
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ
ГИДРОБИОЛОГИЯ

УДК 574.2:577.121:594 (262.5)

**ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА И СОДЕРЖАНИЯ
НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ АНТИОКСИДАНТОВ В ТКАНЯХ *MYTILUS
GALLOPROVINCIALIS* LAMARCK, 1819, *ANADARA KAGOSHIMENSIS*
(TOKUNAGA, 1906) И *RAPANA VENOSA* (VALENCIENNES, 1846)
В НЕРЕСТОВЫЙ ПЕРИОД***

Головина И.В.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация
e-mail: ivgolovina@mail.ru

Определяли активность цитоплазматических оксидоредуктаз: малатдегидрогеназы (МДГ, 1.1.1.37) и лактатдегидрогеназы (ЛДГ, 1.1.1.27), в тканях *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae), *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Bivalvia: Arcidae) и *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae). Объектами исследования служили половозрелые моллюски. Длина раковины мидии составляла 50–55 мм, анадары – 25–33 мм, рапаны – 50–80 мм. Активность ферментов измеряли спектрофотометрически (при 340 нм и 25°C) по скорости окисления НАДН в цитоплазме тканей. На основе анализа собственных и опубликованных литературных данных проведено сравнение активности ферментов и содержания низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО) у исследованных моллюсков. Ткани с меньшим индексом МДГ/ЛДГ (гепатопанкреас мидии, нога анадары, гонады рапаны), в которых преобладают аэробные процессы, содержат наибольшее количество каротиноидов, глутатиона и меньше мочевины. Активность ферментов энергетического обмена и резерв НМАО в тканях вселенца анадары значительно больше, чем у черноморской мидии.

Ключевые слова: лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа, каротиноиды, глутатион, мочевина, моллюски, вселенцы, *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara kagoshimensis*, *Rapana venosa*, Черное море.

Введение

Морские моллюски хорошо адаптированы к жизни в условиях постоянного изменения кислородного режима, температуры, солености и других факторов среды обитания. Сохранять физиологический гомеостаз им позволяет комплекс защитных реакций, в том числе способность поддерживать энергетические ресурсы организма, переключаясь на анаэробноз, снижая скорость потребления кислорода и активируя модифицированные пути метаболизма (Хочачка, Сомеро, 1977; Горомосова, Шапиро, 1984; Немова и др., 2014). Переход моллюсков на анаэробный обмен происходит под влиянием гипоксии различного происхождения, состояние гидробионтов и самой среды возможно оценивать по соотношению активности ферментов энергетического обмена: малат- и лактатдегидрогеназы (Горомосова, Шапиро, 1984; Головина, 2019; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2010). Наиболее ранними проявлениями изменения оксигенации

* Работа выполнена в рамках темы гос. задания ФИЦ ИнБЮМ «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом», номер гос. регистрации НИОКТР АААА-А18-118021490093-4 и при поддержке проекта РФФИ 20-44-920001.

тканей являются сдвиги их энергетического обеспечения, при этом неизбежно возрастают свободно-радикальные процессы, которым противостоит антиоксидантная защитная система организма (Кения и др., 1993; Manduzio et al., 2005).

Целью настоящей работы являлось сравнение активности ферментов энергетического метаболизма и содержания низкомолекулярных биоантиоксидантов в тканях моллюсков с различными эколого-физиологическими особенностями.

Материалы и методы

Объектами исследования служили взрослые особи черноморских моллюсков на преднерестово-нерестовой стадии репродуктивного цикла (4–5 стадия зрелости гонад), собранные в районе г. Севастополя: брюхоногий моллюск рапана *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), двустворчатые моллюски мидия *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) и анадара *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Принадлежность вселившейся в Черное море анадары (ранее *A. cornealinaequivalvis*) к вышеуказанному таксону доказана благодаря применению генетических методов (Krapal et al., 2014).

Процедуры, связанные с измельчением тканей, гомогенизацией и центрифугированием, проводили при температуре $0 \pm 4^\circ\text{C}$. Активность ферментов определяли в цитоплазме ткани ноги, жабр, гепатопанкреаса и гонад, используя в качестве среды выделения 0,2 М Трис-НCl буфер, pH 7,5 (Мильман и др., 1974). 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 . Субстратом для определения активности ЛДГ служил пируват, а для МДГ – оксалоацетат. Содержание белка определяли микробиуретовым методом, 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 $p < 0,05$, результаты представлены как $\bar{x} \pm Sx$, объем выборочных совокупностей составлял 6–13 особей для каждого вида моллюсков. Вертикальные линии на рисунках – 95% доверительный интервал.

Результаты и обсуждение

Исследованные черноморские моллюски принадлежат к экологически пластичным видам, отличаются физиолого-биохимическими характеристиками и систематическим положением (Горомосова, Шапиро, 1984; Чухчин, 1984; Sahin et al., 2009; Переладов, 2013; Golovina et al., 2016). Двустворчатые моллюски-фильтраторы мидия (сем. Mytilidae) и анадара (сем. Arcidae) являются объектами питания брюхоногого моллюска рапаны (сем. Muricidae). Виды различаются термотолерантностью, аборигенная мидия более холодолюбива, имеет два пика нереста (весенний и осенний), нерест вселенцев анадары и рапаны приурочен к теплоте времени года (июнь–сентябрь), начинается при температуре воды выше 19°C . Дыхательным пигментом мидии и рапаны является гемоцианин, у анадары – эритроцитарный гемоглобин. Взрослая мидия ведет малоактивный или прикрепленный образ жизни, небольшая нога в основном служит для ощупывания субстрата и выделения биссусных нитей. Анадара, как и рапана, имеет массивную ногу и, при необходимости, может быстро перемещаться. Рапана, будучи избирательным хищником, передвигается в поисках жертвы, совершает нерестовые и сезонные миграции.

Активность МДГ во всех исследованных тканях мидии и анадары достоверно выше, чем ЛДГ ($p < 0,05$ – $0,001$) (рис. 1). Это обусловлено известными особенностями биохимической организации гликолитической системы двустворчатых моллюсков

(Горомосова, Шапиро, 1984; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2010). Такое соотношение активности ферментов, конкурирующих за цитоплазматический НАДН, позволяет факультативным анаэробам сохранять равновесие внутриклеточного окислительно-восстановительного потенциала во время гипоксии различного происхождения.

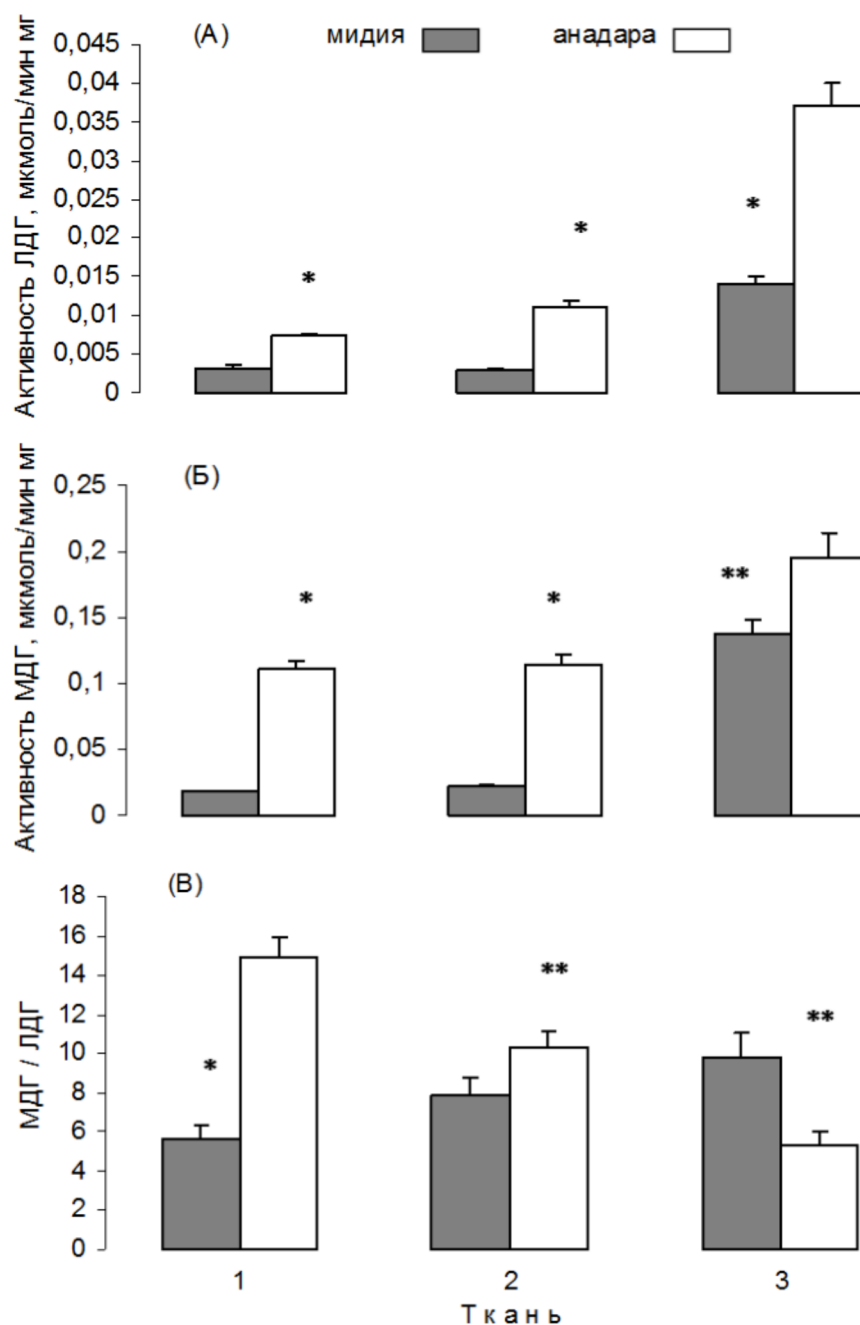


Рис. 1. Активность ЛДГ (А), МДГ (Б) и отношение активности МДГ/ЛДГ (Б) в тканях мидии и анадары в нерестовый период. 1 – гепатопанкреас, 2 – жабры, 3 – нога; различия между видами достоверны: * $p < 0,001$; ** $p < 0,05$

У брюхоногого моллюска рапаны, величина активности МДГ и ЛДГ в однотипных тканях одинаково высока (рис. 2). Очевидно, это связано с хищным образом жизни, необходимостью поддерживать высокий уровень метаболизма. Кроме того, рапана прилагает значительные мышечные усилия, чтобы удерживать и открывать створки моллюска-жертвы (Чухчин, 1984). Для ряда морских брюхоногих моллюсков установлена большая эффективность извлечения кислорода из воды (40–80 %), чем у

двустворчатых (3–20 %) (Проссер, 1977). Известно также, что активность ЛДГ в мышцах свободных форм моллюсков по сравнению с ведущими прикрепленный образ жизни выше (Горомосова, Шапиро, 1984).

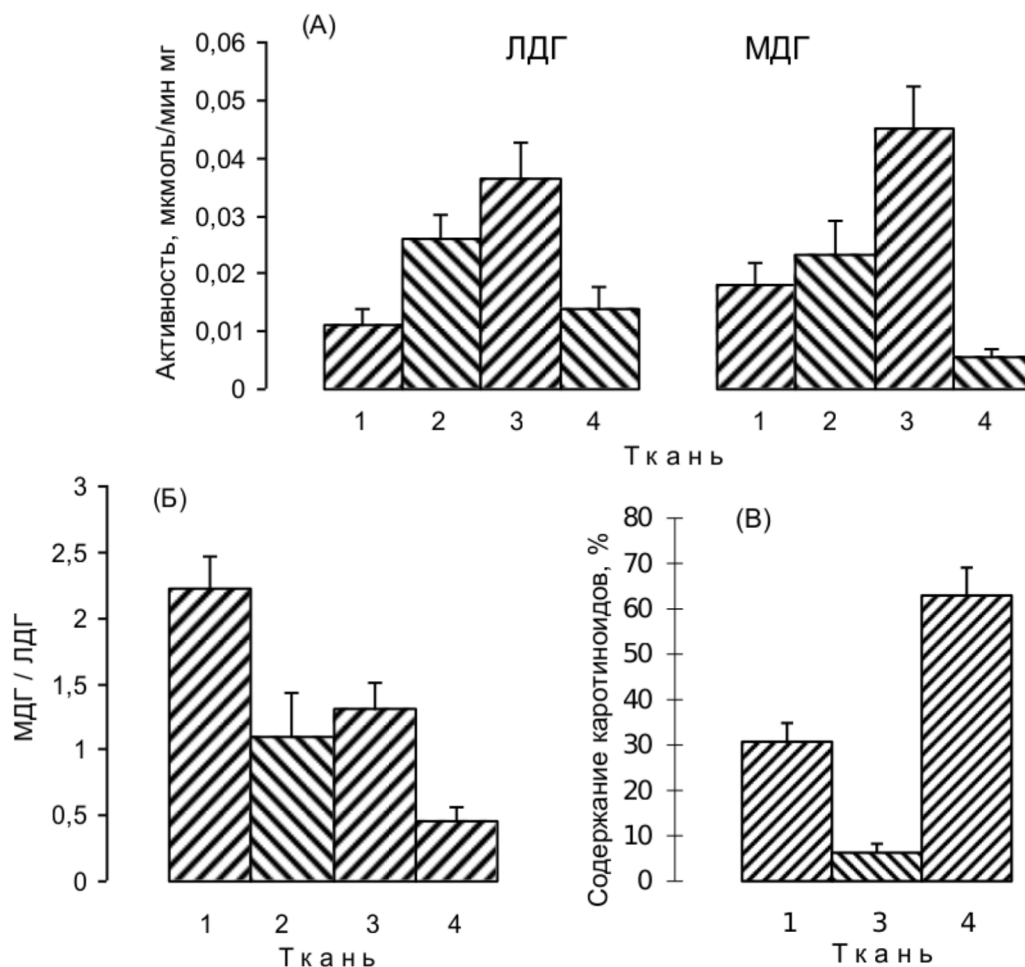


Рис. 2. Активность ЛДГ и МДГ (А), отношение активности ЛДГ/МДГ (Б) – собственные данные, и содержание каротиноидов (В – по: Бородина, 2013; Черноморские моллюски..., 2014) в тканях *Rapana venosa*. 1 – гепатопанкреас, 2 – жабры, 3 – нога, 4 – гонады

Несмотря на эколого-физиологические различия видов грация тканей по активности ЛДГ и МДГ у мидии, анадары и рапаны одинакова: нога>жабры>гепатопанкреас. Существенные особенности обнаруживаются у моллюсков при сопоставлении относительной активности исследованных ферментов. Соотношение активности МДГ/ЛДГ значительно понижается в ряду тканей гепатопанкреас–жабры–нога у анадары и, наоборот, растет у мидии. У рапаны величина этого индекса максимальна в гепатопанкреасе и минимальна в гонадах. Общей особенностью рапаны и анадары является более высокий индекс МДГ/ЛДГ в гепатопанкреасе по сравнению с другими тканями ($p < 0,05$). У активных моллюсков анадары и рапаны индекс МДГ/ЛДГ был максимален в гепатопанкреасе, у малоподвижной мидии – в мышцах ноги, что свидетельствует о преобладании анаэробных процессов в этих тканях. По-видимому, величина отношения МДГ/ЛДГ отражает степень обеспеченности кислородом не только видов, но и разных тканей одного организма.

Механизмы биохимической адаптации энергетического обмена мидии подробно рассмотрены в монографии С.А. Горомосовой и А.З. Шапиро (1984). Самое высокое отношение МДГ/ЛДГ в мышцах обнаружено у прикрепленных форм моллюсков

Mercenaria mercenaria, *Mytilus galloprovincialis* и др. В экспериментах установлено, что гипоксия и опреснение активировали МДГ и ингибировали ЛДГ в тканях моллюсков. Показатель МДГ/ЛДГ, как чувствительный индикатор, предложен авторами в качестве критерия состояния мидий и окружающей среды.

Материалы, полученные нами в ходе экспериментов (резкое понижение температуры, гипоксия различной продолжительности, аноксия, голодание, влияние токсиканта полихлорбифенила, сероводородная интоксикация) также показали, что неспецифической реакцией на негативное воздействие является снижение активности ЛДГ в тканях мидии и анадары на 36–80 % (Головина, 2019). При этом активность МДГ оставалась стабильной, а коэффициент МДГ/ЛДГ в тканях обоих видов моллюсков увеличивался в 1,5–4 раза. Наибольшие изменения происходили в мышечной ткани.

Наряду с ферментами энергетического обмена важным фактором поддержания окислительно-восстановительного гомеостаза является антиоксидантная (АО) система, которая включает высокомолекулярные (ферменты, альбумин крови и т.д.) и низкомолекулярные антиоксиданты (далее НМАО) (Кения и др., 1993, Manduzio et al., 2005). Различают жирорастворимые (токоферолы, витамин А, каротиноиды и др.) и водорастворимые НМАО (аскорбиновая кислота, глутатион, мочевины и др.). При окислительном стрессе роль НМАО повышается в силу их избыточной концентрации и относительной свободы миграции в клеточной и тканевой среде, в то время как АО ферменты специализируются на внутриклеточной защите, быстро инактивируются и необходимо время для их индукции и синтеза.

Функционирование биоантиоксидантов и системы ферментов зависит от общего фонда атомов водорода (НАД-Н и НАДФ-Н), который пополняется за счет дегидрирования энергетических субстратов. В связи с этим представляет интерес сопоставить индекс МДГ/ЛДГ и ранее опубликованные данные по содержанию мочевины, каротиноидов и глутатиона в тканях мидии, анадары и рапаны (Солдатов и др., 2008; Бородина, 2013; Гостюхина, Головина, 2013; Черноморские моллюски..., 2014). Особенности распределения НМАО у моллюсков в условиях нормоксии иллюстрируют диаграммы, построенные на основании анализа этих результатов (рис. 2В; рис. 3).

У двустворчатых моллюсков наименьшей величиной МДГ/ЛДГ обладают гепатопанкреас мидии и нога анадары, содержащие наибольшее количество каротиноидов и глутатиона (рис. 1В; рис. 3А, Б, В, Г). Таким образом, высокая активность окислительных процессов в этих тканях обеспечивается значительным пулом соединений, поддерживающих аэробный процесс и осуществляющих АО защиту. Глутатион является центральным компонентом АО системы, его появление у эукариот связывают с возникновением аэробного метаболизма (Мазо, 1998). Предполагают, что глутатион, обратимо окисляясь, принимает участие в тканевом дыхании и транспортировке кислорода. Каротиноиды также способны к циклической оксигинации, депонируют кислород, проявляют сильные АО свойства (Карнаухов, 1988; Кения и др., 1993).

Ткани с максимальным индексом МДГ/ЛДГ (нога мидии, гепатопанкреас анадары) имеют минимальную концентрацию каротиноидов, пониженный уровень глутатиона, однако самый высокий уровень мочевины (рис. 3Д, Е), что свидетельствует о преимущественно анаэробном метаболизме.

Обмен глюкозы у двустворчатых моллюсков сопряжен с катаболизмом аминокислот, если в условиях гипоксии аминокислоты используются в качестве источника энергии, то отщепляемая от них аминогруппа ($-\text{NH}_2$) направляется на образование мочевины (Хочачка, Сомеро, 1977; Проссер, 1977). Исследователи полагают, что организмы, обитающие в среде, благоприятной для аммонотелии, продолжают образовывать в качестве одного из азотистых экскретов мочевины и депонировать ее в разных тканях потому, что она выполняет ряд важных физиологических функций.

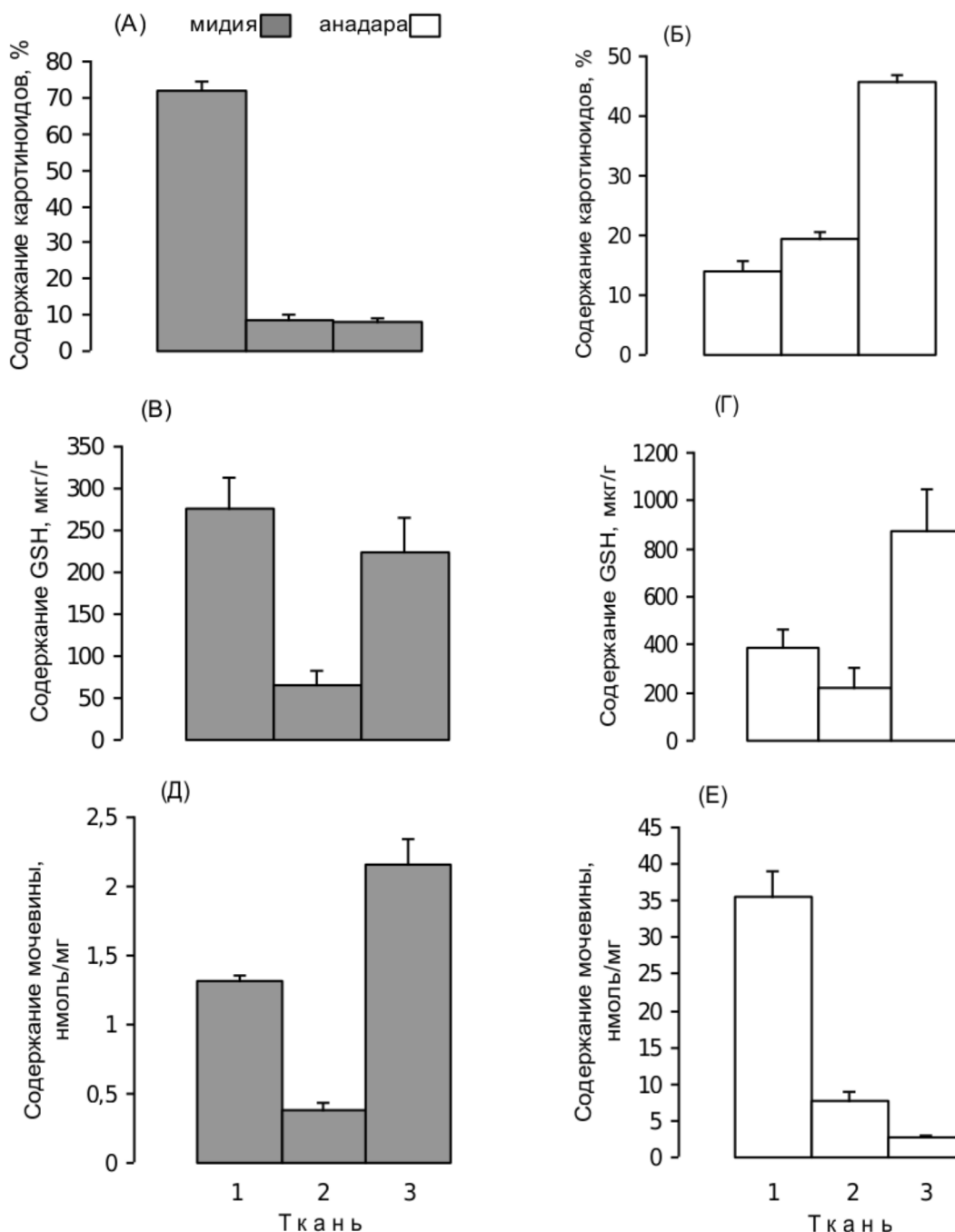


Рис. 3. Содержание каротиноидов (А, Б – по: Бородина, 2013; Черноморские моллюски..., 2014), восстановленного глутатиона (В, Г – по: Гостюхина, Головина, 2013) и мочевины (Д, Е – по: Солдатов и др., 2008) в тканях мидии и анадары. 1 – гепатопанкреас, 2 – жабры, 3 – нога.

Вследствие гидрофильности мочевины поддерживает осмотическое равновесие, а также используется для построения раковины моллюсков, карбонаты которой, в свою очередь, увеличивают буферную емкость гемолимфы в период гипоксии. Наряду с глюкозой и аминокислотами мочевины является естественным криопротектором, позволяющим переносить экстремальное переохлаждение (Costanzo et al., 2013). АО эффект мочевины реализуется путем стабилизации мембран и модификации активности ферментов (Кения и др., 1993; Manduzio et al., 2005). Она влияет на нативную конформацию белков, связывает ионы металлов переменной валентности, препятствуя их вовлечению в реакции разложения перекисей. Мочевина способна образовывать

клатраты, в пористую структуру которых, как в ловушку, попадают многие органические соединения и другие вещества, что сдерживает развитие окислительных радикальных реакций (Стид, Этвуд, 2007). Жидкие клатраты играют особую роль в биологических системах, поскольку все природные мембраны включают в себя вещества способные образовывать жидкокристаллические структуры.

У брюхоногого моллюска рапаны, ткань с самой низкой величиной МДГ/ЛДГ (гонады) имеет наибольшую концентрацией каротиноидов, $p < 0,05$ (рис. 2Б, 2В). Индекс МДГ/ЛДГ максимален в гепатопанкреасе рапаны – в 6 раз выше, чем в гонадах, а содержание каротиноидов вдвое ниже. Концентрация каротиноидов в ноге рапаны низкая, величина МДГ/ЛДГ, как и в жабрах, средняя по сравнению с гепатопанкреасом и гонадами. Сведения о содержании каротиноидов в жабрах, а также других НМАО в тканях черноморской рапаны отсутствуют.

Для различных видов моллюсков, в том числе мидии и рапаны, показано, что поступающие с пищей каротиноиды, накапливаются, преимущественно, в гепатопанкреасе и гонадах (Карнаухов, 1988; Минюк и др., 1996; Бородина, 2013). Примечательно, что в период нереста гонады «прорастают» гепатопанкреас мидии. Вероятно, что и высокая концентрация каротиноидов в ноге анадары отчасти обусловлена морфо-функциональной связью с репродуктивной системой, которая у *Anadara kagoshimensis* погружена в кожно-мышечный мешок ноги. По-видимому, это одна из причин аэробной направленности метаболизма в ноге анадары, о чем свидетельствует также низкий индекс МДГ/ЛДГ и высокое содержание глутатиона.

Среди исследованных тканей трех видов моллюсков индекс МДГ/ЛДГ в жабрах имел средние значения (рис. 1В; рис. 2Б). Сбалансированность активности конкурирующих ферментов энергетического обмена в ткани жабр, по-видимому, вызвана необходимостью быстрого реагирования на изменение кислородного режима в любом направлении. По сравнению с гепатопанкреасом и тканью ноги уровень содержания НМАО в жабрах мидии и анадары также был средний или минимальный (рис. 3). Исходя из этого, можно предположить, что содержание соответствующих антиоксидантов и в жабрах рапаны невелико. По данным Н.В. Довженко (Довженко, 2006), изучавшей восемь видов дальневосточных моллюсков, концентрация каротиноидов в жабрах всегда, а глутатиона в большинстве случаев ниже, чем в пищеварительной железе. Сравнительно низкое содержание НМАО в жабрах уравнивается значительной активностью ферментативного звена АО защиты и косвенно подтверждается невысоким уровнем перекисного окисления липидов (ПОЛ) относительно других тканей моллюсков (Гостюхина, Головина, 2013). Поскольку активность глутатионпероксидазы (ГП) в жабрах мидии и анадары вдвое выше, чем в гепатопанкреасе, вероятно, донором глутатиона для ГП жабр выступают пищеварительная железа и мышечная ткань моллюсков, в которых его содержание в 2–4 раза больше.

Аборигенная мидия и вселенец анадара, существенно различаются по активности ферментов энергетического обмена и содержанию НМАО в тканях. Во всех исследованных тканях активность ЛДГ и МДГ достоверно выше у анадары. По сравнению с мидией в жабрах и ноге анадары содержание глутатиона больше в 3–4 раза, каротиноидов – в 2–6 раз, мочевины в жабрах и гепатопанкреасе – в 20–27 раз (Солдатов и др., 2008; Бородина, 2013; Гостюхина, Головина, 2013; Черноморские моллюски..., 2014). Практически одинаковая концентрация мочевины в ноге обоих видов (2,16 нмоль/мг и 2,65 нмоль/мг) для мидии является максимальным, а для анадары всего лишь минимальным уровнем содержания этого соединения в тканях. Значительный резерв НМАО анадары соответствует более высокому уровню энергетического обмена моллюска, способного быстро передвигаться. Очевидно, что ОА защита анадары эффективна, так как уровень ПОЛ в ее тканях вдвое ниже, чем у мидии (Гостюхина, Головина, 2013).

Глутатион, каротиноиды, мочевины, будучи биологически полифункциональными соединениями, по-видимому, во многом определяют эврибионтность и резистентность анадары, которая успешно натурализовалась в Азово-Черноморском бассейне (Анистратенко, Халиман, 2006). Высокий уровень глутатиона в тканях вселенца уменьшает его чувствительность к ксенобиотикам и, следовательно, антропогенному загрязнению внутренних морей (Manduzio et al., 2005). Анадара устойчива к заморам, поскольку каротиноиды наряду с гемоглобином, депонируя кислород, участвуют в энергообеспечении клеток при гипоксии (Карнаухов, 1988; Hourdez, Weber, 2005). Вероятно, стабилизирующее влияние мочевины на клеточные мембраны сыграло положительную роль в адаптации анадары как тепловодной формы морей Индо-Пацифики к более низким температурам и другому диапазону солености (10–18‰) новых мест обитания.

Выводы

Исследованные виды моллюсков – *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara kagoshimensis* и *Rapana venosa*, имеют одинаковый характер градации тканей по уровню активности ЛДГ и МДГ (нога>жабры>гепатопанкреас), но значительно различаются соотношением активности МДГ/ЛДГ в тканях. Наименьший индекс МДГ/ЛДГ установлен в тканях мигрирующего хищного моллюска *R. venosa*.

Сравнение соотношения активности цитоплазматических ферментов энергетического обмена и литературных данных по содержанию НМАО (глутатиона, каротиноидов, мочевины) в тканях мидии, анадары и рапаны показало, что ткани с пониженным индексом МДГ/ЛДГ (гепатопанкреас мидии, нога анадары, гонады рапаны), в которых преобладают аэробные процессы, содержат большее количество каротиноидов, глутатиона и значительно меньше мочевины. Максимальный индекс МДГ/ЛДГ соответствует тканям с высокой концентрацией мочевины и пониженным уровнем глутатиона и каротиноидов (нога мидии, гепатопанкреас анадары и рапаны).

В целом, активность ферментов энергетического обмена и содержание НМАО, которые вовлекаются в различные адаптационные механизмы, в тканях успешного вселенца *Anadara kagoshimensis* значительно выше, чем у аборигенной *Mytilus galloprovincialis*.

Список литературы

1. Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40. – № 6. – С. 505–511.
2. Бородин А.В. Каротиноиды тканей черноморских моллюсков с различным типом питания. Автореф. дис... канд. биол. наук. Киев, 2013. – 22 с.
3. Головина И.В. Устойчивость к негативным воздействиям и соотношение активности ферментов энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Морской биологический журнал. – 2019. – Т. 4. – № 3. – С. 37–47.
4. Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена мидий. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. – 120 с.
5. Гостюхина О.Л., Головина И.В. Сравнительное исследование антиоксидантного комплекса тканей черноморских моллюсков: *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara inaequalis* и *Crassostrea gigas* // Гидробиологический журнал. – 2013. – Т. 49. – № 1. – С. 82–90.

6. Довженко Н.В. Реакция антиоксидантной системы двустворчатых моллюсков на воздействие повреждающих факторов среды. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Владивосток, 2006. – 22 с.
7. Карнаухов В.Н. Биологические функции каротиноидов. – М.: Наука, 1988. – 223 с.
8. Кения М.В., Лукаш А.И., Гуськов Е.П. Роль низкомолекулярных антиоксидантов при окислительном стрессе // Успехи современной биологии. – 1993. – Т. 113. – Вып. 4. – С. 456–469.
9. Мазо В.К. Глутатион как компонент антиоксидантной системы желудочно-кишечного тракта // Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии. – 1998. – Т. 8. – № 1. – С. 47–53.
10. Мильман Л.С., Юровецкий Ю.Г., Ермолаева Л.П. Определение активности важнейших ферментов углеводного обмена // Методы биологии развития. – М.: Наука, 1974. – С. 346–364
11. Минюк Г.С., Нехорошев М.В., Романова З.А., Яницкая Т.Н., Козинцев А.Ф. Индивидуальная вариабельность и сезонная динамика содержания каротиноидов коллекторных мидий *Mytilus galloprovincialis* // Гидробиологический журнал. – 1996. – 32. – № 3. – С. 51–57.
12. Немова Н.Н., Мещерякова О.В., Лысенко Л.А., Фокина Н.Н. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу // Труды КарНЦ РАН. – 2014. – №5. – С. 18–29.
13. 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.
14. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. – Т. 1. – М.: Мир, 1977. – 609 с.
15. Солдатов А.А., Андреев Т.И., Головина И.В. Особенности организации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara inaequalis* Bruguiere // Доп. НАН України. – 2008. – № 4. – С. 161–165.
16. Сид Дж. В., Этвуд Дж. Л. Супрамолекулярная химия. – М.: Академкнига, 2007. – Т. 1. – 480 с.
17. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. – М.: Мир, 1977. – 400 с.
18. Черноморские моллюски: элементы сравнительной и экологической биохимии // Под ред. Г.Е.Шульмана, А.А.Солдатова: Институт биологии южных морей НАН Украины. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. – 323 с.
19. Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. – Киев: Наукова думка, 1984. – 174 с.
20. Costanzo J. P., Do Amaral M. C., Rosendale A. R., Lee R. E. Hibernation physiology, freezing adaptation and extreme freeze tolerance in a northern population of the wood frog // Journal of Experimental Biology. – 2013. – Vol. 216 (18). – pp. 3461–3473.
21. Golovina I. V., Gostyukhina O. L., Andreyenko T. I. Specific Metabolic Features in Tissues of the Ark Clam *Anadara kagoshimensis* Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae), a Black Sea Invader // Russian Journal of Biological Invasions. – 2016. – Vol. 7. – № 2. – pp. 137–145.
22. Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. – Oxford: Oxford University Press, 2002. – 356 p.
23. Hourdez St., Weber R.E. Molecular and functional adaptations in deep-sea hemoglobins // Journal of Inorganic Biochemistry. – 2005. – Vol. 99. – pp. 130–141.
24. Krapal A.M., Popa O.P., Levarda A.F., Iorgu E.I., Costache M., Crocetta F., Popa L.O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa». – 2014. – Vol. 57 (1). – pp. 9–12.

25. Manduzio H., Rocher B., Durand F., Galap C., Leboulenger F. The point about oxidative stress in molluscs // Invertebrate Survival Journal. – 2005. – Vol. 2. – pp. 91–104.
26. Sahin C., Emiral H., Okumuş I., Gozler A.M., Kalayci F., Hacimurtezoğlu N. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasiana*, Crosse, 1861: Mollusc) // Journal of Animal and Veterinary Advances. – 2009. – Vol. 8 (2). – pp. 240–245.
27. Somero G.N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’ // Journal of Experimental Biology. – 2010. – Special iss. 213. – pp. 912–920.

**FEATURES OF ENERGY METABOLISM AND CONTENT OF LOW-MOLECULAR
ANTIOXIDANTS IN TISSUES OF MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAMARCK,
1819, ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906) И RAPANA VENOSA
(VALENCIENNES, 1846) IN THE SPAWNING PERIOD**

Golovina I.V.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
Sevastopol, Russian Federation
e-mail: ivgolovina@mail.ru*

The activity of cytoplasmic oxidoreductases: malate dehydrogenase (MDH, 1.1.1.37) and lactate dehydrogenase (LDH, 1.1.1.27) in the tissues of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (Bivalvia: Mytilidae), *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Bivalvia: Arcidae) and *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) was determined. The objects of research were adult molluscs. Mussel shell length was 50–55 mm, anadara – 25–33 mm, rapa whelk – 50–80 mm. The enzyme activity was measured spectrophotometrically (at 340 nm and 25°C) by the rate of NADH oxidation in the cytoplasm of tissues. Based on an analysis of own and literature data, we compared the activity of enzymes and content of low molecular weight antioxidants (LMAO) in molluscs. Tissues with a minimal index MDH/LDH (hepatopancreas of mussel, foot of anadara, gonads of rapa whelk), which is dominated by aerobic processes, contain the greatest amount of carotenoids, reduced glutathione and significantly less urea. Energy metabolism enzymes activity and LMAO reserve in the tissues of invader anadara is greater than that of the native mussels.

Keywords: lactate dehydrogenase, malate dehydrogenase, carotenoids, glutathione, urea, molluscs, aliens, *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara kagoshimensis*, *Rapana venosa*, Black Sea.

Головина	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Ирина	отдела физиологии животных и биохимии, ФГБУН ФИЦ
Владимировна	«Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», e-mail: ivgolovina@mail.ru

Поступила в редакцию 21.02.2020 г.