

**АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЕСНОВОДНЫХ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *DREISSENA POLYMORPHA*
И *D. BUGENSIS* (DREISSENIDAE, BIVALVIA)
ИЗ ВОЛЖСКОГО ПЛЁСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Я. С. Климова, Г. М. Чуйко

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: yna.klim@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Антиоксидантный статус пресноводных двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) из Волжского плёса Рыбинского водохранилища. – Климова Я. С., Чуйко Г. М. – Изучены особенности антиоксидантной защиты (АОЗ) в мягких тканях двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* из Волжского плёса Рыбинского водохранилища. Определена активность ферментов: каталазы (КАТ), супероксиддисмутазы (СОД), глутатион-S-трансферазы (GST), глутатионредуктазы (ГЛР) и содержание низкомолекулярного антиоксиданта – восстановленного глутатиона (ГЛТ), а также содержание продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) – малонового диальдегида (МДА), и продуктов окислительных модификаций белка (ОМБ) – карбонильных групп (КГ) в тканях. Проведен сравнительный анализ компонентов АОЗ и содержания продуктов ПОЛ и ОМБ моллюсков в зависимости от пола, размера и сезона. Выявлены видовые особенности исследованных показателей. Установлено, что *D. polymorpha* отличается от *D. bugensis* более низкой активностью антиоксидантных ферментов и более низким содержанием МДА и КГ, но при этом у *D. polymorpha* выше содержание восстановленного ГЛТ. При рассмотрении особенностей АОЗ в зависимости от сезона установлено, что в тканях самцов и самок *D. polymorpha* и *D. bugensis* в мае по сравнению с ноябрем такие показатели как КАТ, СОД и восстановленный ГЛТ возрастают. Другие показатели изменяются разнонаправленно: возрастают или снижаются либо у самок, либо у самцов.

Ключевые слова: антиоксидантные ферменты, перекисное окисление липидов, окислительные модификации белков, пресноводные двустворчатые моллюски.

Antioxidant status of freshwater bivalves *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) from the Volga reach of the Rybinsk reservoir. – Klimova Y. S. and Chuiko G. M. – Peculiarities of the antioxidant defense system (ADS) in the soft tissues of the freshwater bivalves *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* from the Volga Reach of the Rybinsk reservoir were studied. The activities of several antioxidant enzymes such as catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), glutathione S-transferase (GST), glutathione reductase (GR), and the content of a low-molecular-weight antioxidant such as reduced glutathione (GSH), as well as the content of the products of lipid peroxidation (LPO) – malondialdehyde (MDA), and those of oxidative modification of proteins (OMP) – carbonyl groups (CG), were evaluated. Comparative analysis of ADS components and LPO and OMP products in mollusks depending on species, sex, size, and season was conducted. Specific peculiarities of the examined indicators have been revealed. It is found that *D. polymorpha* differs from *D. bugensis* by lower levels of antioxidant enzyme activities and MDA and CG contents, but at the same time it has a higher level of reduced GSH. Analysis of seasonal features of ADS has revealed that, regardless of gender, the values of such indicators as CAT, SOD, and reduced GSH in both bivalve species increase from November till May. Other parameters change in different directions: they either increase or decrease both in females and males.

Key words: antioxidant enzymes, lipid peroxidation, oxidative modification of proteins, freshwater bivalves.

ВВЕДЕНИЕ

Среди пресноводных двустворчатых моллюсков дрейссениды – одни из наиболее распространенных. В Рыбинском водохранилище (58°26' с.ш., 38°23' в.д.) встречаются два вида дрейссенид: *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* (Andrusov). Оба вида играют важную средобразующую роль, создавая условия для обитания других бентосных организмов. Они являются биофильтраторами и в виде агглютинатов могут осадить до 9 тыс. т взвешенных органических веществ (Курбатова, 1998).

В Рыбинском водохранилище *D. polymorpha* обитала, начиная с 1947 г. (Овчинников, 1954), а *D. bugensis* вселилась сравнительно недавно – в 1997 г. (Orlova et al., 2000). В местах общего обитания оба вида образуют совместные биоценозы, но при этом они отличаются по чувствительности к действию ряда экологических факторов: кислороду (Шкорбатов и др., 1994), температуре (Mills et al., 1993), минерализации воды (Мартемьянов, 2013) и др. В последние годы (2010 – 2013 гг.) в водохранилище зафиксировано снижение численности дрейссенид (Пряничникова, 2013), причины которого остаются не выясненными. В связи с этим большой интерес представляет сравнительное изучение адаптивных возможностей двух видов дрейссенид к изменению экологических факторов на физиолого-биохимическом уровне.

Одной из биохимических систем моллюсков, обеспечивающих физиологические основы их адаптации к воздействию факторов внешней среды, является система антиоксидантной защиты (АОЗ) (Livingstone, 2001). Основная функция АОЗ – нейтрализация активных форм кислорода (АФК), образующихся при протекании окислительно-восстановительных реакций в процессе метаболизма у всех аэробных организмов. Образование АФК может усиливаться при воздействии широкого ряда различных внутренних и внешних факторов. АФК химически очень активны и способны инициировать быстрые цепные реакции окисления органических молекул, приводящие к повреждению белков, липидов, нуклеиновых кислот и углеводов. В результате этого нарушается функционирование как самих молекул, так и субмолекулярных клеточных структур, что приводит к нарушению метаболизма и физиологических функций организма (Владимиров, Арчаков, 1972; Зенков и др., 2001; Костюк, Потапович, 2004).

В норме содержание АФК регулируется на минимальном уровне за счет функционирования системы АОЗ. При действии на организм различных факторов внешней среды эффективность работы системы АОЗ может снижаться, а интенсивность образования АФК в клетках возрастать. Это выражается в усилении образования продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) (диеновые конъюгаты, малоновый диальдегид) и белков (ПОБ) (альдегиды, кетоны, карбонильные группы) и окислительному повреждению ДНК. Состояние клетки, характеризующееся комплексом этих симптомов, получило название окислительного стресса. Индикаторами образования АФК и развития состояния окислительного стресса в клетке служит накопление продуктов ПОЛ и ПОБ, в частности, малонового диальдегида (МДА) и карбонильных групп (КГ), а также активизация процессов их нейтрализации с помощью системы АОЗ. Сильный окислительный стресс может при-

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

вести к повреждению цитоскелета, ДНК и гибели клетки (Костюк, Потапович, 2004).

Система АОЗ является сложной, многокомпонентной и включает в себя как специализированные ферменты, так и низкомолекулярные вещества различной природы: восстановленный глутатион (ГЛТ), каротиноиды, флавоноиды, различные витамины и др. (Костюк, Потапович, 2004). Ключевым ферментом АОЗ системы является супероксиддисмутаза (СОД), катализирующая реакцию обезвреживания супероксид анион-радикал. Образующийся в процессе реакции пероксид водорода может утилизироваться с помощью двух ферментов: каталазы (КАТ) и глутатионпероксидазы. Глутатионтрансфера (GST) катализируют реакции восстановления органических гидропероксидов и трансформации ксенобиотиков, используя в качестве донора водорода ГЛТ. При этом ГЛТ переходит в окисленную форму. Восстанавливает его фермент глутатионредуктаза (ГР). Сам по себе восстановленный ГЛТ также обладает антиоксидантной активностью, нейтрализует АФК (Меньшиков и др., 2006).

Цель исследования – изучить вариабельность показателей АОЗ и процессов перекисной модификации липидов и белков у пресноводных двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* в норме в зависимости от вида, пола, размера и сезона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Вылов моллюсков производился с помощью драги в ноябре 2012 г. и в мае 2013 г. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища на трех станциях глубиной 4 – 6 м, две из которых располагались на склоне затопленного русла Волги (ст. 1 – 58°4'9" с.ш., 38°17'17" в.д., ст. 2 – 58°3'12" с.ш., 38°18'16" в.д.), а третья – в устьевом створе р. Сутка (ст. 3 – 58°2'4" с.ш., 38°17'43" в.д.). Сразу же после отлова животных целиком замораживали в жидком азоте при -195°С для прекращения метаболизма и фиксации природного состояния системы АОЗ, доставляли в течение 3 ч в лабораторию и хранили в этих условиях до проведения анализа.

В лаборатории моллюсков вскрывали, разделяли по полу и размеру, отделяли мягкие ткани и готовили из них гомогенаты. Пол определяли визуально методом световой микроскопии (×400), готовя из гонад давленные препараты (Властов, Качанова, 1959). Выделяли две размерные группы: длина раковины 15–25 мм (гр. 1) и 25.1 – 37 мм (гр. 2), что соответствует возрасту животных 3 – 4 и 5 – 7 лет (Львова и др., 1994). В ноябре были изучены *D. polymorpha* обеих размерных групп и *D. bugensis* из гр. 2, в мае – *D. polymorpha* из гр. 1 и *D. bugensis* из гр. 2.

Мягкие ткани гомогенизировались при помощи диспергатора ИКА T10 basic. Показатели АОЗ определяли на спектрофотометре Lambda 25: активность антиоксидантных ферментов, содержание ГЛТ и водорастворимой фракции белка – в супернатанте, а содержание МДА, КГ – в цельном гомогенате. Супернатант получали методом центрифугирования гомогената в рефрижераторной центрифуге Mikro 22 R при 22000 g и $t = 0^{\circ}\text{C}$ в течение 40 мин. Активность СОД измеряли по степени ингибирования восстановления нитросинего тетразолия в присутствии НАДН и феназинметасульфата (Чевари и др., 1985), КАТ по реакции пероксида

водорода с молибдатом аммония (Королук и др., 1988), GST по реакции с 1-хлор-2,4-динитробензолом (Habig et al., 1974), ГР по ее способности восстанавливать окисленную форму ГЛТ в присутствии НАДФН (Regoli et al., 1995), содержание восстановленного ГЛТ по реакции тиогруппы цистеина с реактивом Элмана (Mogon et al., 1979), содержание МДА – по цветной реакции с 2-тиобарбитуровой кислотой (Владимиров, Арчаков, 1972), КГ – по реакции взаимодействия окисленных аминокислотных остатков белков с 2,4 – динитрофенилгидразином (Дубинина, 1995), общий белок – по методу Брэдфорд (Bradford, 1976). Активность ферментов, за исключением СОД, выражена в нмоль/мкг белка/мин, а содержание ГЛТ, МДА и КГ – в пкмоль/мкг белка. Активность СОД рассчитана по разнице экстинкций опытной и контрольной проб ($E_{\text{контр}} - E_{\text{опыт}} = \Delta E$) и представлена в условных единицах $\Delta E / \text{мкг белка/мин}$. Все показатели определялись в одной пробе, масса которой составляла 2 г мягких тканей. В зависимости от размера животных в одну пробу входило от 6 до 20 экз. На каждый исследуемый вариант использовали по 6 проб. Все измерения проводились в двух повторностях. Результаты представлены в виде средних и их стандартных ошибок ($\bar{x} \pm SE$). Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента и *U*-критерию Манна – Уитни при $P = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что в ноябре у *D. polymorpha* по сравнению с *D. bugensis* меньше активность ферментов АОЗ: КАТ – в 2 раза, СОД и GST – в 7 – 9 раз и ГР – в 1.3 раза (только у самцов), но в 2 раза выше содержание низкомолекулярного компонента ГЛТ (только у самок) (таблица). Вместе с этим у полиморфной дрейссены отмечается и более низкое содержание продуктов окислительной модификации липидов (МДА) и белка (КГ).

При сравнении показателей АОЗ в разные сезоны года установлено, что весной у обоих видов моллюсков достоверно больше активность КАТ (у самцов и самок *D. polymorpha* – в 3 и 3.5 раза соответственно; у самок *D. bugensis* – в 2.1 раз), СОД (у самцов и самок *D. polymorpha* – в 11.2 и 2.5 раза соответственно; у самок *D. bugensis* – в 1.8 раз), а также содержание ГЛТ (у самцов *D. polymorpha* – в 7 раз, у самок – в 11 раз; у самцов *D. bugensis* – в 18 раз, у самок – в 25 раз). При этом только у *D. polymorpha* повышается активность GST (в 1.8 раза), а также содержание МДА (в 1.4 и 1.9 раз у самцов и самок соответственно) и КГ (в 2 раз у самцов). У *D. bugensis* максимальный уровень содержания МДА и КГ зафиксирован осенью.

При анализе полового диморфизма показателей АОЗ выявлено, что в мае у самок по сравнению с самцами обоих видов выше содержание ГЛТ (у *D. polymorpha* – в 1.4 раза, у *D. bugensis* – в 1.3). Кроме того, у самок *D. bugensis* зафиксированы более высокие значения активности КАТ и содержания МДА. В ноябре этих различий по полу не наблюдалось. В то же время у самок *D. bugensis* активность СОД была выше в 1.4 раза, чем у самцов.

При рассмотрении параметров АОЗ *D. polymorpha* в зависимости от размеров моллюсков различий не обнаружено. Только у самок размерной гр. 1 активность GST в 1.7 раз выше, ГР – в 2.4 раза ниже, чем у самок размерной гр. 2.

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Видовые, половые, размерные и сезонные особенности системы антиоксидантной защиты *D. polymorpha* и *D. bugensis* из Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Показатель	Пол	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>		
		Размеры раковины, мм				
		15 – 25	25.1 – 37	15 – 25	25.1 – 37	
		Ноябрь		Май		
СОД	♂	1.21±0.26	1.06±0.08	13.65±0.70†	9.36±0.63*	17.01±3.67†
	♀	2.61±0.52	1.62±0.45	17.15±1.73†	13.35±0.62*^	24.24±2.05†
КАТ	♂	24.11±3.33	28.5±3.35	76.92±5.59†	53.78±1.29*	61.52±3.01†
	♀	24.45±2.76	30.82±4.18	91.35±9.94†	52.87±2.68*	115.8±1.06^†
GST	♂	1.39±0.25	0.86±0.28	2.81±0.20†	8.47±1.21*	3.75±0.27†
	♀	1.99±0.33	1.11±0.18#	3.64±0.61†	7.98±0.60*	5.39±0.83†
GP	♂	1.53±0.22	0.98±0.20	2.12±0.80	2.18±0.26*	2.05±0.32
	♀	0.95±0.14^	2.28±0.39^#	2.20±0.32†	4.50±1.15	1.61±0.11†
ГЛТ	♂	1.41±0.17	1.09±0.20	9.98±0.92†	0.53±0.16	9.90±1.49†
	♀	1.31±0.24	1.85±0.31	14.77±0.64^†	0.53±0.02*	13.49±1.40^†
МДА	♂	1.71±0.46	1.76±0.53	2.43±0.41	5.77±0.55*	2.0±0.27†
	♀	1.71±0.39	2.00±0.50	3.25±0.39†	4.72±0.26*	2.87±0.21^†
КГ	♂	5.26±0.40	5.29±0.66	10.64±1.29†	19.02±3.00*	6.66±1.05†
	♀	5.06±0.39	5.75±0.90	6.91±1.27^	12.38±1.31*	6.42±0.22†

Примечание. Различия между видами (*) полами (^), размерами (#) и сезонами (†) достоверны при $p = 0.05$; активность СОД выражена в $\Delta E/\text{мкг белка} \cdot \text{мин}$, а остальные ферментов – в $\text{нмоль}/\text{мкг белка}/\text{мин}$; содержание ГЛТ, МДА и КГ – в $\text{пкмоль}/\text{мкг белка}$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительного исследования показателей АОЗ в мягких тканях у двух видов дрейссенид ранее не проводилось. Имеющиеся в литературе данные по некоторым из показателей АОЗ касаются в основном *D. polymorpha* и демонстрируют практически тот же порядок величин, что и в нашем исследовании. Так, активность КАТ и GST, по данным разных авторов, составляет соответственно 9 – 30 и 0.02 (Burmester et al., 2012), 120 – 145 и 0.55 – 0.74 $\text{нмоль}/\text{мкг белка}/\text{мин}$ (Parolini et al., 2011). В другой работе активность КАТ у этого вида равнялась 30 – 80 $\text{нмоль}/\text{мкг белка}/\text{мин}$ (Falfushinska et al., 2010). Небольшие расхождения связаны, скорее всего, с различиями в процедурах подготовки гомогенатов тканей для биохимического анализа, разными условиями содержания моллюсков до анализа и сезона их вылова. Наши данные наиболее близко отражают природный уровень исследованных показателей, так как сразу после вылова моллюски были заморожены в жидком азоте. В остальных исследованиях в жидком азоте хранили ткани моллюсков, доставленных в лабораторию через несколько часов после их отлова или после адаптации в лабораторных условиях в течение нескольких дней.

Полученные результаты показали, что исследованные виды дрейссенид существенно различаются по организации комплекса АОЗ. У *D. bugensis* по сравнению с *D. polymorpha* при равных размерах и в одном и том же месяце (ноябрь) активность антиоксидантных ферментов выше (до 10 раз), а содержание восстановленного ГЛТ – ниже (до 4 раз) или такое же. При этом процессы ПОЛ и ПОБ проходят у нее интенсивнее, о чем свидетельствует более высокие уровни МДА (до 2.5 раз) и КГ (до 4 раз). Межвидовые различия в активности ферментов АОЗ более

высокие, чем в содержании продуктов перекисной модификации липидов и белков, что свидетельствуют о большей эффективности системы АОЗ у *D. bugensis*. Ранее разница в активности СОД, КАТ и ГР (в 3.5–15 раз) была обнаружена среди трех видов морских двустворчатых моллюсков (Истомина и др., 2011). Выявленные нами видовые особенности, вероятнее всего, носят адаптивный характер и связаны с более высокой интенсивностью окислительно-восстановительного метаболизма у *D. bugensis*. Это подтверждается тем, что у *D. bugensis* в нормальных условиях потребление кислорода в 1.2 раза выше, чем у *D. polymorpha* (Шкорбатов и др., 1994).

Наличие эффективных систем АОЗ у двустворчатых моллюсков связывают с их устойчивостью к действию многих природных факторов (Руднева-Титова, 1997; Livingstone, 2001). Все это позволяет говорить о более высоком адаптивном потенциале *D. bugensis*, что подтверждается данными многих авторов о вытеснении ею *D. polymorpha* в местах их совместного обитания (Пряничникова, 2013).

Размерно-возрастной анализ исследованных параметров АОЗ *D. polymorpha* не выявил заметных различий по этому признаку, по крайней мере, в ноябре. Некоторое снижение активности ГСТ и возрастание активности ГР у самок с увеличением их размера может быть связано с физиологическими особенностями полового созревания и стадии зрелости гонад.

Разделение дрейссенид по полу также не показало каких-либо закономерных различий между значениями по большинству исследуемых показателей. Лишь в ноябре у самок и самцов *D. polymorpha* в обеих размерных группах отличались активности ГР, а у *D. bugensis* – активность СОД. Кроме того, содержание ГЛТ у самок обоих видов и активность КАТ у *D. bugensis* в мае были выше, чем у самцов. Половая вариабельность этих показателей может быть обусловлена особенностями репродуктивного цикла двустворчатых моллюсков (Гостюхина, 2008; Sole et al., 1995).

В доступной литературе данных о половой и размерно-возрастной зависимости параметров АОЗ двустворчатых моллюсков не найдено. Окончательный вывод о существовании у дрейссенид таких связей можно будет сделать только после изучения данных биохимических показателей обеих размерных групп моллюсков в течение полного годового цикла.

Сравнительный анализ одноразмерных особей моллюсков одного пола в ноябре и мае выявил сезонную вариабельность по большинству исследованных показателей. При этом направленность сезонных изменений активности СОД и КАТ и содержания ГЛТ у обоих видов одинаковая: в мае выше, чем в ноябре, что свидетельствует об активизации основных компонентов АОЗ и косвенно указывает на усиление процессов образования АФК весной по сравнению с осенью. Вместе с тем сезонные тренды активности ферментов глутатионового комплекса – ГСТ и ГР, а также содержания МДА и КГ у них разнонаправленные: у *D. polymorpha* значения показателей повышались, а у *D. bugensis* – снижались или оставались на одном уровне. Все вместе это предполагает, что у *D. bugensis* система АОЗ работает эффективнее весной, а у *D. polymorpha* – осенью.

Ранее было показано, что у *D. polymorpha* из р. Серет – притока р. Днестр, в период с июля по ноябрь также наблюдалась сезонная вариабельность некоторых

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

показателей АОЗ, измеренных в целом теле (Falfushinska et al., 2010). Но сезонная динамика отличалась от той, которая была продемонстрирована в нашем исследовании. Так, активности СОД и КАТ были самыми низкими в августе, а в остальные месяцы в 2 – 3 раза выше. В то же время содержание ГЛТ минимально в июле и максимально в сентябре при различиях в 4 раза. Содержание МДА на протяжении всего периода исследования оставалось приблизительно на одном уровне.

Вместе с тем выявленный нами у дрейссенид характер сезонных изменений имеет сходство с обнаруженной ранее сезонной динамикой этих же ферментов в пищеварительной железе морских двусторчатых моллюсков мидий (*Mytilus edulis* L.) из пролива Ла-Манш у юго-восточного побережья Великобритании (Viarengo et al., 1991) и *Perna perna* у бразильского побережья (Filho et al., 2001). Однако сезонный тренд содержания ГЛТ у второго вида имел обратную направленность по сравнению с дрейссенидами: снижался от декабря к маю. Как известно, сезонные изменения многих параметров живых организмов связаны с их репродуктивным циклом. При этом в период размножения многие физиолого-биохимические параметры организма достигают минимальных или максимальных величин. Перест дрейссенид в водохранилищах Верхней Волги, включая Рыбинское, происходит в июне–августе (Скальская, 2000). Микроскопическим методом нами установлено, что в соответствии с принятой классификацией (Львова, Макарова, 1990) в мае у отобранных моллюсков *D. polymorpha* преобладает II, а у *D. bugensis* – II – III стадия зрелости гонад. На этих стадиях в гонадах происходит активный гаметогенез и рост половых клеток, организму необходимо усилить все процессы, направленные на защиту половых продуктов от повреждающего действия АФК. Этим, вероятно, объясняется повышенная активность ферментов АОЗ дрейссенид в мае по сравнению с ноябрем. Тем не менее, для объяснения всех выявленных сезонных различий и установления точной сезонной динамики АОЗ у дрейссенид в Рыбинском водохранилище требуются дальнейшие, более детальные исследования в течение полного годового цикла.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что исследованные виды дрейссенид существенно различаются по организации комплекса АОЗ: у *D. bugensis* выше активность антиоксидантных ферментов, а содержание восстановленного ГЛТ несколько ниже или такое же, как у *D. polymorpha*.

2. Половые и размерно-возрастные различия у обоих видов моллюсков в ноябре и мае либо отсутствуют, либо не носят закономерного характера.

3. Выявлена сезонная вариабельность исследованных показателей дрейссенид, позволяющая предположить, что у *D. bugensis* система АОЗ работает эффективнее весной, а у *D. polymorpha* – осенью.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-05-00572).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Владимиров Ю. А., Арчаков А. И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М. : Наука, 1972. 175 с.

- Властов Б. В., Качанова А. А. Диагноз пола у живых дрейссен и некоторые данные по половому циклу у этого моллюска // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 7. С. 991 – 1005.
- Гостюхина О. Л. Особенности антиоксидантного статуса тканей двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. в условиях окислительного стресса : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Симферополь, 2008. 25 с.
- Дубинина Е. Е. Окислительная модификация белков сыворотки крови человека. Методы ее определения // Вопросы медицинской химии. 1995. № 4 (1). С. 24 – 26.
- Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньщикова Е. Б. Окислительный стресс: Биохимические и патофизиологические аспекты. М. : Наука, 2001. 343 с.
- Истомина А. А., Довженко Н. В., Бельчева Н. Н., Челомин В. П. Активность антиоксидантных ферментов у разных видов моллюсков у разных видов моллюсков в условиях гипоксии/аноксии // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1(5). С. 1106 – 1108.
- Корольюк М. А., Иванова Л. И., Майорова И. Г., Токарев В. Е. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. 1988. № 1. С. 16 – 18.
- Костюк В. А., Потапович А. И. Биорадикалы и биоантиоксиданты. Минск : Изд-во Беларус. гос. ун-та, 2004. 179 с.
- Курбатова С. А. Роль моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество // Биология внутр. вод. 1998. № 1. С. 39 – 46.
- Львова А. А., Макарова Г. Е. Исследование репродуктивного цикла // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 219. Методы изучения двустворчатых моллюсков. С. 101 – 120.
- Львова А. А., Макарова Г. Е., Алимов А. Ф., Каратаев А. Ю., Мирошниченко М. П., Закутский В. П., Некрасова М. Н. Рост и продукция // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 149 – 155.
- Мартемьянов В. И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в пресных водоемах // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. / под ред. А. В. Крылова, Е. Г. Пряничниковой. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.
- Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К., Бондарь И. А., Круговых Н. Ф., Труфакин В. А. Окислительный стресс. Проантиоксиданты и антиоксиданты. М. : Слово, 2006. 556 с.
- Овчинников И. Ф. Дрейссена Рыбинского водохранилища // Тез. докл. III Экол. конф. Киев : Изд-во Киев. гос. ун-та, 1954. Ч. II. С. 107 – 109.
- Пряничникова Е. Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. / под ред. А. В. Крылова, Е. Г. Пряничниковой. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.
- Руднева-Тимова И. И. Формирование антиоксидантной системы в раннем онтогенезе морских животных // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, № 3. С. 390 – 396.
- Скальская И. А. Дрейссена (*Dreissena polymorpha* (Pallas)) Верхней Волги: расселение, структура популяций и современные темпы воспроизводства численности // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 68 – 78.
- Чевари С., Чаба И., Секей Й. Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения ее в биологических материалах // Лабораторное дело. 1985. № 11. С. 678 – 681.
- Шкорбатов Г. Л., Карневич А. Ф., Антонов П. И. Экологическая физиология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 67 – 108.

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein – dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72. P. 248 – 254.

Burmester V., Nimptsch J., Wiegand C. Adaptation of freshwater mussels to cyanobacterial toxins : Response of the biotransformation and antioxidant enzymes // Ecotox. Environ. Safety. 2012. Vol. 78. P. 296 – 309.

Falfushinska H. I., Gnatyshyna L. L., Stoliar O. B., Dedourge-Geffard O., Geffard A. Application of multi-marker approach for assessment of stress syndrome in transplanted mussels *Dreissena polymorpha* // Studia Biologica. 2010. T. 4, № 1. C. 27 – 38.

Filho D. W., Tribess T., Gaspari C., Claudio F. D., Torres M. A., Magalhaes A. R. M. Seasonal changes in antioxidant defenses of the digestive gland of the brown mussel (*Perna perna*) // Aquaculture. 2001. Vol. 203. P. 149 – 158.

Habig W. H., Pabst M. J., Jacoby W. B. Glutathion-S-transferase : the first step in mercapturic acid formation // J. Biol. Chem. 1974. Vol. 249. P. 7130 – 7139.

Livingstone D. R. Contaminant – stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in aquatic organisms // Marine Pollution. 2001. Vol. 42, № 8. P. 656 – 666.

Mills E. L., Leac J. H., Carlto J. T., Secor C. L. Exotic species in the Great Lakes : A history of biotic crises and anthropogenic introductions // J. of Great Lakes Research. 1993. Vol. 19. P. 1 – 54.

Moron M. S., Depierre J. W., Mannervik B. Levels of glutathione, glutathione reductase and glutathione *s*-transferase activities in rat lung and liver // Biochim. Biophys. Acta. 1979. Vol. 582. P. 67 – 78.

Orlova M. I., Starobogov Ya. J., Biochino G. I. *Dreissena bugensis* Andr. range expansion in Volga River and in Northern Caspian Sea : further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO' 2000 Meeting. Book of Abstracts. Copenhagen, 2000. P. 21 – 29.

Parolini M., Binelli A., Provini A. Assessment of the potential cyto-genotoxicity of the non-steroidal anti-inflammatory drug (NSAID) Diclofenac on the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // Water Air Soil Pollut. 2011. Vol. 217. P. 589 – 601.

Regoli F., Principato G. Glutathione, glutathione-dependent and antioxidant enzymes in mussel, *Mytilus galloprovincialis*, exposed to metals under field and laboratory conditions : implications for the use of biochemical biomarkers // Aquat. Toxicol. 1995. Vol. 31. P. 143 – 164.

Sole M., Porte C., Albaiges J. Seasonal variation in the mixed-function oxidase system and antioxidant enzymes of the mussel *Mytilus galloprovincialis* // Environ. Toxicol. Chem. 1995. Vol. 14, № 1. P. 157 – 164.

Viarengo A., Canesi L., Pertica M., Livingstone D. R. Seasonal variations in the antioxidant defence systems and lipid peroxidation of the digestive gland of mussels // Comp. Biochem. Physiol. 1991. Vol. 100, № 1/2. P. 187 – 192.

Viarengo A., Pertica M., Canesi L., Accometo R., Mancinelli G., Orunesu M. Lipid peroxidation and level of antioxidant compounds (GSH, vitamin E) in the digestive glands of mussels of three different age groups exposed to anaerobic and aerobic conditions // Mar. Environ. 1989. Vol. 28. P. 291 – 295.