrobiological journal*, 2001, vol. 37, no. 1, pp. 79–87. (in Russ.)]
 27. Koutsoubas D., Galinou-Mitsoudi S., Katsanevakis S., Leontarakis P., Metaxatos A., Zenotes A. Bivalve and Gastropod Molluscs of Commercial Interest for Human Consumption in the Hellenic Seas. In: *State of Hellenic Fisheries*. Athens: HCMR Publ., 2007, chapter II.5, pp. 70–84.
 28. Rovcanin B.R., Kekic D.Lj., Radenkovic S., Gopcevic K. Use of enzymatic parameters in diagnosing ductal and lobular breast carcinoma. *Journal of Biomedical & Clinical Research*, 2011, vol. 4, no. 1, pp. 30–36.
 29. Shadrin N.V. Coupling of Shoreline Erosion and Biodiversity Loss: Examples from the Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 2013, vol. 3, no.43, pp. 352–360.

Поступила 10 октября 2015 г.

Peculiarities of energy metabolism enzymes activity in tissues of Black Sea molluscs of different mobility in norm and at pathology. I. V. Golovina. One of the most important indicators of metabolism in molluscs is the activity of energy metabolism enzymes – lactate dehydrogenase (LDH, 1.1.1.27) and malate dehydrogenase (MDH, 1.1.1.37), consistently participating in adaptive reorganizations. The aim of this study was to compare the activity of energy metabolism enzymes in the tissues of Black Sea molluscs with different ecological and physiological characteristics. The objects of research were adult molluscs *Mytilus galloprovincialis*, *Flexopecten glaber ponticus*, *Anadara kagoshimensis* and *Rapana venosa* in the spawning period. Mussel shell length was 50 - 55 mm, anadara – 25 - 33 mm, rapa whelk – 50 - 80 mm, scallop – 35 - 54 mm. The enzyme activity was measured spectrophotometrically (at 340 nm and 25 °C) by the rate of NADH oxidation in the cytoplasm of tissues. The maximum activity of LDH and MDH from mussel, anadara and rapa whelk was found in muscle tissue, the minimum – in hepatopancreas. The level of MDH activity in the foot, adductor, gills and hepatopancreas of mussel and anadara, which are filter-feeders, significantly higher than LDH. The highest MDH activity was found in tissues of hypoxia-resistant clam anadara. The LDH and MDH activity in similar tissues of predatory rapa whelk was not substantially different. It was shown that LDH activity in hepatopancrease, gills and muscle tissue is proportional to the mobility of species and increases in the number of mussel–anadara–rapana. In the tissues of *Flexopecten glaber ponticus*, collected in the zone of water with the rice fields and affected perforators, tissue specificity of LDH and MDH activity was broken, the enzyme activity level lowered and did not match the natural mobility of the species. The health status of the Black Sea scallop, standing before the risk of extinction in the wild, has been discussed.

Key words: lactate dehydrogenase, malate dehydrogenase, *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara kagoshimensis*, *Rapana venosa*, *Flexopecten glaber ponticus*, biomarkers, pathology of molluscs, Black Sea