



УДК 594.3(262.54)

© 2007

В. В. Анистратенко, О. Ю. Анистратенко, И. А. Халиман

Состав фауны моллюсков Азовского моря как функция его соленостного режима

(Представлено академиком НАН Украины В. И. Монченко)

The impoverishment of the Mediterranean-origin complex inhabiting the Black-Azov seas Basin is caused by the salinity gradient. Based on supplemented faunal data, the index of reduction of the Mediterranean molluscs species number under the transition from the Black Sea to the Sea of Azov is calculated. The index is 2.5 for Gastropoda and 3.5 for Bivalvia: on the average for mollusks, it equals 2.8. The index for specific taxons was utilized as a degree of their relative osmoregulation ability. On the basis of these data, the long-term taxonomic prognosis of the "pontization" process of the Sea of Azov, i. e. the replenishment of its fauna by species which occur in the Black Sea, is formulated.

Основная часть современной фауны Азово-Черноморского бассейна сформировалась после восстановления соединения Черного моря со Средиземным в голоцене (см. обзоры по истории фауны [1, 2 и др.]). Сложившаяся к тому времени аборигенная новоэвксинская фауна имела типично солоноватоводный характер и трансгрессия морских вод оттеснила ее в устья рек и лиманы. В итоге, среди современных моллюсков Черного и Азовского морей выделяются два основных фаунистических комплекса — средиземноморский и понто-каспийский.

В настоящем сообщении рассмотрен состав средиземноморского компонента малакофауны Азовского моря в связи с его соленостным режимом. При этом, во-первых, обсуждается степень обеднения фауны средиземноморского происхождения при переходе от Черного моря к Азовскому, обусловленная градиентом солености. Ныне это можно сделать с учетом наших обновленных фаунистических данных по брюхоногим и двустворчатым моллюскам. Во-вторых, на основе учета сравнительной осмоконформности конкретных видов и их групп предпринята попытка оценить перспективы процесса "понтизации" Азовского моря, т. е. продолжающегося пополнения его фауны видами, обитающими в Черном море. Данный процесс аналогичен "медитерранизации" Черного моря и представляет собой второй этап "эстафетного" пополнения средиземноморскими элементами малакофауны Азово-Черноморского бассейна в целом.

Виды средиземноморского происхождения являются ныне преобладающим компонентом малакофауны Азовского моря [3, 4]. По нашим данным (табл. 1), здесь насчитывает-

ся 74 вида, что составляет 83% всех известных на сегодня моллюсков данного бассейна (89 видов). Основная часть ареала видов средиземноморского комплекса выходит далеко за границы бассейна Азовского и даже Черного моря. Кроме того, общей чертой для них является относительно высокая требовательность к солености — от 5–7 до 18‰.

Второй из названных комплексов — понто-каспийский — значительно менее многочислен и составлен двумя различными по составу и генезису группами. Часть видов проникла в Азово-Черноморский бассейн из Каспийского моря в плейстоценовое время; другая часть является реликтами фаунистического комплекса, который, вероятно, прямо связан с древней фауной Мэотического или Понтийского бассейнов [5]. Виды понто-каспийского комплекса населяют в бассейне Азовского моря устьевые участки крупных рек, а также их лиманы (см. табл. 1); при этом характерной чертой всех “пнто-каспийцев” является приуроченность к водам, соленость которых не превышает 5–7‰.

После воссоединения Азово-Черноморского бассейна со Средиземноморьем в Черное, а затем и в Азовское море проникла только определенная часть средиземноморской фауны. Для большинства ее видов основным препятствием для проникновения в Черное море является его малая соленость (18‰, т. е. в 2 раза ниже, чем средиземноморская). Соленость Азовского моря (14‰) в 1,3 раза ниже черноморской, поэтому здесь обитает еще меньшее число средиземноморских видов, несмотря на постоянный занос в Азов личиночных форм бентоса через Керченский пролив. Как следствие, из фауны Средиземного моря “отбирались” виды-иммигранты, способные адаптироваться к пониженной солености черноморской и азовоморской воды.

Среди морских моллюсков по отношению к солености выделяются олиго-, мезо- и полигалинные, что определяется их осморегуляторными способностями [6, 7 и др.]. В общих чертах, наличие активно функционирующей осморегуляторной системы обеспечивает животным выраженную эвригалинность, тогда как малоактивные осморегуляторы характеризуются стеногалинностью (преимущественно осмоконформные виды).

Количественный анализ данных ревизии фауны Черного и Азовского морей, осуществленной 35 лет назад, позволил оценить степень обеднения их фауны по сравнению со Средиземным морем. Было показано, что общее разнообразие фауны Черного моря в 3,5 раза меньше, чем в Средиземном; степень обеднения фауны при переходе от Черного моря к Азовскому, оцененная на основе этих же данных, составила 4 [8].

В последнее время была показана возможность оценки степени эвригалинности (стеногалинности) той или иной группы в целом на основании сопоставления сугубо фаунистических данных — ее видового разнообразия в бассейнах со значительным градиентом солености [9].

Индекс редукции числа видов, рассчитанный по методу В. И. Монченко и В. В. Анистратенко [9] для раковинных гастропод Черного моря, составляет в среднем 8,25, колеблясь от 4,7 до 18 в разных подклассах Gastropoda. Предложенный авторами метод оценки

Таблица 1. Количественный состав зоогеографических комплексов моллюсков в бассейне Азовского моря и Таганрогском заливе

Комплекс моллюсков	Район			
	Азовское море	Утлюковский лиман	Молочный лиман	Таганрогский залив
Средиземноморский	74	59	35	6
Понто-каспийский	—	3	2	14
Всего	74	62	37	20

степени редукции фауны, по сути, позволяет оценить способность организмов конкретной группы к осморегуляции (осмоконформность). Чем больше индекс редукции — тем более осмоконформными являются представители конкретной группы и тем меньше у них шансов на вселение в миксогалинные воды Черного, а тем более Азовского морей. Своеобразным “водоразделом” признается значение $I_{MA} = 3,5$ [9]. Показано, что группы, лежащие по другую сторону “водораздела” 3,5, имеют гораздо больше шансов на вселение в разбавленные морские воды Азово-Черноморского бассейна. Осмоконформность, оцениваемая по величине индекса редукции, в большинстве случаев подтверждается данными прямых экологических наблюдений [7, 10 и др.].

Индекс Монченко–Анистратенко (I_{MA}), вычисленный для малакофауны Азовского/Черного морей на основе наших данных по числу всех видов морских гастропод и бивальвий, составляет 2,5 и 3,5 соответственно, в среднем для моллюсков — 2,8.

Приведенные выше цифры, в частности, показывают, что на фоне черноморской фауны в целом моллюски класса *Gastropoda* являются достаточно осмоконформными животными. В особенности это хорошо видно по сравнению, например, с морскими ракообразными отряда *Cyclopoida*, для которых индекс редукции в среднем равен 2,4 [9].

Важно подчеркнуть, что при переходе от Черного моря к Азовскому не только уменьшается число видов, но изменяется и соотношение групп моллюсков. Некоторые группы совершенно исчезают из списка (семейства *Patellidae*, *Naticidae*, *Alvaniidae* и др.), в некоторых остается по одному — два вида (например, *Raphitomidae*). В то же время наши данные показывают, что имеются группы, которые почти в полном составе представлены в фауне обоих морей (*Trochidae*, *Cerithiidae*, *Littoridinidae*, *Hydrobiidae*, *Nassariidae*), т. е. индекс их редукции при переходе к Азовскому морю близок к единице (табл. 2).

Таким образом, показатель уменьшения видового разнообразия группы в морях с градиентом солености (I_{MA}) представляет значительный теоретический интерес как объективная мера средней эвригалинности группы, весьма точная на уровне семейства. При этом соленостные предпочтения каждого конкретного вида проявляются в разной частоте его встречаемости в сравниваемых бассейнах [7, 11 и др.].

С представлениями об эвригалинности или стеногалинности конкретных групп связана проблема “медитерранизации” фауны Черного моря и “понтизации” Азовского моря. Известно, что для малакофауны Азовского моря соленость является главным фактором, определяющим состав видов, “отбираемых” из черноморской фауны, а также из понто-каспийских реликтов и пресноводной фауны (см., напр., [9]). В последнее время в бассейне

Таблица 2. Редукция числа видов некоторых семейств гастропод при переходе от Средиземного моря к Черному и Азовскому морям

Семейство	Количество видов			Индекс редукции (I_{MA})	
	Средиземное море (по [10])	Черное море (по [9] с дополнениями)	Азовское море (наши данные)	Средиземное море / Черное море	Черное море / Азовское море
<i>Trochidae</i> s. l.	72	6	4	12	1,5
<i>Cerithiidae</i> s. l.	13	6	6	2	1
<i>Littoridinidae</i>	—	3	3	—	1
<i>Rissoidae</i> s. l.	147	16	8	9	2
<i>Hydrobiidae</i>	—	14	11	—	1,3
<i>Nassariidae</i>	27	5	5	5,4	1
<i>Pyramidellidae</i>	117	23	5	5	4,6

Азовского моря обнаружен ряд черноморских видов, ранее здесь не отмечавшихся. Так, недавно в сравнительно небольшом участке северного побережья моря, прилегающего к Молочному лиману, было отмечено 13 видов брюхоногих моллюсков, новых для его бассейна [3]. Позже нам удалось дополнить список азовоморских моллюсков еще 10 видами [12], из которых восемь видов — обитатели Черного моря: *Gibbula divaricata*, *Bittium jadertinum*, *B. scabrum*, *Truncatella subcylindrica*, *T. microlena*, *Cyclope neritea*, *Cythereella costata*, *Solen vagina*. В общем итоге, более 20 черноморских видов отмечены здесь за последние годы впервые. Следует оговориться, что некоторые из них, очевидно, обитали в Азове и ранее, но не отделялись исследователями от сходных видов, хотя большинство находок представляют действительно новые обнаружения.

Находки вышеупомянутых черноморских видов неоспоримо свидетельствуют о продолжении процесса “понтизации” Азовского моря. Равно как и “медитерранизация” Черного моря [13 и др.], “понтизация” Азовского является, по нашим представлениям, следствием постепенного повышения его солености. Последнее показано нами для всех районов, где проводились исследования, в том числе прибрежья Федотовой косы, косы Бирючий Остров и Утлюкского лимана, откуда происходит большинство новых находок [12].

Распределение изогалин в Азовском море показывает, что до зарегулирования стока р. Дон 12-промильная зона солености не выходила за пределы центральной части моря. В районе северо-западного Приазовья соленость составляла тогда 10‰, достигая 11‰ только в акватории Утлюкского лимана [14 и др.]. По данным АзчерНИРО и АзНИИРХа, после зарегулирования стока р. Дон (1952 г.) происходило неуклонное осолонение Таганрогского залива и открытой части моря, на что указывает распределение изогалин в последующие годы [14]. Полученные нами данные по солености в районе Утлюкского лимана показывают необыкновенно высокое значение этого показателя здесь в 2001 и 2002 гг. (локально от 12,5 до 14,9‰).

Кроме свидетельства отчетливо выраженного процесса “понтизации” Азовского моря, нами получены данные о расширении ареалов наиболее эвригалинных видов моллюсков, попавших в смежную акваторию из дальних морских бассейнов. Речь идет в первую очередь о постепенном расселении в Азовском море *Rapana thomasiana*, *Mya arenaria* и *Anadara inaequalis*.

Rapana thomasiana — интродуцент из Японского моря, он за полвека успешно освоил все Черное море, район Керченского пролива [15] и, в последние годы, юго-западный угол Азовского моря (наши наблюдения). По непроверенным сообщениям местных рыбаков, рапана уже попадает иногда в сети возле Геническа. *Mya arenaria* — вид, вселившийся в Азово-Черноморский бассейн из Белого моря, последние 10–12 лет является одним из самых массовых видов моллюсков в фауне Азовского моря. *Anadara inaequalis* — двустворчатый моллюск, проникший в Черное море из Индо-Пацифики, впервые обнаружен в Азовском море в апреле 1989 г. В береговых выбросах в северной части Азовского моря этот вселенец отмечен нами в июне 2005 г., а в 2006 г. пустые раковины *A. inaequalis* уже являлись нередким компонентом в береговых выбросах всего морского побережья вплоть до Обиточной косы.

Для распространения моллюсков в Азовском море необычайно важным фактором является наличие огромного лимана с соленостью не выше 5–7‰ — Таганрогского залива. Фауна залива существенно отличается от таковой собственно Азовского моря по видовому составу и, в первую очередь, наличием здесь понто-каспийских форм. Виды средиземноморского происхождения, как правило, не заходят на восток по северному берегу Азовского моря

далее Белосарайской косы. Во всяком случае, за исключением буквально нескольких видов (*Cerastoderma clodiense*, *Tritia reticulata*, *Bittium reticulatum*, *Hydrobia sp.*, *Rissoa sp.*), барьер солености 5–7‰ моллюски данного комплекса преодолеть, по-видимому, не способны.

Таким образом, современное распространение всех трех названных видов-вселенцев из дальних морей — это результат стремительного освоения ими бассейна не только Азовского моря, но и конечная стадия колонизации Азово-Черноморского бассейна в целом. Дальнейшему распространению моллюсков морского происхождения препятствуют опресненные воды Таганрогского залива, в восточной части непригодные для обитания даже самых эвригаллиных видов.

В заключение отметим также следующее обстоятельство. В ряде случаев увеличение солености Азовского моря оказывает не прямое, а опосредованное влияние на его “понтизацию”. Например, проникновение голожаберного моллюска *Tenellia adpersa* из Черного моря в Азовское связано с вселением и массовым развитием в последнем гидроидного полипа *Perigonimus megas*, которым *T. adpersa* питается [15]. В свою очередь, обитание черноморского гидроида в Азовском море стало возможным вследствие осолонения последнего.

Обсуждаемые находки в целом свидетельствуют о том, что процесс “понтизации” Азовского моря продолжается и, вероятно, со временем черноморских видов здесь будет отмечено еще больше. Наиболее перспективным в фаунистическом отношении остается Утлюковский лиман, ввиду сравнительно высокой его солености (см. выше).

Возвращаясь к трактовке данных по редукации разнообразия, следует указать, что на их основании можно оценить перспективы вселения той или иной группы из Средиземного моря в Черное и, затем, в Азовское по мере дальнейшего увеличения солености их вод. Иными словами, можно прогнозировать, за счет каких именно семейств возможно дальнейшее обогащение Черного и Азовского морей фауной Средиземного моря или иных бассейнов. Судя по индексу редукации (см. табл. 2), наиболее активными осморегуляторами (а, значит, наиболее эвригаллиными) являются представители семейств Cerithiidae, Littoridinidae, Rissoidae, Hydrobiidae и Nassariidae. Таким образом, следует ожидать, что процесс “медитерранизации” Черного и “понтизации” Азовского морей будет происходить в первую очередь именно за счет названных групп.

1. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1960. — 286 с.
2. *Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. — Ленинград: Наука, 1970. — 372 с.
3. *Анистратенко О. Ю., Литвиненко Д. П., Анистратенко В. В.* Новые данные о фауне брюхоногих моллюсков Молочного лимана и прилегающей части Азовского моря // Экология моря. — 2000. — Вып. 50. — С. 45–48.
4. *Халіман І. А., Аністратенко В. В.* Еколого-зоогеографічні особливості фауни моллюсків північної частини Азовського моря // Таврійський науковий вісник: Зб. наук. праць. Вип. 29 (спеціальний): Сучасні проблеми аквакультури. — Херсон: Айлант, 2003. — С. 196–202.
5. *Анистратенко В. В.* Рецентные и неогеновые моллюски отряда Rissoiformes северной части Азово-Черноморского бассейна (фауна, систематика, морфологические аспекты эволюции и экология): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук по специальности 03.00.08 — зоология / Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. — Киев, 2003. — 46 с.
6. *Аладин Н. В.* Соленостные адаптации и эволюция осморегуляторных способностей в пределах классов Ostracoda и Branchiopoda // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — **160**. — С. 106–126.
7. *Монченко В. И.* Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. — Киев: Наук. думка, 2003. — 350 с.
8. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей // Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев: Наук. думка, 1972. — Т. 3. — С. 316–324.

9. Монченко В. И., Анистратенко В. В. Попытка определения эвригалинности группы по ее видовому разнообразию в морях с градиентом солености // Экология моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 35–40.
10. Poppe G. T., Goto Y. European Seashells. Vol. I (Polyplacophora, Caudofoveata, Solenogastrea, Gastropoda). – Wiesbaden: Verl. Christa Hemmen, 1991. – 352 p.
11. Анистратенко В. В., Стадниченко А. П. Литторинообразные. Риссоиобразные (Littoriniformes. Rissoiformes) // Фауна Украины: В 40 т. Т. 29: Моллюски: Вып. 1. Кн. 2. – Киев: Наук. думка, 1995. – (1994). – 175 с.
12. Халиман И. А., Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю. Моллюски северо-западной части Азовского моря: фауна, особенности распространения и экологии // Вестн. зоологии. – 2006. – 40, вып. 5. – С. 397–407.
13. Пузанов И. И. Последовательные стадии медитерранизации фауны Черного моря (Новые данные) // Гидробиол. журн. – 1965. – 1, № 2. – С. 54.
14. Карпевич А. Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. – Москва: Пищ. пром-сть, 1975. – 432 с.
15. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1984. – 176 с.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 11.09.2006

Институт геологических наук НАН Украины, Киев

УДК 577.218

© 2007

Ю. М. Гільчук, О. М. Сухорада, Т. А. Рубан, Д. М. Іродов,
О. К. Топорова, член-кореспондент НАН України В. А. Кордюм

Експресія гена аполіпопротеїну А-1 людини під контролем різних регуляторних послідовностей стабільними трансформантами СНО-К1

The recombinant plasmids (pTRapo-neo^R, pTRapohCMVintronA-neo^R, and pTRapohCMV β-actin-neo^R) containing the human genomic apolipoprotein A-1 (apoA-1) gene under control of several transcriptional regulatory elements and neomycinphosphotransferase gene (neo^R) have been constructed. The expression of human apoA-1 gene for all pools of stable transformants has been detected. A higher level of the expression of the transgene for pools obtained by the transfection with pTRapohCMVintronA-neo^R and pTRapohCMV β-actin-neo^R than that with pTRapo-neo^R has been shown.

Рівень експресії введених у клітини ссавців генів, як відомо, залежить від багатьох причин, у тому числі і від сили елементів регуляції транскрипції. Для корекції порушень, що викликані дефіцитом експресії певного гена в організмі, часто необхідно забезпечити високий рівень експресії цільового трансгена для досягнення фізіологічних концентрацій білка та, відповідно, терапевтичного ефекту. Тому однією з перспективних стратегій розв'язання проблеми низького рівня експресії трансгенів є оптимізація вже відомих та пошук нових, більш сильних регуляторних послідовностей.

З літературних джерел відомо, що введення деяких геномних елементів, зокрема інтронів та 3'- і 5'-послідовностей, що не транскрибуються, до кДНК цільових генів призводить до