

СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЛИПИДОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ У ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ РОДА *DREISSENA* В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (РОССИЯ)

© 2025 Михайлов Р.А.^{1*}, Нестеров В.Н.²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Ярославской обл., Россия

²Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия
e-mail: *roman_mihaylov_1987@mail.ru

Поступила в редакцию 3.03.2025. После доработки 14.07.2025. Принята к публикации 18.08.2025

В данной работе представлены результаты исследования состава и содержания липидов и жирных кислот (ЖК) в мягких тканях инвазионных моллюсков рода *Dreissena*, обитающих в Куйбышевском водохранилище. У видов *D. polymorpha* и *D. bugensis*, встречающихся на разных участках водоёма, выявлен идентичный состав фосфолипидов (ФЛ) и нейтральных липидов (НЛ) в телах, мантийных тканях, печени и жабрах. В структуре ФЛ преобладают фосфатидилхолин (ФХ) и фосфатидилэтаноламин (ФЭА), причём ФХ в жабрах *D. polymorpha* количественно превосходит ФЭА в остальных органах. Среди НЛ доминируют холестерин (ХС) и триацилглицериды (ТАГ). Высокие концентрации жира в печени и в целых особях обоих видов свидетельствуют о благоприятных условиях обитания в исследованных участках. Профиль ЖК моллюсков совпадает, наиболее значимыми кислотами в печени являются пальмитиновая, эйкозеновая, эйкозопентаеновая и докозопентаеновая. У *D. polymorpha* наблюдается преобладание полиненасыщенных жирных кислот, тогда как у *D. bugensis* – мононенасыщенных.

Ключевые слова: моллюски, инвазия, Dreissenidae, липиды, жирные кислоты, водохранилища.
DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-137-149

Сокращения: ДО – донные отложения; ЗВ – загрязняющие вещества; ПДК – предельно допустимая концентрация; ТМ – тяжёлые металлы; УКИЗВ – удельно комбинаторный индекс загрязнённости воды; ССА – канонический корреляционный анализ; ОЛ – общие липиды; ПОЛ – перекисное окисление липидов, МДА – малоновый диальдегид; ТБК – тиобарбитуровая кислота; НЛ – нейтральные липиды; ФЛ – фосфолипиды; ЖК – жирные кислоты; МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты; НЖК – насыщенные жирные кислоты; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; НМР – неметиленразделенные кислоты; ФХ – фосфатидилхолины; ФЭА – фосфатидилэтаноламины; ФИ – фосфатидилинозиты; ФС – фосфатидилсерины; ЛФХ – лизоформы фосфатидилхолина; ДФГ – дифосфатидилглицерины; ЭС – эфиры стериннов; ТАГ – триацилглицерины; СК – свободные кислоты; ХС – холестерин; ДАГ – диацилглицерины; ФК – фосфатидные кислоты; С11:0

– каприновая ЖК; С11:0 – ундециловая ЖК; С12:0 – лауриновая ЖК; С14:0 – миристиновая ЖК; С14:1 – миристолеиновая ЖК; С15:0 – пентадекановая ЖК; С15:1 – пентадеценовая ЖК; С16:0 – пальмитиновая ЖК; С16:1(n-7) – пальмитолеиновая ЖК; С17:0 – маргариновая ЖК; С17:1 – гептадеценовая ЖК; С18:0 – стеариновая ЖК; С18:1(n-9) – олеиновая ЖК; С18:2(n-6) – линолевая ЖК; С18:3(n-3) – альфа-линоленовая; С18:3(n-6) – гамма-линоленовая ЖК; С20:1(n-9) – эйкозеновая ЖК; С20:3(n-3) – эйкозатриеновая ЖК; С20:3(n-6) – докозагексаеновой ЖК; С20:4(n-6) – арахидоновая ЖК; С20:5(n-3) – эйкозопентаеновая ЖК; С22:1(n-9) – эруковая ЖК; С22:2 – докозодиеновая ЖК; С22:6(n-3) – докозагексаеновая ЖК; С23:0 – трикозановая ЖК; С24:0 – лигноцириновая ЖК; С24:1 – нервоновая ЖК.

Введение

Биологические инвазии стали одной из главных угроз, стоящих перед биоразнообра-

зием и функционированием экосистем [Pušek et al. 2020; Renault et al. 2022]. Чужеродные виды оказывают воздействие на местные сообщества на всех уровнях биологической организации [Vilà et al., 2011; Crystal-Ornelas, Lockwood, 2020]. Среди наиболее агрессивных и успешных чужеродных инвазий выделяются двустворчатые моллюски. Многие представители этой группы обладают непревзойденной адаптивностью и репродуктивной мощностью, что наделяет их инвазивными чертами. Это проявляется в их способности к расселению, воздействию на окружающую среду и созданию негативных социально-экономических последствий [Hulme, 2021]. Распространение двустворчатых моллюсков показало существование крупных инвазионных коридоров – путей их экспансии [Bij de Vaate et al., 2002].

Наиболее известными вселенцами среди моллюсков являются представители понто-каспийского комплекса из рода *Dreissena*. Они образуют основу донных биоценозов водоёмов Волжского бассейна [Михайлов, 2015; Перова и др., 2018; Курина, 2020]. Представители этой группы обитают как в стоячих, так и в проточных пресных водах и способны существовать в эстуарных зонах рек, впадающих в моря [Neumann, Jenner, 1992]. Наиболее известными представителями данного рода являются: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897). В последние десятилетия эти моллюски значительно расширили свои ареалы в пресноводных гидросистемах Европы и Северной Америки. Однако наблюдается сокращение численности *D. polymorpha* и одновременный рост популяции *D. bugensis* [Marescaux et al., 2015; Matthews et al., 2014; Karatayev, Burlakova, 2022]. Основные факторы, способствующие уменьшению численности *D. polymorpha*, включают снижение концентрации питательных веществ [Haubach, Christmann, 2009], снижение насыщения воды кислородом [Karatayev et al., 1998] и увеличение заиливания грунтов [Karatayev et al., 1998; Zhulidov et al., 2004]. Специфические физиолого-биохимические реакции этих моллюсков на изменения окружающей среды могут прояснить понимание конкурентных преимуществ одного вида над другим.

Способность *Bivalvia* выдерживать длительные неблагоприятные условия обеспечивается деятельностью ряда адаптивных механизмов на различных уровнях организации, но в первую очередь биохимическими адаптациями [Фокина и др., 2011]. Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счёт реализации механизмов метаболических реакций с участием липидов, белков, аминокислот и др. [Немова, 2023]. Кроме того, имеются сведения о трофоэкологических взаимосвязях в содержании липидных макромолекул (фосфолипидов и триацилглицеринов) у гидробионтов [Мурзина, 2019; Voronin et al., 2021]. Жирные кислоты также являются одними из наиболее ценных и «чувствительных» липидных компонентов, активно участвующих в развитии компенсаторных реакций у живых организмов [Voronin et al., 2023].

Исследования липидов и жирных кислот *D. bugensis* в современной литературе остаются недостаточно освещёнными, особенно в сравнении с *D. polymorpha* [Faria et al., 2009; Lazzara et al., 2012]. Существующие данные преимущественно демонстрируют сезонные колебания веса [Bij de Vaate et al., 1991; Nalera et al., 1993], биомаркеры различных загрязнителей [Климова и др., 2020; Potet et al., 2018] и сравнительный анализ пищевых спектров видов [Makhutova et al., 2013].

Важным аспектом исследования моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* является факт их уникальности как идеальной системы для изучения биохимических особенностей в условиях изменяющейся экологии водоёмов. Они часто ведут конкурентную борьбу за обитание и ресурсы как между собой, так и с аборигенными видами [Nowicki, Kashian, 2018]. Эти обстоятельства подчёркивают необходимость глубокого понимания биохимии инвазионных моллюсков рода *Dreissena* и важность дальнейших исследований.

Между тем угрожающие масштабы загрязнения водных экосистем всё сильнее опережают возможности научно обоснованных оценок антропогенного воздействия. Задача разработки и совершенствования методов контроля влияния вредных веществ на состояние биоты остаётся как никогда акту-

альной. В этом контексте биохимический подход представляется наиболее перспективным [Довженко, 2006]. Поэтому настоящее исследование ставит своей целью установить и проанализировать состав и содержание липидов и жирных кислот в мягких тканях чужеродных моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* в Куйбышевском водохранилище.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили на Куйбышевском водохранилище, которое является шестой ступенью каскада Волжских водохранилищ и крупнейшим среди всех водохранилищ в Европе (54°42'09" с. ш., 48°51'34" в. д.). Оно образовано двумя крупными водными артериями – реками Волга и Кама. Создано для целей энергетики, водного транспорта, а также является рыбохозяйственным объектом, источником водоснабжения и местом рекреации. Общая площадь водосбора Куйбышевского водохранилища составляет 1 200 200 км². Представляет собой ряд озеровидных расширений, соединённых между собой узкими речного типа протоками. Расширенные участки шириной 15–20 км чередуются с узкими проливами, ширина которых не превышает 3–5 км [Куйбышевское водохранилище..., 2008].

Для отбора проб были выбраны две станции Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища, на которых, как показали многолетние исследования, виды *D. polymorpha* и *D. bugensis* встречаются отдельно друг от друга (рис. 1).

Моллюсков для биохимических исследований отбирали с помощью дночерпателя Экмана-Берджи. Моллюсков отделяли от грунта промыванием через сито № 23 и в течение часа доставляли в лабораторию в ёмкостях с водой, взятой с места их отлова. На станции 1 были собраны представители *D. bugensis*, на станции 2 – *D. polymorpha*. Станция 1 расположена ближе к левому берегу водохранилища и характеризуется гидродинамическими влияниями ветровых течений южного направления, доминирующих в летний период, и течений, вызванных прямыми и обратными волнами попусков Жигулевской ГЭС. На данном участке донные осадки представлены илистыми песками. Среднее значение качества воды здесь формируется под многолетним влиянием ливневых стоков с городской агломерации. Станция 2 расположена в правобережной части водохранилища, а именно в районе влияния вод р. Уса. На этом участке скорость стокового течения наибольшая, а при сильных ветрах образуются вихри тече-

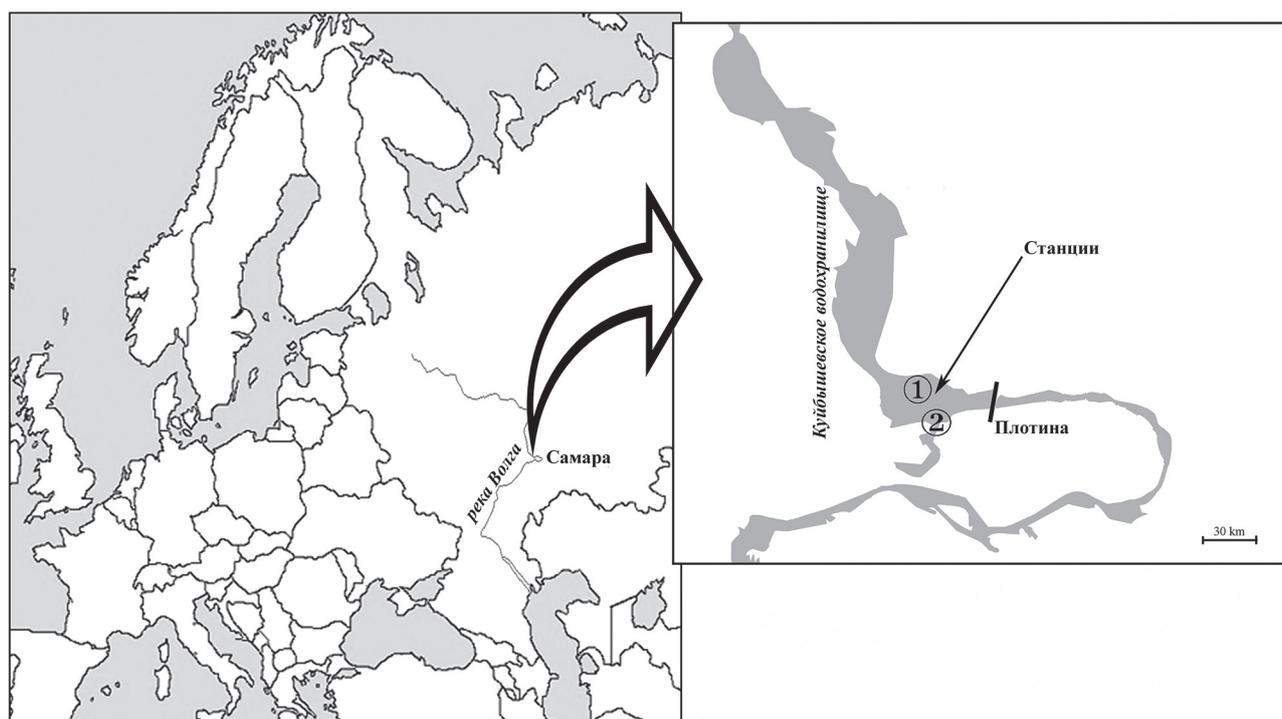


Рис. 1. Карта-схема расположений станций в Куйбышевском водохранилище.

ний циклональной и антициклональной направленности [Рахуба и др., 2022]. На этом участке донные осадки представлены тонкодисперсными продуктами эрозии песчаников и доломитов правобережья. Характерное качество воды биотопа, кроме вод р. Волга, формируется также под влияние водных масс из его притока.

Видовая идентификация собранных особей базировалась на применении конхологического определителя [Богатов, Кияшко, 2016] и соответствовала общепринятой номенклатуре согласно всемирному реестру моллюсков [MolluscaBase, 2024]. Из общей пробы для последующего биохимического анализа были отобраны по 20 особей каждого вида, представляющих размерную группу 25–35 мм, что примерно соответствует возрасту 4–5 лет [Львова, Макарова, 1994]. Длину измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Устанавливали индивидуальный вес тела без раковины каждой особи на электронных весах Mercury M-ER с точностью 0.01 г.

Препарирование моллюсков для биохимического анализа проводили в лабораторных условиях на ледяном столике. Для биохимических исследований, не отделяя от других органов, были взяты: ктенидии (жабры), печень и мантия, а также целое тело моллюска. Каждая проба для анализа имела несколько органов и тканей из разных особей с общей навеской 1 г. Всего с каждой станции было подготовлено по 24 пробы. Отпрепарированные образцы фиксировали в 5 мл смеси хлороформ-метанол (1:1 по объему). В таком виде материал хранили в холодильнике (–20 °С) до анализа [Бергельсон и др., 1981].

Липиды из тканей и органов экстрагировали по методу Кейтса [1975]. Более подробно анализ органов моллюсков описан ранее [Михайлов и др., 2024].

Качественный и количественный профиль жирных кислот (ЖК) липидов анализировали в виде их метиловых эфиров [Кейтс, 1975]. Разделение ЖК проводили на газовом хроматографе «Кристалл 5000.2» («Хроматэк», Россия) с использованием капиллярной колонки Rtx-2330 с фазой 90% бисцианопрпил/10% фенилцианопрпил полисилоксан длиной 105 м и диаметром 0.25 мм (RESTEK,

США) в изометрическом режиме. Толщина плёнки фазы в колонке 0.2 мкм. Температура колонки +180 °С, испарителя и детектора (пламенно-ионизационный) +260 °С. Скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин. Для идентификации ЖК использовали стандартный образец 37 Component FAME Mix (Supelco, США).

Статистический анализ выполнен с использованием языка программирования R (версия 4.3.0) в интегрированной среде RStudio с пакетами: reshape, tidyverse, vegan. Результаты представлены в виде средних значений и их ошибок. Различия между отдельными параметрами считались достоверными при $p < 0.05$.

Результаты исследования

В результате проведённого анализа было установлено содержание общих липидов (ОЛ) у дрейссенид в Куйбышевском водохранилище. Так у *D. polymorpha* их количество в печени составляло 12.9 мг/г сыр.м., мантии – 5.1 мг/г сыр.м., жабрах – 7.4 мг/г сыр.м. и в теле – 8.8 мг/г сыр.м. На другом участке водохранилища число ОЛ у моллюска *D. bugensis* достигало в печени 7.5 мг/г сыр.м., мантии – 4.8 мг/г сыр.м., жабрах – 6.5 мг/г сыр.м. и в теле – 6.0 мг/г сыр.м.

Качественный анализ липидного состава некоторых органов и тканей позволил выявить характерные спектры ФЛ и НЛ *Dreissena*. Подробные результаты липидов исследованных моллюсков представлены в таблице.

У исследованных видов в мягких тканях наблюдалось преобладание основных мембранных ФЛ – ФХ и ФЭА. Их содержание от ОЛ у *D. polymorpha* составляло в печени 21.4%, мантии – 52.0%, жабрах – 25.3% и в теле – 36.9%, у *D. bugensis* в печени – 46.2%, мантии – 76.7%, жабрах – 26.3% и в теле – 78.8%. Из состава минорных ФЛ можно выделить ФИ, количество которого у *D. polymorpha* было в печени 2.2%, мантии – 14.0%, жабрах – 7.3% и в теле – 3.5%, у *D. bugensis* в печени – 8.6%, мантии – 7.8%, жабрах – 6.8% и в теле – 8.9%.

В составе НЛ доминировали структурные (ХС) и запасные (ТАГ) липиды. Вклад этих двух компонентов от ОЛ у *D. polymorpha* со-

Таблица. Среднее содержание липидов, мг/г ($x \pm SE$): *W* – тест на определение нормального распределения Шапиро – Уилка; в случае нормального распределения данные выделены жирным шрифтом

Компоненты	Липиды	<i>D. polymorpha</i>	<i>W</i>	<i>D. bugensis</i>	<i>W</i>
Печень	ФХ	1.8±0.2	0.962	2.1±0.1	0.879
	ФЭА	1.0±0.1	0.903	1.4±0.2	0.988
	ФИ	0.3±0.2	0.766	0.6±0.2	0.861
	ФС	0.2±0.04	0.774	0.1±0.01	0.831
	ЛФХ	0.1±0.1	0.854	0.3±0.03	0.944
	ДФГ	0.1±0.003	0.850	0.02±0.005	0.728
	ЭС	0±0	–	0.01±0.01	0.629
	ТАГ	1.4±0.4	0.909	0.6±0.1	0.937
	СК	0.1±0.01	0.677	0.2±0.06	0.891
	ХС	1.0±0.1	0.948	0.6±0.2	0.851
ДАГ	0.1±0.02	0.726	0.1±0.05	0.928	
Мантия	ФХ	1.4±0.1	0.946	1.9±0.2	0.826
	ФЭА	1.3±0.1	0.969	1.8±0.2	0.828
	ФИ	0.7±0.02	0.797	0.4±0.02	0.736
	ФС	0.2±0.004	0.865	0.07±0.01	0.634
	ЛФХ	0.5±0.01	0.778	0.2±0.02	0.867
	ДФГ	0.01±0.001	0.645	0.02±0.003	0.654
	ЭС	0.01±0.0001	0.799	0.01±0.01	0.844
	ТАГ	0.3±0.03	0.341	0.2±0.1	0.890
	СК	0.3±0.05	0.911	0.2±0.06	0.946
	ХС	0.9±0.1	0.778	0.7±0.08	0.899
ДАГ	0.1±0.05	0.862	0.1±0.01	0.961	
Жабры	ФХ	1.3±0.03	0.982	1.0±0.2	0.823
	ФЭА	0.6±0.1	0.793	0.8±0.1	0.907
	ФИ	0.5±0.1	0.985	0.4±0.1	0.679
	ФС	0.06±0.03	0.853	0.1±0.01	0.665
	ЛФХ	0.3±0.03	0.903	0.5±0.1	0.947
	ДФГ	0±0	0.643	0.1±0.02	0.821
	ЭС	0±0	–	0±0	–
	ТАГ	0.3±0.1	0.927	0.1±0.7	0.931
	СК	0.2±0.1	0.947	0.8±0.1	0.916
	ХС	0.9±0.1	0.847	1.6±0.1	0.955
ДАГ	0.07±0.01	0.778	0.2±0.02	0.864	
Тело	ФХ	1.9±0.2	0.792	2.7±0.2	0.858
	ФЭА	1.4±0.3	0.842	2.2±0.5	0.866
	ФИ	0.3±0.1	0.728	0.5±0.1	0.844
	ФС	0.1±0.01	0.851	0.01±0.002	0.729
	ЛФХ	0.2±0.05	0.846	0.2±0.01	0.900
	ДФГ	0.02±0.01	0.927	0.1±0.01	0.859
	ЭС	0±0	–	0±0	–
	ТАГ	0.7±0.1	0.945	0.4±0.1	0.969
	СК	0.1±0.01	0.858	0.04±0.01	0.757
	ХС	0.7±0.1	0.893	0.9±0.1	0.788
ДАГ	0.06±0.01	0.862	0.1±0.01	0.800	

ставлял в печени 18.3%, мантии – 24.7%, жабрах – 15.4% и в теле – 16.5%, у *D. bugensis* в печени – 16.1%, мантии – 19.7%, жабрах – 25.6% и в теле – 25.1%. Содержание минорных НЛ у обоих видов, как правило, не превышало 2% от ОЛ, за исключением СК, количество которых у *D. polymorpha* было в печени 0.7%,

мантии – 5.2%, жабрах – 2.1% и в теле – 0.8%, а у *D. bugensis* в печени – 2.9%, мантии – 4.8%, жабрах – 12.2% и в теле – 0.6%.

Соотношения основных доминирующих мембранных липидов дрейссенид представлены на рисунке 2. Значения индекса ФЭА/ФХ в печени и теле *D. polymorpha* были на

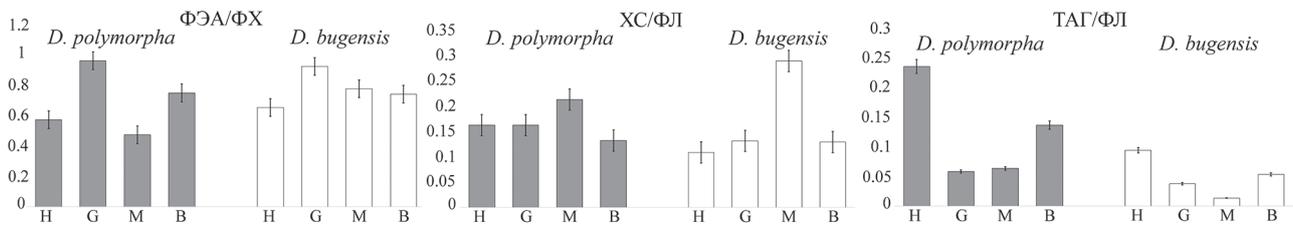


Рис. 2. Соотношение ФЭА/ФХ, ХС/ФЛ, ТАГ/ФЛ у *D. polymorpha* и *D. bugensis*.

одном уровне ($p = 0.23$), в то время как показатели в мантии и жабрах были значительно выше ($p = 0.002$). Соотношения ФЭА/ФХ у *D. bugensis* в мантии, жабрах и теле практически не различались ($p = 0.12$) и меньше всего оно отмечено в печени ($p = 0.003$), что значимо отличается от других органов вида.

Соотношение ХС/ФЛ в печени, жабрах и теле у обоих видов дрейссенид практически не различаются (*D. polymorpha* – $p = 0.21$; *D. bugensis* – $p = 0.35$). Наибольшие показатели индекса были в мантии моллюсков значимо различимые с другими органами (*D.*

polymorpha – $p = 0.01$; *D. bugensis* – $p = 0.002$).

Индекс ТАГ/ФЛ у *D. polymorpha* имеет схожие показатели в мантии и жабрах ($p = 0.41$), в теле его значения были выше более чем в два раза ($p = 0.01$), однако в печени они увеличиваются ещё больше ($p = 0.003$). Соотношения ТАГ/ФЛ у *D. bugensis* схожие с *D. polymorpha*, так значения в мантии и жабрах имеют наименьшие уровни, немного выше в теле моллюска и статистически не различимы ($p = 0.15$), а вот показатели в печени самые высокие ($p = 0.03$), значимо отличающиеся от других органов.

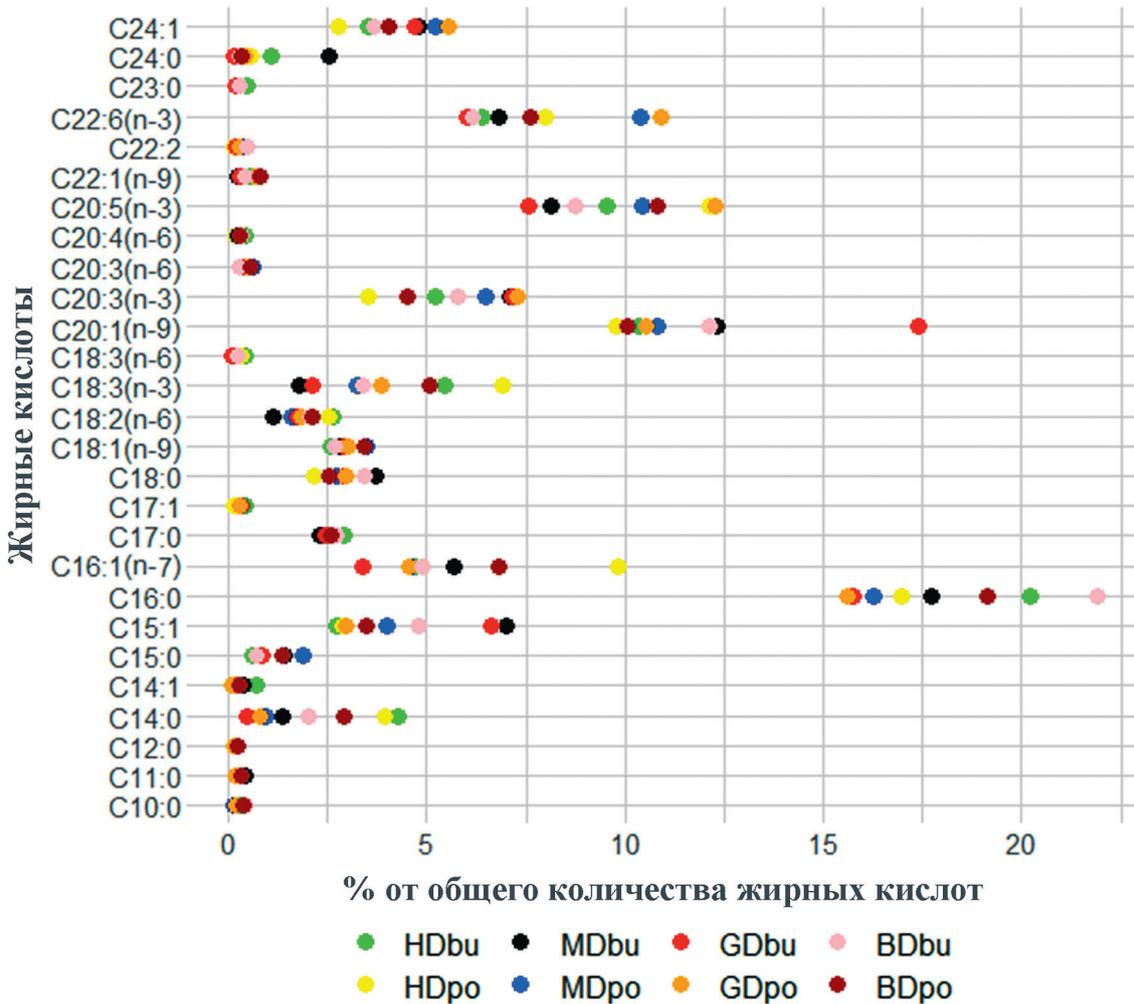


Рис. 3. Профиль жирных кислот *D. polymorpha* (Dpo) и *D. bugensis* (Dbu) из разных участков Припютинского плёса Куйбышевского водохранилища (% от общего количества жирных кислот): Н – печень, М – мантия, G – жабры, В – тело.

На рисунке 3 представлены результаты анализа качественных и количественных показателей ЖК в мягких тканях исследованных видов моллюсков. Всего в липидной фракции дрейссенид было обнаружено и идентифицировано 30 отдельных ЖК с атомами углерода от 10 до 22 и наличие нескольких неопределённых – на уровне 10% (данные не приводятся). Профили ЖК в изученных органах были довольно схожими и отличались только относительным содержанием. Некоторые ЖК (главным образом минорные) присутствовали только у одного вида.

В составе насыщенных жирных кислот (НЖК) в мягких тканях двух видов преобладала пальмитиновая (C16:0) кислота, с наибольшими значениями в теле *D. polymorpha* – 22% и *D. bugensis* – 19% и с меньшими в жабрах 15.7 и 15.6% соответственно. Остальные НЖК не превышали 5% от суммы ЖК.

Доминирующими в составе мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) исследованных видов дрейссенид была эйкозеновая (C20:1(n-9)) кислота. Самые высокие значения отмечены в жабрах *D. polymorpha* – 17.4%. В остальных органах двух видов уровень кислоты статистически не различим ($p = 0.25$). В составе МНЖК можно отметить пальмитолеиновую (C16:1(n-7)) кислоту, доля которой, как правило, была выше 5% в мягких тканях обоих видов моллюсков. Её наибольшие значения отмечены в печени *D. bugensis* – 9.8%, а наименьшие – в жабрах (3.4%) этого вида.

Основной полиненасыщенной жирной кислотой (ПНЖК) у дрейссенид была эйкозапентаеновая (C20:5(n-3)) кислота. Наибольшие значения отмечены в печени и жабрах *D. polymorpha* – 12.2 и 12.3% соответственно. Наиболее низкая доля этой кислоты выделена в мантии *D. bugensis* – 8.1%. Кроме эйкозапентаеновой кислоты у обоих видов дрейссенид можно выделить докозагексаеновую (C22:6(n-3)) кислоту, доля которой в мягких тканях также превышала 5% от суммы ЖК. Наиболее высокий процент отмечен в мантии и жабрах *D. polymorpha* – 10.4 и 10.8% соответственно, в других органах двух видов доля этой кислоты статистически была не различима ($p = 0.31$).

Обсуждение результатов

На территории современного Куйбышевского водохранилища моллюск *D. polymorpha* впервые был упомянут в трудах А.Л. Бенинга в [1924] году, в то время как первые регистрации его близкого родственника *D. bugensis* появились в исследованиях начала 90-х годов XX века [Антонов, 1993]. В последнее время в зонах обитания этих двух видов наблюдается явная тенденция вытеснения *D. polymorpha* его сородичем *D. bugensis* [Orlova et al., 2004]. Считается, что уменьшение численности *D. polymorpha*, вероятно, является следствием снижения концентрации питательных веществ [Haybach, Christmann, 2009] и уменьшения содержания в воде растворённого кислорода в тёплые месяцы [Karatajev et al., 1998]. Согласно нашим многолетним наблюдениям за дрейссенидами, в Куйбышевском водохранилище соотношение численности популяций этих двух видов в условиях совместного обитания за последние десятилетия изменилось с 69/31% – *D. bugensis*/*D. polymorpha* до уровня 95/5%.

Выбранные участки Куйбышевского водохранилища имеют ряд характерных экологических особенностей, которые играют ключевую роль в жизни обоих видов дрейссенид. Станция 1, где обитают представители *D. bugensis*, представляет собой квинтэссенцию типичных условий водохранилища — спокойное течение и песчаный грунт, создающие идеальные условия для этого моллюска [Михайлов, 2022; Karatajev et al, 2011]. В то время как на станции 2, где зафиксированы особи *D. polymorpha*, характеризуется реофильными условиями: более стремительный поток воды и илистый грунт, что оптимально для существования этого вида [Zhulidov et al, 2010; Mikhailov, 2022]. Гидрохимический фон Куйбышевского водохранилища формируется во многом за счёт притока вод с верхних плёсов [Рахуба и др., 2022]. Гидрохимический состав воды на исследованных станциях имеет сходство, но с различиями в содержании азотистых соединений и БПК [Рахуба и др., 2022]. Несмотря на продолжительное существование этих моллюсков в консорциях на разных участках волжских водохранилищ

[Яковлева, Яковлев, 2011; Курина, 2020], существуют биотопы, где виды не встречаются совместно. Вероятно, это связано с тем, что *D. polymorpha* способна существовать на небольшой глубине с низкой проточностью участков водных объектов, которые, вероятно, неблагоприятны для *D. bugensis*, предпочитающей малопроточные и глубокие участки водоёмов [Orlova et al., 2005]. Их совместные пики плотности обычно объясняются прозрачностью и температурой воды [Mackie, Schloesser, 1996]. Ряд исследований указывает на то, что на распределение дрейссены в большей степени влияют гидрологические и гидрофизические флуктуации в водоёмах [Martínez-Guijarro et al., 2013; Faria et al., 2014].

Известно, что моллюски *D. polymorpha* и *D. bugensis* очень похожи, но они обладают различной устойчивостью к параметрам окружающей среды и отличаются распределением в водных объектах [Karatajev, Burlakova, 2022]. Липиды являются основными структурными и энергетическими компонентами организмов различного эволюционного уровня. Согласно литературным данным, при совместном обитании уровень ОЛ у *D. bugensis* выше, чем у *D. Polymorpha*, в среднем в 1.3–1.8 раза [Schafer et al., 2012; Makhutova et al., 2013]. По нашим результатам, при обитании на разных участках водохранилища содержание ОЛ было выше у *D. polymorpha*, чем у *D. Bugensis*, в 1.4 раза. В сравнении с более ранними данными из плёса, ещё до проникновения в него моллюска *D. bugensis*, уровень ОЛ у *D. polymorpha* имеет схожие значения – 9.6 мг/г сыр.м. [Dembitsky et al., 1992]. Это может указывать на стабильные для данного вида условия обитания в этом участке Куйбышевского водохранилища длительное время, несмотря на постоянно происходящие экологические изменения в водоёме [Козинцева, Любославова, 2019].

Биохимический анализ дрейссенид показал схожий состав ФЛ в теле, печени, мантии и жабрах. Отмечено высокое содержание ФЛ в печени и в целых особях обоих видов, что характерно для двустворчатых моллюсков [Dembitsky et al., 1992; Saito, 2004]. Видоспецифичные закономерности обнаружены в

доминировании ФХ и ФЭА. Их преобладание у *D. bugensis* в печени, теле и мантии, вероятно, связано с особенностями регуляции физико-химических свойств биологических мембран. Количественное превосходство ФХ над ФЭА в жабрах *D. polymorpha* по сравнению с остальными органами может свидетельствовать о повышенной вязкости липидного бислоя [Фокина и др., 2010], они также представляют собой вторичное регулирование при воздействии различных факторов окружающей среды [Thompson, 1986]. ФХ стабилизирует липидный бислой, в то время как преобладание ФЭА может приводить к повышенной проницаемости мембраны и даже к потере её целостности [Фокина и др., 2010]. Подобное преобладание ФХ над ФЭА связывают с адаптивными возможностями организмов, причём разного эволюционного уровня – от микроорганизмов до высших растений [Федосеева и др., 2021; Rozentsvet et al., 2014].

Наряду с ФЛ другим важным структурным компонентом из состава НЛ является ХС. Он был доминирующим среди НЛ у обоих исследованных дрейссенид. Выявлено, что его более высокий уровень отмечен в жабрах *D. bugensis*, в то время как в других органах он был примерно на одном уровне у обоих видов. Учитывая тот факт, что двустворчатые моллюски практически не синтезируют ХС [Kanazawa, 2001], такие концентрации, скорее всего, имеют экзогенное происхождение [Fernández et al., 2015]. Также предполагается, что ХС может принимать участие в транспорте ЖК и поддерживать равновесие между насыщенными и ненасыщенными кислотами, а также служить защитным фактором от воздействия условий среды [Кандюк, 2006]. Также в составе НЛ доминировали ТАГ, которые являются основным источником энергии, используемой в периоды ограниченных запасов пищи [Caruzzo, Leavitt, 1988]. Наиболее высокие концентрации отмечены в печени и в целых особях обоих видов моллюсков, при этом концентрации у *D. polymorpha* были выше во всех исследованных органах. Более чем двухкратное преобладание ТАГ в печени *D. polymorpha* в сравнении с другим видом может указывать на качество и изобилие по-

требляемой пищи [Cavaletto, Gardner, 1999].

Согласно данным Карагезяна [1977], более значимы не столько абсолютное и относительное содержание липидов, сколько соотношения между отдельными липидными классами. Анализ соотношений ФЭА/ФХ и ХС/ФЛ является одним из основных показателей, отражающих вязкость и текучесть биологических мембран [Фокина и др., 2010]. Их пропорции указывают на преобладание ФЭА в жабрах моллюсков, что, вероятно, вызвано воздействием внешних условий среды. Более высокое содержание ХС в дистальной части мантии – органе, наиболее подверженном внешнему воздействию у *D. bugensis*, что свидетельствовало о попытках переключить адаптационные биохимические механизмы для стабилизации клеточных структур [Regerand et al., 2005]. Индекс ТАГ/ФЛ отражает соотношение запасных и структурных компонентов в мягких тканях [Фокина и др., 2010]. Высокие значения индекса в печени обоих видов дрейссенид может отражать их пищевой статус совместно с воздействием внешних условий среды [Capuzzo, Leavitt, 1988].

Набор ЖК в мягких тканях исследуемых моллюсков был практически одинаковым, вместе с тем процентное содержание ЖК различалось. Так у *D. bugensis* наиболее высокое содержание НЖК отмечено в печени и немного ниже в теле, в то время как у *D. polymorpha* наблюдалась обратная зависимость. Преобладающей среди НЖК у обоих видов служит пальмитиновая кислота (С16:0), являющаяся первой ЖК, которая вырабатывается в процессе липогенеза и из которой образуются более длинные ЖК [Lazzara et al., 2012]. Более высокое ее содержание у *D. bugensis* может определяться негативным воздействием условий среды [Фокина и др., 2010].

Концентрация МНЖК у *D. bugensis* была выше в мантии и жабрах, а у *D. polymorpha* примерно на одном уровне во всех органах, за исключением более низкого содержания в жабрах. Высокий уровень ПНЖК у *D. bugensis* отмечен в печени и немного ниже в теле, а у *D. polymorpha* наибольшая концентрация отмечена в жабрах, при этом меньше всего в теле. Здесь наблюдается преоблада-

ние эйкозеновой кислоты (С20:1(n-9)) у *D. bugensis*, выполняющей структурную и антиокислительную роль в клеточных мембранах (Makhutova et al., 2022). Ряд авторов тоже выделяют данную ЖК маркером зоопланктона и детрита [Фокина и др., 2010; Кормилец, 2019], что также могло сказаться на её более высокой концентрации у *D. bugensis*. Эти результаты согласуются с мнением о том, что состав ЖК моллюсков требует всестороннего изучения и с наибольшей вероятностью отражает различия в пище или в условиях окружающей среды [Larson et al., 2015].

Процентное содержание ПНЖК у двусторчатых моллюсков во многом определяется качеством пищи [Sterner, Shulz, 1998]. У *D. polymorpha* во всех органах преобладает ПНЖК. Относительно высокая доля суммарных ПНЖК в мембранах *D. polymorpha* достигалась за счёт высоких концентраций С20:5(n-3) и существенной доли С22:6(n-3), являющихся маркерами соответственно диатомовых и динофитовых водорослей [Махутова и др., 2012].

Важным показателем ЖК является не только количество двойных связей, но и положение в цепи ЖК (соотношение n-3/n-6 ПНЖК) [Schmitz, Ecker, 2008]. У обоих видов во всех органах преобладают n-3 ПНЖК. Соотношение n-3/n-6 у *D. bugensis* и *D. polymorpha* наиболее высокое в мантии и жабрах ($p = 0.0001$), что вызвано, вероятно, процессами, происходящими во внешней среде (Фокина и др., 2010). При этом эти показатели выше у *D. polymorpha* во всех органах ($p = 0.002$), кроме мантии ($p = 0.24$); вероятно, ранее сделанное предположение, что *D. bugensis* испытывает большее воздействие негативных факторов среды, так же отразилось на снижении соотношения n-3/n-6.

Заключение

В Куйбышевском водохранилище инвазионные моллюски рода *Dreissena* занимают центральное место, становясь доминирующими представителями бентоса и играя ключевую роль в улучшении качества воды [Перова и др., 2018]. Наше исследование выявило, что экологические изменения влияют на развитие *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Не-

смотря на то что в большинстве работ описывается преобладание ОЛ у *D. bugensis*, мы обнаружили, что их концентрация у *D. polymorpha* выше при обитании на разных станциях водоёма. Это обстоятельство приобретает особое значение на фоне продолжающихся изменений климата, поскольку *D. polymorpha* активно мигрирует в притоки водохранилищ, где сохраняет свою популяцию. Биохимический анализ дрейссенид показал сходство в составе ФЛ и НЛ в теле, печени, мантии и жабрах моллюсков. Однако отмечено преобладание ФХ над ФЭА в жабрах *D. polymorpha* в сравнении с остальными органами, что может свидетельствовать о повышенной вязкости липидного бислоя. Высокие концентрации запасных жиров в печени и в целых особях у обоих видов может говорить о благоприятных условиях обитания в исследованных участках. У *D. polymorpha* наблюдается преобладание ПНЖК во всех органах, в то время как у *D. bugensis* – преобладание МНЖК. Вероятно, различия долей МНЖК и ПНЖК вызвано биосинтезом ненасыщенных ЖК из насыщенных в результате действия нескольких каталитических механизмов, включающих механизмы перекисного окисления [Фокина и др., 2010]. Уровень ЖК у исследованных дрейссенид, вероятно, объясняется межвидовыми различиями и зависимостью от экологических условий в разных биотопах водоёма. Однако необходимо дополнительное изучение биохимии данных видов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность д.б.н. О.А. Розенцвиг за консультации и ценные замечания, а также инженеру-исследователю Л.М. Тарановой за техническую помощь в работе.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 124032500015-7 и № 1024032600230-5-1.6.19).

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena dugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Тез. докл. междунар. конф. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек». Тольятти: ИЭВБ РАН. 1993. С. 52.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Труды Волжской биол. станции. Саратов, 1924. 398 с.
- Бергельсон Л.Д., Дятловицкая Э.В., Молотковский Ю.Г., Батраков С.Г., Барсуков Л.И., Проказова Н.В. Препаративная биохимия липидов: практическое руководство. М.: Наука, 1981. 256 с.
- Богатов В.В., Кияшко П.В. Класс двустворчатые моллюски – *Bivalvia* Linnaeus, 1758 / Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2: Зообентос. Приложение: Пресноводные моллюски севера и северо-запада Европейской России. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. 457 с.
- Довженко Н.В. Реакция антиоксидантной системы двустворчатых моллюсков на воздействие повреждающих факторов среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 24 с.
- Карагезян К. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. Ереван: Айастан, 1977. 267 с.
- Кандюк Р.П. Стерины моллюсков и их функциональная роль (Обзор) // Гидроб. журн. 2006. Т. 42. С. 62–63.
- Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с. (Kates M. Techniques of Lipidology: isolation, analysis and identification of lipids. Amsterdam, London: North-Holland Publishing Co. 1972. P. 610).
- Климова Я.С., Чуйко Г.М., Песня Д.С., Иванова Е.С. Биомаркеры окислительного стресса пресноводных двустворчатых моллюсков (обзор) // Биология внутр. вод. 2020. № 6. С. 612. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060091> (Klimova Y.S., Chuiko G.M., Pesnya D.S., Ivanova E.S. Biomarkers of oxidative stress in freshwater bivalve mollusks (review) // Inland Water Biology. 2020. Vol. 13. P. 674–683. <https://doi.org/10.1134/S1995082920060073>).
- Козинцева Т.М., Любославова Л.Н. Условия, режим и перспективы развития Куйбышевского водохранилища на территории Самарской области // Самарская Лука: проблемы регион. и глоб. экол. 2019. Т. 28, № 3. С. 52–57. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2019-10240>
- Кормилец О.Н. Жирные кислоты в трофических сетях экосистем внутренних вод: дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2019. 350 с.
- Курина Е.М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 20–29. (Kurina E.M. Specific Features of Dis-

- tribution of Alien Species of Macrozoobenthos in the Bays of Reservoirs (by Example of Water Bodies of the Middle and Lower Volga Basins) // Russian Journal of Biological Invasions. 2020. Vol. 11. P. 118–125.) <https://doi.org/10.1134/S2075111720020058>
- Куйбышевское водохранилище: научно-информационный справочник. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Гаметогенез, репродуктивный цикл // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Махутова О.Н., Пряничникова Е.Г., Лебедева И.М. Сравнение спектров питания дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* по биохимическим маркерам // Сибирский экол. журн. 2012. Т. 4. С. 619–631. (Makhutova O.N., Pryanichnikova E.G., Lebedeva I.M. Comparison of nutrition range in *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* mussels by biochemical markers // Contemporary problems of ecol. 2012. Vol. 5. P. 459–469.) <https://doi.org/10.1134/S1995425512040099>
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8, № 1. С. 64–78. (Mikhailov R.A. Distribution of mollusks of the genus *Dreissena* in water bodies and watercourses of the Middle and Lower Volga // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6. P. 109–117.) <https://doi.org/10.1134/S207511171502006X>
- Михайлов Р.А. Особенности пространственного распределения чужеродных моллюсков из рода *Dreissena* в крупном притоке водохранилища Средней Волги (на примере реки Свяга) // Российский журнал биологических инвазий. 2022. № 3. С. 114–129. (Mikhailov R.A. Features of Spatial Distribution of Alien Mollusks of the Genus *Dreissena* in a Large Tributary of the Reservoir of the Middle Volga (by the Example of the Sviyaga River) // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. P. 492–505.) <http://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-114-129>
- Михайлов Р.А., Нестеров В.Н., Рахуба А.В. Липидный профиль моллюсков *Lymnaea stagnalis* (mollusca: gastropoda) в озёрах с разной степенью антропогенного загрязнения // Биология внутренних вод. 2024. № 2. С. 256–265. (Mikhailov R.A., Nesterov V.N. and Rakhuba A.V. Lipid Profile of the Great Pond Snail *Lymnaea stagnalis* (Mollusca: Gastropoda) in Lakes with Different Degrees of Anthropogenic Pollution // Inland Water Biology. 2024. Vol. 17. No. 2. P. 279–287.) <https://doi.org/10.1134/S199508292402010X>
- Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2019. 45 с.
- Немова Н.Н. Эколого-биохимические адаптации водных организмов // Известия РАН. Серия биологическая. Дополнительный выпуск 7. 2023. С. 13–22. <https://doi.org/10.31857/S1026347023600218>
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н. Н., Зубишина А.А. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Труды института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2018. № 82. С. 52–65. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0012>
- Рахуба А.В., Турутина Т.В., Шмакова М.В. Сравнительный анализ донных отложений Черемшанского залива и Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища // Известия Самар. науч. центра РАН. 2022. Т. 24, № 5. С. 51–58. <https://doi.org/10.37313/1990-5378-2022-24-5-51-59>
- Федосеева Е.В., Данилова О.А., Януцевич Е.А., Терехова В.А., Терешина В.М. Липиды микромицетов и стресс // Микробиология. 2021. Т. 90, № 1. С. 43–63. <https://doi.org/10.31857/S0026365621010043>
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Липидный состав мидий *Mytilusedulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 243 с.
- Фокина Н.Н., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) // Труды Карельского научного центра РАН. 2011. № 3. С. 121–130.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плёсов куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 105–118.
- Bij de Vaate A. Occurrence and aspects of population dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the Lake IJsselmeer area (the Netherlands) // Oecologia. 1991. Vol. 86. P. 40–50.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sci. 2002. Vol. 59. P. 1159–1174. <https://doi.org/10.1139/f02-098>
- Capuzzo J.M., Leavitt D.F. Lipid composition of the digestive glands of *Mytilus edulis* and *Carcinus maenas* in response to pollutant gradients // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. Vol. 46. P. 139–145.
- Cavaletto J.F., Gardner W.S. Seasonal Dynamics of Lipids in Freshwater Benthic Invertebrates. In: Arts, M.T., Wainman, B.C. (eds) Lipids in Freshwater Ecosystems. Springer, New York, NY. 1999. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_7
- Crystal-Ornelas R., Lockwood J.L. The 'known unknowns' of invasive species impact measurement // Biol. Invasions. 2020. Vol. 22. P. 1513–1525. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02200-0>
- Dembitsky V.M., Kashin A.G., Stefanov K. Comparative investigation of phospholipids and fatty acids of freshwater mollusks from the Volga River basin // Compar. Bioch. and Physiol. 1992. Vol. 102. P. 193–198.
- Faria M., Carrasco L., Díez S., Riva M.C., Bayona J.M., Barata C. Multi-biomarker responses in the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* exposed to polychlorobiphenyls and metals // Compar. Bioch. and Physiol., Toxicology & pharmacology: CBP. 2009. Vol. 149 (3). P. 281–288. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2008.07.012>
- Faria M., Ochoa V., Blázquez M., Juan M.F., Lazzara R., Lacorte S., Soares A.M., Barata C. Separating natural

- from anthropogenic causes of impairment in Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations living across a pollution gradient // *Aquat. Toxic.* 2014. Vol. 152. P. 82–95. <http://dx.doi.org/10.1016/j>
- Fernández A., Grienke U., Soler-Vila A., Guihéneuf F., Stengel D.B, Tasdemir D. Seasonal and geographical variations in the biochemical composition of the blue mussel (*Mytilus edulis* L.) from Ireland // *Food Chemistry.* 2015. Vol. 177. P. 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.12.062>
- Haybach A., Christmann K.H. Erster Nachweis der Quagga muschel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) in Niederrhein von Nordrhein-Westfalen // *Lauterbornia.* 2009. Vol. 67. P. 69–72.
- Hulme P.E. Unwelcome exchange: International trade as a direct and indirect driver of biological invasions worldwide // *One Earth.* 2021. Vol. 4. P. 666–679. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.04.015>
- Kanazawa A. Sterols in marine invertebrates // *Fish Sci.* 2001. Vol. 67. P. 997–1007.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // *J. Shellfish. Res.* 1998. Vol. 17. P. 1219–1235.
- Karatayev A.Y., Burlakova L., Mastitsky S., Mills E.L. Contrasting Rates of Spread of Two Congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis*, at Different Spatial Scales // *J. of Shellfish Research.* 2011. Vol. 30. P. 923–931. <https://doi.org/10.2983/035.030.0334>
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E. *Dreissena* in the Great Lakes: what have we learned in 30 years of invasion // *Hydrobiologia.* 2022. Vol. 852. P. 1003–1130. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04990-x>
- Larson J., Bartsch M.R., Gutreuter S., Knights B.C., Bartsch L.A., Richardson W.B., Vallazza J.M., Arts M.T. Differences between main-channel and off-channel food webs in the upper Mississippi River revealed by fatty acid profiles of consumers // *Inland Waters.* 2015. Vol. 5. P. 101–106. <https://doi.org/10.5268/IW-5.2.781>
- Lazzara R., Fernandes D., Faria M., López J.F., Tauler R., Porte C. Changes in lipid content and fatty acid composition along the reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha*: Its modulation by clofibrate exposure // *Sci. of the Total Envir.* 2012. Vol. 432. P. 195–201. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.05.094>
- Mackie G.L., Schloesser D.W. Comparative Biology of Zebra Mussels in Europe and North America: An Overview // *Amer. Zool.* 1996. Vol. 36. P. 244–258.
- Makhutova O.N., Protasov A.A., Gladyshev M.I., Sylaieva A.A., Sushchik N.N., Morozovskaya I.A., Kalachova G.S. Feeding spectra of bivalve mollusks *Unio* and *Dreissena* from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? // *Zool. Stud.* 2013. Vol. 52. P. 2–10. <https://doi.org/10.1186/1810-522X-52-56>
- Makhutova O.N., Sushchik N.N., Gladyshev M.I. Fatty Acid–Markers as Foodweb Tracers in Inland Waters // *Encyclopedia of Inland Waters (Second Edition).* 2022. Vol. 4. P. 713–726. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819166-8.00094-3>
- Marescaux J., Boets P., Lorquet J., Sablon R., Van Doninck K., Beisel J.-N. Sympatric *Dreissena* species in the Meuse River: towards a dominance shift from zebra to quagga mussels // *Aquatic Invasions.* 2015. Vol. 10 P. 287–298. <https://doi.org/10.3391/ai.2015.10.3.04>
- Martínez-Guijarro R., Romero I., Pachés M., Martí C.M., Ferrer J. Chlorophyll a, nutrients and phytoplanktonic community in a continental ecosystem highly influenced by marine waters // *J. of Exper. Marine Biol. and Ecol.* 2013. Vol. 442. P. 30–38. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.01.026>
- Matthews J., Vander Velde G., Bij de Vaate A., Collas F.P.L., Koopman K.R., Leuvenl R.S.E. W. Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe // *Biol. Invas.* 2014. Vol. 16. P. 23–42. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0498-8>
- MolluscaBase eds. 2024. MolluscaBase. Accessed at <https://www.molluscabase.org> 2024-02-07. <https://doi.org/10.14284/448>
- Nalepa T.F., Cavaletto J.F., Ford M., Gordon W., Wimmer M. Seasonal and Annual Variation in Weight and Biochemical Content of the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*, in Lake St. Clair // *J. of Great Lakes Res.* 1993. Vol. 19. P. 541–552.
- Neumann D., Jenner H.A. *The Zebra Mussel Dreissena polymorpha.* Stuttgart, Jena, New York, 1992.
- Nowicki C.J., Kashian D.R. Comparison of lipid peroxidation and catalase response in invasive Dreissenid mussels exposed to single and multiple stressors // *Envir. Toxic. Chem.* 2018. Vol. 37. P. 1643–1654. <https://doi.org/10.1002/etc.4111>
- Orlova M.I., Muirhead J.R., Antonov P.I., Shcherbina G.Kh., Starobogatov Y.I., Biochino G.I., Therriault T.W., MacIsaac H.J. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // *Aquat. Ecol.* 2004. Vol. 38. P. 561–573.
- Orlova M.I., Therriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.Kh. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) a review of evolutionary and phylogenetic impacts // *Aquatic Ecol.* 2005. Vol. 39. P. 401–418. <http://doi.org/10.1007/s10452-005-9010-6>
- Potet M., Giambérini L., Pain-Devin S., Louis F., Bertrand C., Devin S. Differential tolerance to nickel between *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* populations // *Sci. Reports.* 2018. Vol. 8. P. 700–715. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19228-x>
- Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D. et al. Scientists warning on invasive alien species // *Biol. Rev.* 2020. Vol. 95. P. 1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Regerand T.I., Nefedova Z.A., Nemova N.N. et al. Effect of Aluminum and Iron on lipid metabolism in aquatic invertebrates // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2005. Vol. 41. P. 192–198. <https://doi.org/10.1007/s10438-005-0034-4>
- Renault D. Hess M.C.M., Braschiet J. al. Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity indices // *Science of the Total Envir.* 2022. Vol. 834. P. 1–22. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155102>

- Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. Membrane-forming lipids of wild halophytes growing under the conditions of Prieltonie of South Russia // *Phytochemistry*. 2014. Vol. 105. P. 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.05.007>
- Saito H. Lipid and FA composition of the pearl oyster *Pinctada fucata martensii*: influence of season and maturation // *Lipids*. 2004. Vol. 39. P. 997–1005.
- Schafer S., Hamer B., Treursić B., Möhlenkamp C., Spira D., Korlević M., Reifferscheid G., Claus E. Comparison of Bioaccumulation and Biomarker Responses in *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* After Exposure to Resuspended Sediments // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2012. Vol. 62. P. 614–627. <https://doi.org/10.1007/s00244-011-9735-2>
- Schmitz G., Ecker J. The opposing effects of n-3 and n-6 fatty acids // *Prog. Lipid Res.* 2008. Vol. 47. P. 147–155. <http://doi.org/10.1016/j.plipres.2007.12.004>
- Sterner R.W., Shulz K.L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // *Aquatic Ecology*. 1998. Vol. 32. P. 261–279.
- Thompson G.A.Jr. Metabolism and control of lipid structure modification. *Biochem Cell Biol.* 1986. Vol. 64 (1). P. 66–69.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., Pyšek P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecol. Lett.* 2011. Vol. 14. P. 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Voronin V.P., Ruokolainen T.R., Artemenkov D.V., Rolskii A.Y., Orlov A.M., Murzina S.A. Into the Deep: New Data on the Lipid and Fatty Acid Profile of Redfish *Sebastes mentella* Inhabiting Different Depths in the Irminger Sea // *Biomolecules*. 2021. Vol. 11 (5). P. 1–18. <https://doi.org/10.3390/biom11050704>
- Voronin V.P., Artemenkov D.V., Orlov A.M., Murzina S.A. Fatty Acid Spectra in Mesopelagic Fishes of the Myctophidae and Stomiidae Families Collected in the North East Atlantic. *Diversity*. 2023. Vol. 15 (2). P. 166–186. <https://doi.org/10.3390/d15020166>
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the lower Don River system, Russia // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2004. Vol. 89. P. 326–333. <https://doi.org/10.1002/iroh.200310727>
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.H. et al. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data // *Biol. Invasions*. 2010. Vol. 12. P. 1923–1940. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9641-y>

COMPOSITION AND CONTENT OF LIPIDS AND FATTY ACIDS IN ALIEN MOLLUSCS OF THE GENUS *DREISSENA* IN THE KUIBYSHEV RESERVOIR (RUSSIA)

Mihaylov R.A.^{1*}, Nesterov V.N.²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

²Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russian Federation
e-mail: *roman_mihaylov_1987@mail.ru

This paper presents the results of a study of the composition and content of lipids and fatty acids (FA) in soft tissues of invasive mollusks of the genus *Dreissena* inhabiting the Kuibyshev reservoir. An identical composition of phospholipids (PL) and neutral lipids (NL) in bodies, mantle tissues, liver and gills were found in *D. polymorpha* and *D. bugensis* species occurring in different parts of the reservoir. Phosphatidylcholine (PC) and phosphatidylethanolamine (PEA) predominate in the FL structure at that PC in the gills of *D. polymorpha* quantitatively exceeds PEA in the other organs. Among the NLs, cholesterol (CH) and triacylglycerides (TAG) dominate. High concentrations of fat in liver and whole individuals of both species indicate favorable habitat conditions in the studied areas. The FA profile of the mollusks is approximately the same, the most significant acids in the liver are palmitic acid, eicosenoic acid, eicosapentaenoic acid and docosapentaenoic acid. *D. polymorpha* shows a predominance of polyunsaturated FA, whereas *D. bugensis* shows a predominance of monounsaturated FA.

Keywords: mollusks, Invasion, Dreissenidae, lipids, fatty acids, reservoirs.