

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.9:594.3(262.5)

**THEODOXUS FLUVIATILIS (GASTROPODA, NERITIDAE)
КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МАРКЕР**© 2016 г. **И. П. Бондарев**, канд. биол. наук., с. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Рассмотрен феномен присутствия *Theodoxus fluviatilis* в пресноводных и морских водоёмах как биоиндикатора солёности вод. Проанализирована информация о нахождении *T. fluviatilis* в бассейнах Чёрного, Балтийского и Северного морей, а также критически рассмотрена возможность использования лабораторных опытов по адаптационной способности вида к различной солёности. Материалы бурения в Севастопольской бухте изучены, и результаты сопоставлены с опубликованными данными по хорологии и экологии вида. Присутствие *T. fluviatilis* в голоценовых морских отложениях бухты и в современной солоноватоводной среде объясняется локализацией моллюсков вблизи источников субмаринной разгрузки подземных вод. Сделан вывод о возможности использования *T. fluviatilis* в качестве вида — индикатора пресной или солоноватой (до 5‰) водной среды.

Ключевые слова: «оазис», солёность, стратиграфия, экология, *Theodoxus*

Семейство брюхоногих моллюсков Neritidae, широко распространённое в Мировом океане, состоит преимущественно из морских видов. Однако один из его родов — *Theodoxus* Monfort, 1810 — объединяет виды, обитающие исключительно в пресных либо солоноватых (до 5‰) водоёмах Евразии. Это обстоятельство позволяет использовать их в качестве биоиндикаторов пресноводной среды, что имеет большое значение для палеорекоkonструкций. В этой связи представляют интерес сведения о существовании локальных популяций *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) в морской среде с солёностью от 13 [5] до 24‰ [17]. *T. fluviatilis* (L., 1758) и *T. littoralis* (L., 1758), предложенные как самостоятельные виды, обитающие, соответственно, в пресной и морской среде, ныне считаются формами одного вида на основании генетической и морфологической идентичности [15].

Если *T. fluviatilis* действительно способен адаптироваться к столь широкому диапазону солёности вод, то индикативная ценность этого моллюска и других теодоксусов девальвируется. Особенно важно правильно оценить экологические возможности теодоксусов для четвертичной стратиграфии Чёрного моря, в предголоценовой истории которого имела место длительная озёрная стадия — новозвксин. Теодоксусы являются характерными предста-

вителями таксоцена гастропод этого этапа развития бассейна [8]. Обнаружение теодоксусов в более поздних донных отложениях, вплоть до современных, Чёрного моря принято объяснять перемещением их раковин из новозвксинского горизонта в результате биотурбации [6].

На основании комплекса геологических, океанологических и биологических данных была предложена гипотеза, объясняющая присутствие пресноводных элементов в черноморской среде наличием «оазисов», локализованных в местах субмаринной разгрузки пресных подземных вод [3, 13]. Этим феноменом предположительно объяснено локализованное присутствие в буровых кернах в каламитских и джеметинских отложениях Севастопольской бухты значительного количества особей *T. fluviatilis* среди средиземноморских видов моллюсков [2, 4, 14].

По морфологии раковин и их окраске в одной скважине присутствуют раковины с фенотипами, соответствующими нескольким видам: *T. danasteri* Lindholm, 1924, *T. euxinus* (Clessin, S., 1885), *T. fluviatilis* (L., 1758), *T. sarmaticus* Lindholm, 1901, *T. velox* V. Anistratenko in O. Anistratenko, Starobogatov & V. Anistratenko, 1999 и *T. pallasi* Lindholm, 1924, а также формы, которые можно считать переходными (рис. 1).

Этот феномен описан впервые в 2014 г. [2], а изна-



Рис. 1. Раковины *T. fluviatilis* из скважины № 3, Севастопольская бухта Чёрного моря

Fig. 1. *T. fluviatilis* shells from borehole № 3, Sevastopol Bay, the Black Sea

начально вышеуказанные таксоны были предложены как самостоятельные виды, обитающие в различных районах. Обнаружение в пределах одного геологического слоя и фактически в одной пробе фенотипов, описанных на основе материалов из различных местообитаний как отдельные и даже эндемичные виды, даёт конхологическое и экологическое подтверждение результатам генных исследований [9]. Аллозимный анализ по данным генного маркирования показал конспецифичность *T. danasteri*, *T. sarmaticus*, *T. velox* и *T. euxinus* широко распространённому виду *T. fluviatilis*. К такому же выводу приводят и результаты морфометрического анализа раковины и половой системы [9]. *T. pallasi*, обнаруживаемый в черноморском бассейне только в субфоссиальном состоянии [6, 8], не подвергался генетическому анализу, однако не исключено, что и этот вид конспецифичен *T. fluviatilis*. Далее мы рассматриваем обнаруженный нами в скважинах Севастопольской бухты комплекс раковин *Theodoxus* как принадлежащий одному виду *T. fluviatilis*.

Севастопольская бухта, расположенная на юго-западе Крымского п-ова (рис. 2), представляет собой врезанную на 6.5 км субширотную вытянутую корытообразную впадину шириной до 1.4 км. Современная максимальная глубина в бухте составляет 19 м. Крутые борта и материнское днище бухты сложены третичными известняками, мергелями и глинами, а ложе заполнено неконсолированными четвертичными отложениями мощностью более 40 м. Свой современный вид Севастопольская бухта приобрела в ходе голоценовой трансгрессии, сформировавшей характерный риасовый тип [4].

Севастопольская бухта является полигоном постоянных морских биологических исследований с начала XX века. Первая подробная карта бентосных биоценозов бухты с описанием их таксономического состава была со-

ставлена С. А. Зерновым [7]. Более чем 100-летние мониторинговые исследования бухты не обнаружили в её акватории живых особей *T. fluviatilis*. Иногда в бентосных пробах в различных частях бухты отмечаются пустые раковины *T. fluviatilis* (Н. К. Ревков, перс. сообщ.), что, очевидно, является результатом выноса в бухту живых особей на плавнике из впадающей в бухту реки Чёрная. Этот вид обитает в реке, начиная с её середины вверх по течению, а в устьевой части отсутствует, что, возможно, связано с повышенной солёностью, вызванной смешением с морскими водами бухты [11]. Солёность поверхностных вод Севастопольской бухты варьирует от 8.00–9.00 ‰ в кутовой части, где происходит смешение с речной водой, до 17.00 на внешнем выходе, где солёность придонных вод достигает 18.45 ‰.

Данные по солёности поровых вод донных голоценовых отложений в разрезе Севастопольской бухты и литературные сведения о специфике распределения и физиологических возможностях *T. fluviatilis* позволяют подтвердить «оазисный» характер присутствия пресноводных моллюсков рода *Theodoxus* в голоценовых комплексах морских видов. Рассмотрение этого необычного феномена важно для понимания взаимодействия специфических «оазисных» комплексов с современной морской экосистемой и уточняет возможности использования теодоксусов в качестве индикаторных видов при палеорекострукциях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Верификация гипотезы «оазисного» характера присутствия пресноводных элементов в морской среде осуществлена на основе анализа опубликованной литературы и собственных данных по экологии и хоровологии *T. fluviatilis*.

Базовые материалы для рассмотрения особенностей



Рис. 2. А — Карта района Севастопольской бухты и реки Чёрная; В — схема расположения участков проведения буровых работ (четырёхугольники) в районе Севастопольской бухты: 1 — устьевая часть, 2 — средняя часть, 3 — кутовая часть

Fig. 2. А — Map of the area of Sevastopol Bay and River Chornaya; В — scheme of the arrangement of drilling plots (quads) in Sevastopol Bay area: 1 — outer part, 2 — middle part, 3 — inner part

формирования и существования *T. fluviatilis* в голоцене получены в результате бурения скважин в акватории Севастопольской бухты (рис. 2). Бурение скважин проводилось механическим колонковым способом трубами диаметром 151–132 мм. Проанализированы керны из 29 скважин, распределённых по трём профилям, расположенным в устьевой (17 скважин), средней (6) и в кутовой (6) частях бухты. В кернах скважин определены литологические типы осадков и таксономический состав моллюсков, что позволило описать фациальную структуру разреза четвертичных отложений бухты [4, 14].

Раковины *T. fluviatilis* были обнаружены в разрезе двух скважин (№ 2, № 3) средней части бухты. Для установления параметров среды обитания моллюсков были привлечены данные по солёности поровых вод грунтов из этих скважин. Для сравнения были проанализированы образцы как из слоя с *T. fluviatilis*, так и из подстилающего (скважина № 3) и вышележащих слоев грунта (скважины № 2 и № 3) (рис. 3). Лабораторные исследования образцов грунта проведены в Севастопольском институте геодинамики и инженерно-технических изысканий (ООО «СИ ГИИН-ТИЗ»). Определение видового состава моллюсков выполнено автором в Институте морских биологических исследований (ИМБИ) им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам анализа данных бурения в акватории Севастопольской бухты в 2013 г., в двух рядом расположенных скважинах помимо морской фауны обнаружены моллюски рода *Theodoxus* Montfort, 1810. Раковины *T. fluviatilis* обнаружены в средней части Севастопольской бухты в отложениях песчанистого ила каламитского (mQ4kl) и джеметинского (mQ4dz) возрастов, в двух рядом расположенных скважинах в интервалах глубин 15.0–16.7 (скв. 2, mQ4dz) и 27.5–28.4 м (скв. 3, mQ4kl)

при глубине моря 12 и 15 м соответственно (рис. 3). Эти отложения содержат довольно разнообразную фауну полигалинных средиземноморских моллюсков, характерных для фации мелководных песчано-илистых грунтов, покрытых водорослями. В этих отложениях присутствуют обломки и отдельные раковины нескольких видов двустворчатых моллюсков Mutilidae, Cardiidae, Veneridae: *Pitar rudis* (Poli, 1795), *Politiitapes aureus* (Gmelin, 1791). Единично отмечена *Donacilla cornea* (Poli, 1791). Количество обломков *Ostrea edulis* L., 1758 незначительно, но составляет от 30 (скв. 3) до 80 % (скв. 2) общего объёма и веса раковинного материала. Характерными для слоя являются гастроподы: *Nassarius reticulatus* (Linnaeus, 1758), *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), *Rissoa* spp. — и несколько видов Hydrobiidae: *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805), *Hydrobia* sp., *Pseudopaludinella leneumicra* (Bourguignat, 1876).

Наибольшее количество теодоксусов обнаружено в скв. 3 в пробе из горизонта 28.4 м (12 экз.). Выше по разрезу их количество уменьшается до 7 экз. на горизонте 27.8 м. *T. fluviatilis* присутствуют в количествах, позволяющих считать его доминантом в нижней части разреза фации и субдоминантным видом танатоценоза — в верхней части слоя mQ4kl (рис. 3). В подошве этого слоя количество *T. fluviatilis* (12 экз.) двукратно превышает число раковин субдоминанта *B. reticulatum* (6 экз.). Выше по разрезу эти виды в танатоценозе меняются местами (*T. fluviatilis* — 7 экз., *B. reticulatum* — 11 экз.). В скважине 2 в пробе из горизонта 15.4 м обнаружен только 1 экз. *T. fluviatilis*. Выше по разрезу и по направлению к центру бухты залегает фация мидийного ила, где теодоксусы отсутствуют (рис. 3).

В месте наибольшего скопления теодоксусов (скв. 3) под тонким слоем четвертичного делювия (dlQ4) располагаются известняки нерасчленённых слоёв (чокракский, караганский и конкский) среднего миоцена (N1ĕk-kn), ко-

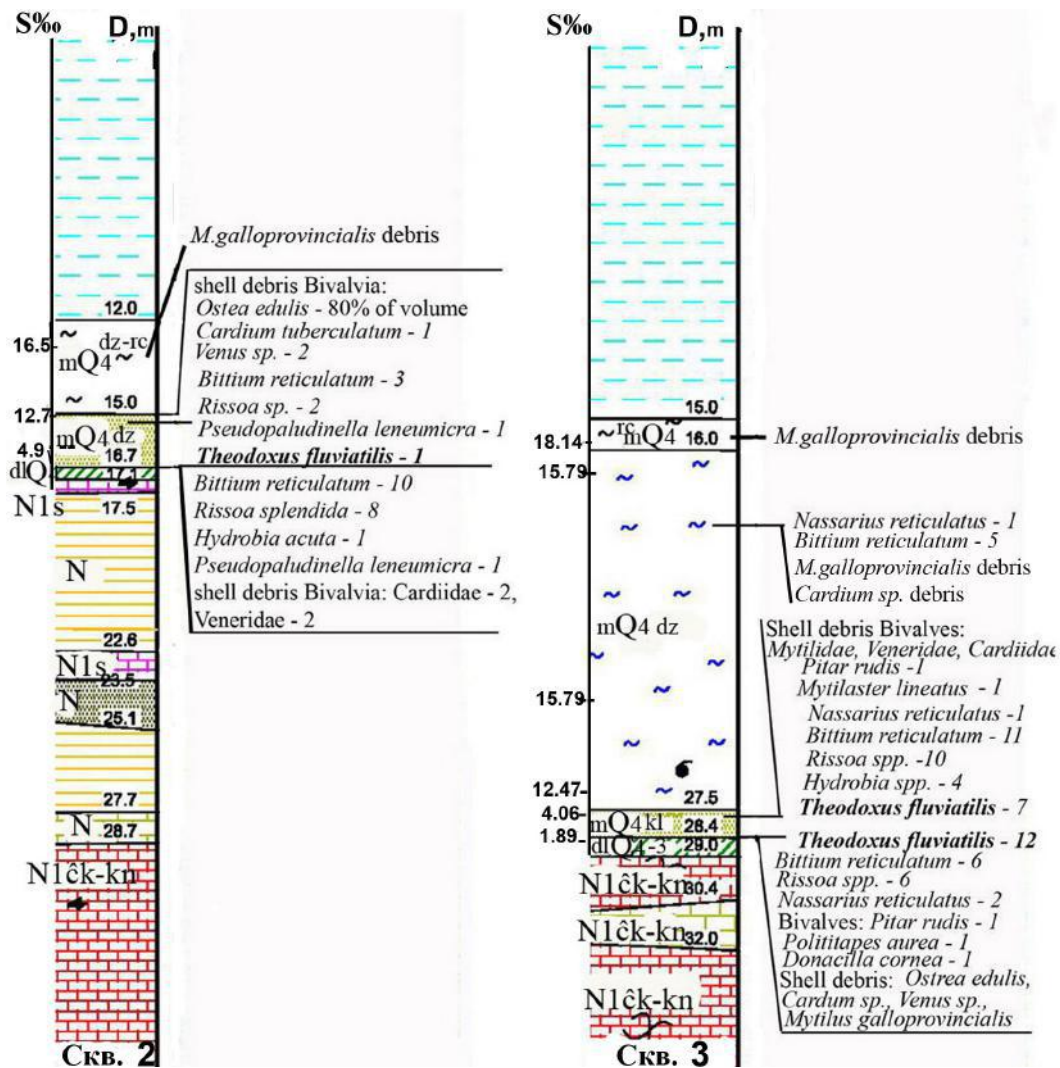


Рис. 3. Буровые колонки скважин № 2 и № 3 (Севастопольская бухта, средняя часть) с указанием фауны танатоценоза и количества экземпляров. S‰ — солёность поровых вод (в промилле). D, m — глубина (в метрах от уровня моря) кровли/подшвы слоёв разреза. Литологические слои: N1ck-kn — известняки нерасчленённых слоёв (чокракский, караганский и конкский) среднего миоцена; N1s — сарматские известняки неогена; dlQ4 — четвертичный песчано-глинистый делювий; mQ4kl — морские песчаные илы каламитского времени, mQ4dz — морские песчанистые илы джеметинского времени; mQ4rc — морские современные илы

Fig. 2. The ground columns of boreholes № 2 and № 3 (Sevastopol Bay, the middle part) indicating thanatocoenoses fauna and the species number. S‰ — salinity of pore water (in psu). D, m — depth (in meters below the sea level) of strata roof/bottom. Lithological strata: N1ck-kn — limestone undifferentiated layers (Chokrak, Karagan, and Kontsk) middle Miocene; N1s — Sarmatian limestones of Neogene; dlQ4 — Quaternary sandy-clay diluvium; mQ4kl — marine sandy silts Kalamitian time; mQ4dz — marine sandy silts Dzhemetinian time; mQ4rc — recent marine silts

торые являются главным региональным водоносным горизонтом [10]. Локализация теодоксусов в скв. 3, вероятно, связана с разгрузкой подземных вод, способной сформировать пресноводные «оазисы». Измерение солёности поровых вод донных отложений в скважинах 2, 3 подтверждает такое предположение.

Солёность поровых вод в верхней части делювиальных отложений (dlQ4), перекрывающих водоносный известняк, в скважине 3 на горизонте 28.9 м составляет 1,89‰ (рис. 3), а в верхней части слоя, относящегося к

морской фации (mQ4kl, горизонт 27.8 м), — 4.06‰. Это явно свидетельствует о наличии в данном месте разгрузки пресной воды из материнских известняков (N1ck-kn). Уменьшение количества особей *T. fluviatilis* в пробе вверх по разрезу от 12 до 7, вероятно, отражает увеличение солёности от подошвы к кровле пласта. В вышележащей толще фации мидийного ила (mQ4dz) солёность резко увеличивается вверх по разрезу от 12.47 в нижней части до 15.79‰ в средней и верхней частях слоя (рис. 3). Такой уровень солёности, очевидно, неприемлем для существо-

вания *T. fluviatilis* и ограничивает его распространение в вышележащих слоях.

В скважине 2 в составе фауны моллюсков фации мелководных песчано-илистых грунтов, покрытых водорослями, обнаружен только один экземпляр *T. fluviatilis*. Очевидно, что связанная с коренными сарматскими известняками неогена (N1s) субмаринная разгрузка имела незначительный дебит, который, несмотря на небольшую солёность поровых вод (4.90 ‰) в средней части слоя (16.6 м), не обеспечивал условий для массового развития *T. fluviatilis*. В подошве перекрывающего слоя (15.0 м) солёность поровых вод резко возрастает до 12.65 ‰ и повышается вверх по разрезу до 16.50 (рис. 3).

В кутовой части бухты, где солёность вод наименьшая (8–9 ‰), в толще голоценовых отложений, как морских, так и аллювиальных, *T. fluviatilis* не был обнаружен ни в одной из 6 скважин. Морские голоценовые грунты близ кутовой части бухты представлены илами мощностью до 1.5 м с большим содержанием (около 40 %) обломков и целых раковин разнообразной по видовому составу малакофауны. Gastropoda: *Gibbula albida* (Gmelin, 1791), *Bittium reticulatum*, *Cerithiopsis minima* (Brusina, 1865), *Rissoa splendida* Eichwald, 1830, *Iravadia quadrasi* (O. Boettger, 1893) (= *Rissoa venusta* Garrett, 1873), *Hydrobia* sp., *Marshallora adversa* (Montagu, 1803) (= *Triphora parva* (Milaschewitsch, 1916)), *Nassarius reticulatus*, *Retusa truncatula* (Bruguère, 1792); Bivalvia: *Ostrea edulis*, *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1889), *Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata* (Linnaeus, 1758), *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758), *C. glaucum* (Bruguère, 1789), *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791), *Chamelea gallina*, *Politiitapes aureus*, *Loripes lucinalis* (Lamarck, 1818), *Lucinella divaricata* (Linnaeus, 1758). Такой набор видов моллюсков характерен для мелководных илистых грунтов, покрытых водорослями, и соответствует фации зарослей морской травы и рдеста (*Potamogeton*), описанной ещё С. А. Зерновым [7] для кутовой части и прибрежной зоны Севастопольской бухты. Аллювиальные отложения обогащены растительными остатками, но раковины моллюсков в них не обнаружены. Коренные породы в кутовой части бухты представлены мергелями палеогена [4], которые не являются водоносными и не создают условий для развития локальной пресноводной бентосной фауны по «оазисному» типу, а солёность смешанных речных и морских вод (8–9 ‰) превышает пределы толерантности *T. fluviatilis*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема присутствия в морской среде пресноводных элементов вообще и теодоксусов в частности имеет два основных аспекта: возможность их попадания в местообитание (местонахождение) и возможность выживания в чужеродных условиях.

Наиболее характерная среда обитания теодоксусов —

реки и озёра, где они предпочитают твёрдые субстраты — поверхность камней, корней деревьев, стебли макрофитов. В онтогенезе *T. fluviatilis*, как у всех пресноводных гастропод, отсутствует стадия плавающей личинки, что предотвращает вынос личинок и молоди в чужеродную морскую среду. Зародыш *T. fluviatilis* развивается внутри яйцевой капсулы, которую самка откладывает на камни и растения или себе на раковину. Пока идет процесс затвердевания раковины, молодые улитки прячутся в щелях и полостях естественных субстратов. Поэтому распространение теодоксуса в чужеродной среде возможно при посредстве транспортировки на древесных или других плавающих фрагментах, вынесенных в море.

Наиболее вероятным источником поступления теодоксусов в морской биоценоз Севастопольской бухты является река Чёрная, устье которой в голоцене было значительно ближе к центральной части бухты, где расположен наш опорный разрез. Имеющиеся данные по солёности поровых вод в наших скважинах не превышают известные пределы (5 ‰) для *T. fluviatilis* [6]. Однако комплекс ископаемой малакофауны из слоя, содержащего раковины *T. fluviatilis*, состоит из средиземноморских видов, которые обычно обитают при более высокой солёности вод. Этот парадокс можно объяснить следующим образом. В зонах субмаринной разгрузки подземных вод в придонном водном слое существуют зоны распреснения, которые не фиксируются стандартными океанографическими методами, поскольку смешивание с солёной водой происходит уже в непосредственной близости от дна. Однако для мелких организмов, таких как теодоксусы, даже тонкой плёнки распреснённой воды на поверхности дна может быть достаточно для существования при фоновой чужеродной водной среде. При этом более крупные организмы могут существовать на этом же месте или в непосредственной близости в привычной для них мезогалинной обстановке.

В современных биоценозах Севастопольской бухты живые теодоксусы не обнаружены. Отсутствие необходимого комплекса экологических параметров, прежде всего подводной разгрузки подземных пресных вод достаточной мощности, не позволяет сформироваться локальной популяции *T. fluviatilis* в бухте при наличии материнской популяции в реке Чёрная.

Лабораторные опыты, поставленные на *T. fluviatilis* из реки Чёрная, показывают, что при солёности 5 ‰ уже на третий день гибнет 20 % тестируемых особей, при солёности 13 ‰ на третий день опыта только 10 % особей проявляют признаки жизнедеятельности, а при солёности 15 ‰ гибнет 100 % тестируемых моллюсков [11]. Эти данные вполне согласуются с известными ранее [6] и с результатами наших исследований.

В то же время имеются сведения о нескольких локальных популяциях *T. fluviatilis*, обитающих в солоноватоводных условиях в Одесском заливе Чёрного моря [5] и в различных районах Северного моря и Балтики [15–17]. Со-

лёность прибрежных вод Одесского залива — 16 ‰, но в единственном районе, где были обнаружены теодоксусы (мыс Фонтан), она не превышает 13 ‰ [5]. Название «Фонтан» связано с наличием в этом районе большого количества пресных источников, служивших для водоснабжения города Одессы до сооружения водопровода. Можно предположить, что местообитание *T. fluviatilis* в районе мыса Фонтан локализовано на участках субмаринной разгрузки. Возникновение этой популяции связывается с притоком из рек, впадающих в северо-западную часть Чёрного моря [5]. В 2001 г. численность *T. fluviatilis* снизилась по сравнению с 1998 г., на грунте отмечалось большое количество мёртвых особей [5]. Такая ситуация может объясняться изменением дебита субмаринных источников пресных подземных вод.

Солоноватоводные популяции *T. fluviatilis* не стабильны и могут исчезать, как, например, в фиорде Idefjorden на границе Норвегии и Швеции. Предполагается, что исчезновение этой популяции, известной с XIX века, является результатом загрязнения среды [17]. Однако вполне вероятно, что это явление связано с уменьшением дебита или полным исчезновением источника пресных вод. В пользу «оазисной» природы морских популяций *T. fluviatilis* говорит и тот факт, что миграция теодоксусов из одной среды в другую не отмечена ни разу; между местообитаниями этих форм всегда наличествует зона, где они отсутствуют [17]. Объяснение такого распределения явной выраженностью экологических предпочтений у двух форм *T. fluviatilis* [17] представляется эволюционно и экологически менее убедительным, чем предположение о связи морских популяций с локальными зонами распределения.

Если предположить, что популяция *T. fluviatilis* мыса Фонтан адаптирована к среде с солёностью 13 ‰, то реализацию таких возможностей у вида логично ожидать и в других районах Чёрного моря с аналогичной или более низкой солёностью вод. Однако пока такие популяции в Чёрном море не известны. Нет их и в Азовском море, солёность вод которого составляет 10–12 ‰, хотя теодоксусы отмечены в приустьевой части впадающих в море рек [1]. В Таганрогском заливе Азовского моря, где солёность изменяется от 2 ‰ в кутовой части до 10 на выходе в море, теодоксусы также не обнаружены. Следовательно, за геологически значимый период с новозвксина (более 10 тыс. лет) теодоксусы в Азово-Черноморском бассейне не эволюционировали до жизненной формы, адаптированной к постоянному обитанию в среде с солёностью свыше 5 ‰.

В Северном и Балтийском морях солоноватоводная форма *T. fluviatilis* (f. *littoralis*) обнаружена в районах с умеренной солёностью. Солёность вод варьирует от 2–3 ‰ во внутренней части крупных заливов до 6–8 в открытой акватории Балтики и достигает 20–24 ‰ в районе Каттегата. В южной Балтике распространение теодоксусов ограничено прибрежной зоной с солёностью вод от 2 до

15 ‰. Теодоксусы обнаружены также в удалённых от берега зонах, где солёность ниже 7–8 ‰ [17]. Спорадический характер распределения и преимущественная приуроченность к зонам с наименьшей солёностью позволяют предположить, что наличие теодоксусов в Северном и Балтийском морях может быть связано с субмаринной разгрузкой пресных вод. Безусловно, эта гипотеза нуждается в инструментальном подтверждении на натуре.

Отношение к солёности определяется способностью организма осуществлять процессы жизнедеятельности в определённой среде. Биохимические процессы внутри организма и в системе организм — среда осуществляются при помощи осмотического движения жидкостей. Эвригалинность или стеногалинность вида является отражением его филогенеза в определённой среде. Способность изменять солёность у морских гастропод обычно варьирует в диапазоне 1–3 ‰ по отношению к внешним условиям. Пресноводные моллюски ещё менее приспособлены к регуляции солёности, что резко ограничивает возможности колонизации ими морской среды. Вероятно, что помимо осморегуляции *T. fluviatilis* обладает механизмом формирования и сохранения в мантийной полости жидкости пониженной солёности. Такой механизм в природе должен обеспечить возможность временной миграции моллюсков для питания по периферии зон распределения и временно пребывания в природных водах с фоновыми значениями солёности от 5 до 24 ‰.

Лабораторные исследования осмотической реакции на инородную среду *T. fluviatilis* из вод Балтийского моря с солёностью 8 ‰ и из пресной воды показали, что две экоформы демонстрируют различные реакции [16]. Оказалось, что животные из солоноватой среды одинаково хорошо переносят пребывание в воде как минимальной солёности 0.5 ‰, так и 32.0 ‰ солёности (все особи открывали свои крышечки и активно передвигались в контейнерах). Тогда как животные, обитающие в пресной воде, переносят солёность до 16.0 ‰, но не выживают в средах с более высокими концентрациями солей. Когда пресноводные животные были переведены из аэрированного искусственного водоёма 0.5 ‰ солёности в среду с солёностью 16.0, они потеряли примерно одну треть своей массы мягких тканей в течение 2 ч, а в период между 2 и 24 ч после перемещения вес их мягких тканей более не уменьшался. Животные как из пресноводной, так и из солоноватой среды водой регулировали жидкости тела на уровне или чуть выше изоосмотической линии при перемещении в различные по солёности среды в диапазоне 0.5–16.0 ‰, что свидетельствует о тенденции в обеих группах животных к осмокомфортности. Животные из пресноводной популяции, помещённые в морскую воду (32 ‰), были неактивны, не открывали свои крышечки и не достигали нового устойчивого состояния после 24 ч пребывания в морской воде. Однако животные, собранные в солоноватой среде и переведённые в лабораторную морскую воду 32 ‰ солёности, открыли свои крышечки и начали двигаться в

течение 2 ч после перемещения. Эти животные были активны в таких условиях более 2 дней и оставались живы после 3 месяцев эксперимента. Эти результаты позволили исследователям отнести *T. fluviatilis* к эвригалинным и осмотолерантным организмам по крайней мере в диапазоне солёности 0.5 и 16.0 ‰ [16].

Столь впечатляющие лабораторные данные по способности к адаптации находятся в противоречии с реальным распределением *T. fluviatilis* в естественной солоноватой морской среде, особенно применительно к Азово-Черноморскому региону. Имеющееся противоречие объясняется тем, что потенциальная эвригалинность моллюсков может значительно отличаться от реальной. Лабораторные эксперименты показали большой потенциал эвригалинности у некоторых черноморских гастропод. Так, в лаборатории взрослые особи рода *Hydrobia* могут жить и даже размножаться при солёности 58 ‰, притом что наиболее комфортной для них является природная среда с солёностью 10–12 ‰. В Чёрном море в среде с более высокой солёностью эти моллюски практически не встречаются, что ограничивает их распространение в основном северо-западной частью моря [12]. Потеря 1/3 массы мягкого тела *T. fluviatilis* при помещении в среду с солёностью до 16 ‰ [16] говорит о существенной перестройке организма в стрессовых условиях. И совершенно очевидно, что полноценно в таком состоянии организм не способен выполнять свои физиологические функции. Дальнейшая стабилизация массы в этих искусственных условиях свидетельствует о достижении предела физиологических возможностей по осморегуляции.

Соответственно, делать выводы о степени осмотолерантности на основе лабораторных опытов некорректно. Для оценки экологической валентности вида необходимо опираться на натурные наблюдения и проводить их максимально тщательно, чтобы не пропустить тонких особенностей среды, таких, например, как наличие в придонном слое субмаринной разгрузки пресных вод. Кроме того, в природной экосистеме на организм воздействуют и другие параметры, в частности колебания (ход) температуры различного временного масштаба, специфика состава солей конкретного водоёма и другие. Нужно иметь в виду, что на разных этапах жизненного цикла моллюсков их толерантность к изменениям солёности меняется. Взрослые формы значительно более толерантны, чем молодь и личинки [12].

Сравнительный анализ двух экоформ *T. fluviatilis* показывает, что пресноводные особи имеют более крупную (до 13.1 против до 9.3 мм) и более толстостенную раковину, чем особи из солоноватой среды. Максимальная масса также ощутимо различна и достигает 343 мг у пресноводных особей против 124 мг у солоноватоводных [17]. В реке Чёрная, впадающей в Севастопольскую бухту, в летний период преобладают особи размером 8–10 мм [11], тогда как размер особей *T. fluviatilis* из голоценовых отложений Севастопольской бухты не превышал 8 мм (рис. 1).

Удельная численность, размер яйцевых капсул и взрослых особей *T. fluviatilis*, обнаруженных в мезо- и полигалинной среде, меньше, чем в пресноводной [17]. Эти показатели свидетельствуют об угнетённом состоянии особей *Theodoxus* в солоноватой воде по сравнению с состоянием в оптимальной пресной. Особенности существования популяций теодокусов в морской солоноватой среде (локальность, изолированность, нестабильность, угнетённость), скорее всего, объясняются наличием дополнительных специфических условий. Наиболее вероятно, что теодокусы могут существовать в морском бассейне в «оазисных» условиях, связанных с субмаринной разгрузкой подземных вод [3, 13]. Распространение и существование специфичных видов в таких «оазисах» соответствует комплексу условий, приведённому выше. Субмаринные источники могут менять свой дебит сезонно или в связи с климатическими изменениями, вплоть до полного исчезновения. Соответственно, это отражается на условиях и принципиальной возможности существования «оазисной» пресноводной фауны.

Выводы:

1. Скопления *T. fluviatilis*, обнаруженные бурением в средней части Севастопольской бухты в каламитских и джеметинских отложениях с солёностью поровых вод ниже 5 ‰, говорят о наличии пресноводной обстановки, локализованной по «оазисному» типу в местах субмаринной разгрузки.
2. Последовательное уменьшение количества *T. fluviatilis*, а затем и полное их исчезновение вверх по разрезу голоценовой толщи Севастопольской бухты связано с изменением солёности поровых вод, которая определяется уменьшением дебита соответствующих горизонтов источников, и с увеличением мощности илов, перекрывающих пресноводные источники.
3. Синхронное и синтопное *T. fluviatilis* присутствие комплекса средиземноморских видов объясняется тем, что пресные воды субмаринной разгрузки создают достаточно тонкую плёнку непосредственно у дна. Выше морская вода смешивается с грунтовой водой, формируя солёность, приемлемую для эвригалинных видов.
4. Наличие значительного количества выходов грунтовых вод в районе мыса Фонтан Одесского залива Чёрного моря позволяет считать их причиной не только распреснения морских вод до 13 ‰, но и локального формирования придонной плёнки ещё более распреснённой воды, приемлемой для обитания *T. fluviatilis*.
5. Отсутствие моллюсков рода *Theodoxus* в составе современных биоценозов Чёрного и Азовского морей, а также характер их встречаемости в голоценовых и новоэвксинских отложениях позволяет использовать этих гастропод в качестве экологических маркеров наличия пресноводной или слабо солоноватой (до 5 ‰) среды.

Благодарности. Автор благодарен к. г.-м. н. Иванову В. Е. (ООО «СИ ГИИНТИЗ», Севастополь) за предоставленные материалы бурения в Севастопольской бухте,

к. б. н. Ревкову Н. К. (ИМБИ РАН, Севастополь) за информацию о нахождении раковин *T. fluviatilis* в современных донных отложениях Севастопольской бухты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Анистратенко В. В., Халиман И. А., Анистратенко О. Ю. Моллюски Азовского моря. Киев : Наукова думка, 2011. 172 с. [Anistratenko V. V. Khaliman I. A., Anistratenko O. Yu. *Mollyuski Azovskogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 2011, 172 p.]
2. Бондарев И. П. Комплекс моллюсков рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) в голоценовых отложениях Севастопольской бухты // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 3. С. 32. [Bondarev I. P. Complex of mollusks genus *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) in Holocene sediments of Sevastopol Bay. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2014, T. 13, no. 3, pp. 32. (in Russ.)]
3. Бондарев И. П., Ломакин И. Э. О возможности существования очагов пресноводной или солоноватоводной фауны на шельфе, материковом склоне и в глубоководной впадине Черного моря // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2012. № 3 (29). С. 75–84. [Bondarev I. P., Lomakin I. E. O vozmozhnosti sushchestvovaniya ochagov presnovodnoi ili solonovатовodnoi fauny na shelfe, materikovom sklone i v glubokovodnoi vpadine Chernogo moray. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2012, no. 3 (29), pp. 75–84.]
4. Бондарев И. П., Ломакин И. Э., Иванов В. Е. Особенности формирования и развития Севастопольской бухты // *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*. 2015. № 4 (42). С. 19–31. [Bondarev I. P., Lomakin I. E., Ivanov V. E. Osobennosti formirovaniya i razvitiya Sevastopol'skoi bukhty. *Geologiya i poleznye iskopaemye Mirovogo okeana*, 2015, no. 4 (42), pp. 19–31.]
5. Бутенко О. И. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) в Одесском заливе Черного моря // *Экология моря*. 2001. Вып. 58. С. 27–28 [Butenko O. I. Mollusks of genus *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) in the Odessa Bay of the Black Sea. *Ecologiya Morya*, 2001, iss. 58, pp. 27–28. (in Russ.)]
6. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски — Gastropoda Cuvier, 1797 // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1972. С. 65–166. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I. Klass bryukhonogie mollyuski — Gastropoda Cuvier, 1797. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kiev: Naukova dumka, 1972, pp. 65–166.]
7. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // *Записки Императорской Академии наук*. Спб., 1913. Т. 32, № 1. 299 с. [Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya. In: *Zapiski Imperatorskoi Akademii nauk*, SPb., 1913, vol. 32, no. 1, 299 p.]
8. Ильина Л. Б. *История гастропод Черного моря*. Москва : Наука, 1966. 228 с. [Ilyina L. B. *Istoriya gastropod Chernogo morya*. Moscow: Nauka, 1966, 228 p.]
9. Межжерин С. В., Тарасова Ю. В., Жалай Е. И. Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) Украины: морфологический и аллозимный анализ // *Вестник зоологии*. 2011. Т. 45, № 6. С. 531–540. [Mezhzherin S. V., Tarasova J. V., Zhelay E. I. Mollusks of the Genus *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) of Ukraine: the Morphological Analysis and Analysis of Allosymes. *Vestnik zoologii*, 2011, vol. 45, no. 6, pp. 531–540 (in Russ.)]
10. Моисеев А. С. Гидрогеологический очерк г. Севастополя и его окрестностей // *Труды Всесоюзного Геолого-разведочного Объединения Н.К.Т.П. СССР*. Москва ; Ленинград, 1932. Вып. 137. 56 с. [Moiseev A. S. Hidrogeologicheskii ocherk g. Sevastopolya i ego okrestnostei. *Trudy Vsesoyuznogo Geologo-razvedochnogo Ob'edineniya N.K.T.P. SSSR*. Moscow ; Leningrad, 1932, iss. 137, 56 p.]
11. Оскольская О. И., Бондаренко Л. В. К вопросу о распределении *Theodoxus fluviatilis* в реке Черной (Западный Крым) // *Эколого-функциональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища* : зб. наук. праць. Житомир : Волинь. 2004. С. 126–129. [Oskol'skaya O. I., Bondarenko L. V. K voprosu o raspredelenii *Theodoxus fluviatilis* v reke Chernoi (Zapadniy Krym) In: *Ekologo-funktsional'ni ta faunistichni aspekti doslidzheniya mollyuskiv, ikh rol' u bioindikatsii stanu navkolishn'ogo seredovishcha*: zbirnik naukovikh prats'. Zhitomir: Volin', 2004, pp. 126–129.]
12. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh mollyuskov Chernogo morya*. Kiev: Naukova dumka, 1984, 176 p.]
13. Bondarev I. P. Freshwater and brackish “oasis” fauna in the Black Sea deep. *Biodiversity Journal*, 2012, vol. 3, no. 3, pp. 237–242.
14. Bondarev I. P. Holocene molluscan complexes of Sevastopol Bay. In: GCP 610 : *Third Plenary Conference and Field Trip “From the Caspian to Mediterranean: Environmental Change and Human Response during the Quaternary”* (22–30 September 2015, Astrakhan, Russia): Proceedings. Moscow, 2015, pp. 40–43.
15. Bunje P. M. E. Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). *Molecular Ecology*, 2005, vol. 14, iss. 14, pp. 4323–4340.
16. Symanowski F., Hildebrandt J. P. Differences in osmotolerance in freshwater and brackish water populations of *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda:

- Neritidae) are associated with differential protein expression. *Journal Comparative Physiology B*, 2009, vol. 180, iss. 3, pp. 337–346.
17. Zettler M. L., Frankowski J., Bochert R., Rohner M.

Morphological and ecological features of *Theodoxus fluviatilis* (LINNAEUS, 1758) from Baltic brackish water and German freshwater populations. *Journal Conchology*, 2004, vol. 38, no. 3, pp. 305–316.

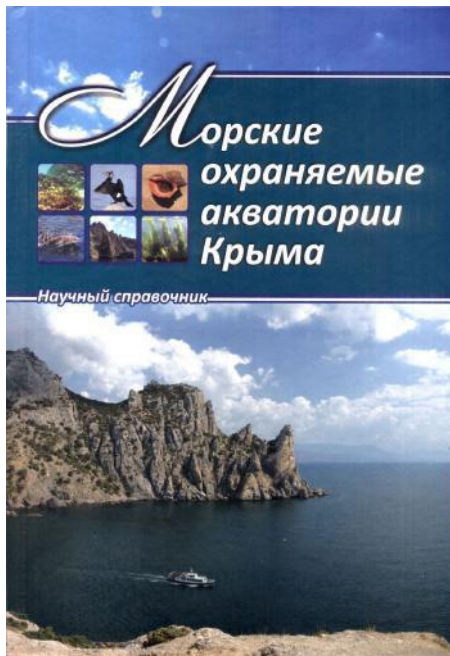
Theodoxus fluviatilis (Gastropoda, Neritidae) as environmental marker

I. P. Bondarev

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

The phenomenon of *Theodoxus fluviatilis* presence in freshwater and marine habitats for a possible use of the species as a bioindicator is considered. The information about finding of *T. fluviatilis* in the basins of the Black, Baltic and North Seas is analyzed, and the possibility of the use of laboratory experiments, connected with the adaptive ability of the species to different salinity, is critically examined. Materials of the drilling in Sevastopol Bay are examined, and the results are compared with the published data on chorology and ecology of the species. The presence of *T. fluviatilis* in Holocene marine sediments of the Bay and in the contemporary brackish-water environment is explained by the mollusk localization near the sources of the submarine groundwater discharge. The following conclusion is drawn: *T. fluviatilis* can be used as an indicator species in freshwater or in low brackish (up to 5 ‰) water environment.

Keywords: „oasis“, ecology, salinity, stratigraphy, *Theodoxus*



Мильчакова Н. А., Александров В. В., Бондарева Л. В., Панкеева Т. В., Чернышова Е. Б. Охраняемые морские акватории Крыма. Научный справочник / ред. Н. А. Мильчакова. – Севастополь ; Симферополь : Н. Орианда, 2015. – 300 с. : ил., 200 цв. ил.

Научный справочник является первым иллюстрированным пособием по морским охраняемым акваториям Крыма. В нем представлены сведения о 32 приморских особо охраняемых природных территориях (ООПТ), их статусе и категории, дана общая характеристика объектов, описаны морская и наземная флора и фауна, прибрежные сообщества, данные об ихтиофауне и орнитокомплексах, охраняемых видах и биотопах. Для всех ООПТ приведены природные и антропогенные угрозы природным комплексам, охарактеризовано природопользование в границах объектов, на прилегающих территориях и акваториях, рассмотрены предложения по оптимизации и перспективы развития сети морских охраняемых акваторий.

В справочнике представлены фотографии и карты-схемы объектов, подводные фотографии гидробионтов и биотопов, в том числе охраняемых (Красная книга РФ, проект Красной книги Крыма, Красная книга Черного моря, Natura 2000), включена информация о национальной и международной законодательной базе, приведен обширный терминологический словарь.

Книга предназначена для экологов, гидробиологов, специалистов в области охраны природы и рационального природопользования, будет полезна учителям и студентам, аспирантам, туристам и всем, кто интересуется вопросами охраны природы Крыма, Черного и Азовского морей.

Издание приурочено к 145-летию Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, г. Севастополь (ранее Севастопольская биологическая станция и Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского).