

Сравнение спектров питания дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* по биохимическим маркерам

О. Н. МАХУТОВА, Е. Г. ПРЯНИЧНИКОВА*, И. М. ЛЕБЕДЕВА*

Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 50
E-mail: makhutova@ibp.krasn.ru

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

АННОТАЦИЯ

На основании биохимических маркеров изучены спектры питания популяций дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis*, обитающих на Волжском плесе Рыбинского водохранилища и различающихся по многолетней динамике численности. Особенности спектров питания дрейссен рассматриваются в качестве вероятной причины, вызвавшей изменения численности моллюсков.

Ключевые слова: спектр питания, полиненасыщенные жирные кислоты, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*.

Инвазия экзотических видов в водные экосистемы в настоящее время представляет собой одну из основных угроз для стабильности нативных сообществ. Среди моллюсков наиболее агрессивными чужеродными видами являются представители рода *Dreissena*. В течение последних десятилетий они расширили свой ареал, распространившись в пресноводных бассейнах Европы и Северной Америки. Вторгаясь во все новые водоемы и водотоки, дрейссены оказывают сильное негативное воздействие на аборигенные виды гидробионтов и состояние системы в целом: снижается продуктивность фитопланктона, увеличивается смертность аборигенных видов двустворчатых моллюсков, происходит реструктуризация бентосных сообществ, пул углерода перемещается из планктонного в

бентосное сообщество [1–3]. Некоторые авторы отмечают цветение водоемов цианобактериями *Microcystis aeruginosa* Kutz. emend. Elenk. при появлении дрейссен, вызванное селективным потреблением мелких водорослей высокого пищевого качества и избеганием потребления крупных колоний токсичных штаммов *M. aeruginosa* [4, 5]. Вселение *Dreissena polymorpha* Pallas в Великие североамериканские озера с балластными водами судов в 1980-х гг. привело к вытеснению многих местных видов двустворчатых моллюсков и вызвало серьезные изменения структуры экосистем озер [6].

В Рыбинском водохранилище (бассейн р. Волга 58°03' с. ш., 38°17' в. д.) инвазия *D. polymorpha* началась с 1947 г. [7], а в 1997 г. появились первые сведения о распространении

Dreissena bugensis Andrusov на Волжском плесе Рыбинского водохранилища [8]. В течение последнего десятилетия наблюдаются снижение численности популяции *D. polymorpha* и рост численности популяции *D. bugensis* [9]. Подобные ситуации описаны для Запорожского и Днепровского водохранилищ, в которых 80–90 % численности моллюсков составляла *D. bugensis* [10–12]. Основными причинами доминирования *D. bugensis* цитированные выше авторы считают большую толерантность вида к заиленному дну и низкому содержанию кислорода в воде. Мы предполагаем, что различие спектров питания дрейссен также может быть одной из возможных причин подавления развития *D. polymorpha* и процветания *D. bugensis* в некоторых водоемах. Известно, что *D. polymorpha* селективно потребляет криптофитовые водоросли, определенные размерные группы хризофитовых, диатомовых и динофлагеллят, микро- и мезозоопланктон (простейших, колероваток, мелких науплиусов) [13–15]. Работ по изучению рациона *D. bugensis* в современной литературе очень мало, например [16]. Данные о рационах моллюсков получены преимущественно на основании визуального анализа содержимого кишечника и (или) флуоресцентным методом. Применение этих методов зачастую приводит к ошибочным представлениям о спектрах питания, поскольку, во-первых, многие пищевые частицы не могут быть идентифицированы по внешним признакам, во-вторых, многие проглоченные частицы не усваиваются и проходят через кишечник транзитом [17–19]. Одним из надежных современных методов изучения спектров питания водных животных является анализ жирнокислотного (ЖК) состава триацилглицеринов (ТАГ) их тканей, позволяющий определить усвоенные виды пищи [20–23].

Цель данной работы – сравнение спектров питания двух видов дрейссен *D. polymorpha* и *D. bugensis*, обитающих в Рыбинском водохранилище, с помощью анализа биохимических маркеров – жирных кислот.

РАЙОН РАБОТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены на Волжском плесе Рыбинского водохранилища, представ-

ляющего собой равнинно-котловинный водоем озерного типа, созданный для целей энергетики и водного транспорта. Водоохранилище также является рыбохозяйственным водоемом, источником водоснабжения и местом отдыха населения. Площадь водосбора Рыбинского водохранилища 150 500 км², средняя глубина 5,6 м. По распределению глубин и морфометрическим особенностям ложа в водохранилище выделяют четыре основных плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный. Площадь Волжского плеса 80 км², или 2 % от общей площади водохранилища. Пробы отбирали на трех станциях Волжского плеса (ст. 1 – N 58°04′09″, E 38°17′17″, ст. 2 – N 58°03′12″, E 38°18′16″ и ст. 3 – N 58°02′41″, E 38°17′43″) (рис. 1). Глубина станций изменялась в зависимости от колебания НПУ (нормальный подпорный уровень) и составляла от 4 до 6 м. Температура придонного слоя в течение исследуемого периода варьировала от 11,8 до 21,7 °С.

В течение трех вегетационных сезонов (с июня по сентябрь 2007–2009 гг.) на Волжском плесе отбирали пробы мышц-замыкателей *D. polymorpha* и *D. bugensis* для анализа жирных кислот. В 2008 и 2009 гг. определяли также ЖК состав сестона и в 2009 г. – донные осадки и содержимое кишечника мол-

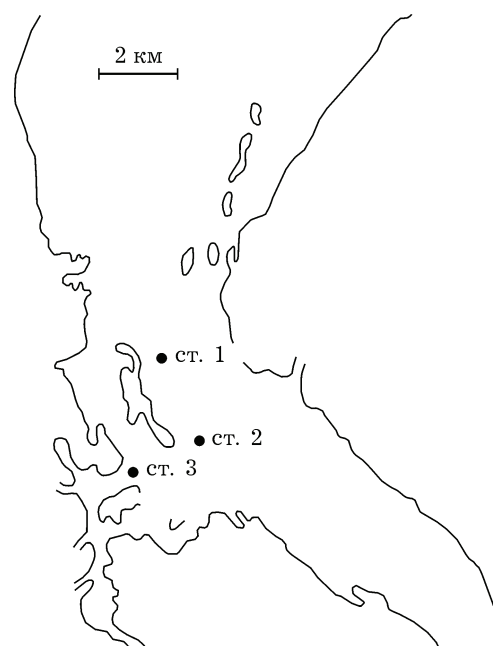


Рис. 1. Схема Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Показаны станции отбора проб

люсков. Пробы каждого компонента собирали на трех вышеупомянутых станциях и далее интегрировали.

Пробы сестона и донных осадков фильтровали через промытые и прокипяченные в дистиллированной воде фильтры “Владипор” № МФА-ОС1 (диаметр пор 0,7 мкм) с прокладкой из BaSO₄. Фильтры подсушивали в течение 1 ч и снимали осадок с фильтра. Мышцы-замыкатели отделяли от раковины и тела моллюска с помощью скальпеля и формировали общую пробу из мышц 10–20 особей. Пробы содержимого кишечника (2/3 длины кишки от выводного сифона) формировали из 4–5 особей. Далее все пробы помещали в смесь хлороформа и метанола (2 : 1 по объему) и хранили при температуре –20 °С до дальнейшей обработки. Липиды экстрагировали из проб хлороформом-метанолом (2 : 1) трижды. Полученные экстракты осушали пропусканием через слой безводного Na₂SO₄. Растворители выпаривали на роторном вакуумном испарителе при температуре 37 °С. Часть липидного экстракта использовали для характеристики ЖК состава суммарных липидов, часть – для выделения отдельных классов липидов.

Липидный экстракт разделяли на классы методом тонкослойной хроматографии на микропластинках размером 6 × 6 см со слоем мелкодисперсного силикагеля (200–300 mesh), содержащим 15 % гипса (по массе). В качестве подвижной фазы при хроматографировании использовали систему гексан : эфир : уксусная кислота (85 : 15 : 1 по объему). На полученной хроматограмме проявляли полосы референтных веществ опрыскиванием раствором фосфорно-молибденовой кислоты. ТАГ проб на пластинке идентифицировали, сравнивая с местоположением окрашенных ТАГ-референтов.

Триацилглицерины снимали с силикагеля абсолютным эфиром. Затем в колбу с экстрактом добавляли 0,5 мл смеси метанола и концентрированной H₂SO₄ (50 : 1 по объему) и 1–2 капли бензола. Метанолиз ЖК (образование метиловых эфиров) триацилглицеринов и суммарных липидов проводили при температуре 90 °С с использованием обратного холодильника в течение 2 ч. По окончании метанолиза в колбу добавляли двойной объем воды и метиловые эфиры ЖК трижды эк-

страгировали из реакционной смеси гексаном. Гексановый экстракт дважды промывали дистиллированной водой и осушали пропусканием через слой безводного Na₂SO₄. Затем гексан удаляли на роторном вакуумном испарителе [24].

Анализ метиловых эфиров ЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent, США). Условия анализа следующие: несущий газ – гелий, ввод с делением потока, капиллярная колонка HP-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0,32 мм. Применяли следующий температурный режим: подъем от 120 до 180 °С со скоростью 5 °С/мин, затем 10 мин изотермально, второй подъем температуры от 180 до 220 °С со скоростью 5 °С/мин и 20 мин изотермально; температура ввода – 220, интерфейса – 230 °С; энергия ионизации масс-спектрометрического детектора – 70 эВ, сканирование в диапазоне 50–500 атомных единиц.

Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли по полученным масс-спектрам сравнением их с имеющимися в базах данных Agilent (Wiley, NIST), а также сравнением времен удерживания с таковыми стандартов (Sigma, США).

Кластерный и корреляционный анализы, а также расчеты стандартных статистических показателей выполнены с помощью пакета STATISTICA 9 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В течение исследуемого периода (2007–2009 гг.) на станциях № 1 и 3 наблюдалось снижение численности популяции *D. polymorpha* и увеличение – *D. bugensis* (рис. 2). На станции № 2 численность обоих видов дрейссен практически не менялась в течение исследуемого периода, при этом была значительно ниже, чем на станциях № 1 и 3 (см. рис. 2).

В сестоне обнаружены жирные кислоты – маркеры диатомовых водорослей (16 : 1ω7, С16 полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейств ω7, ω4 и ω1, 20 : 5ω3), зеленых водорослей и цианобактерий (16 : 2ω6, 16 : 3ω3, 16 : 4ω3 и 18 : 3ω6), процентное со-

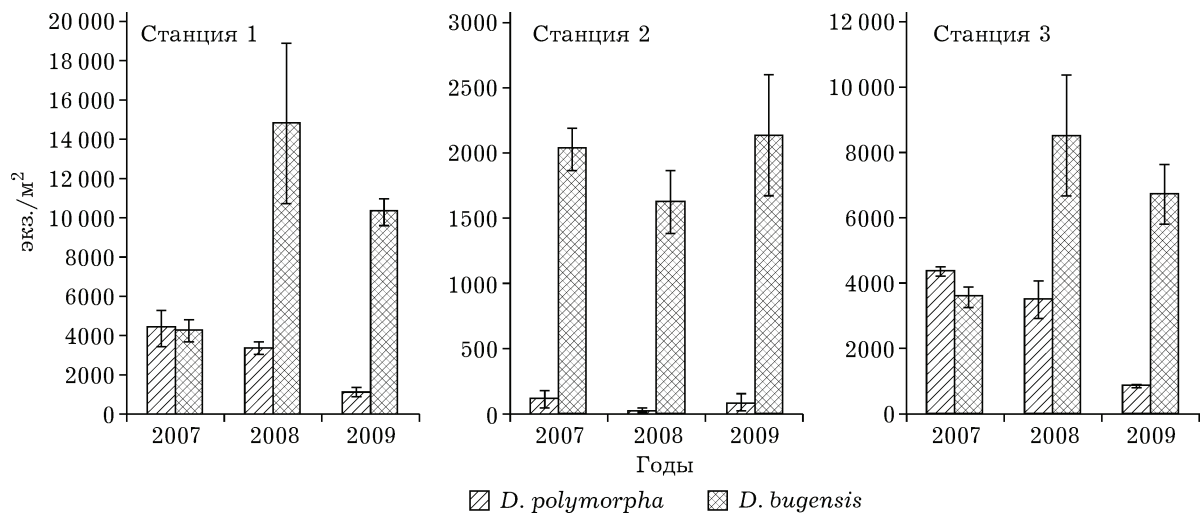


Рис. 2. Средняя за сезон численность *D. polymorpha* и *D. bugensis* на трех станциях Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2007–2009 гг.

держание обеих групп было высоким в июне и июле (табл. 1). В сестоне Рыбинского водохранилища присутствовали в значительном количестве С18 ПНЖК $\omega 3$ и $\omega 6$, также синтезируемые зелеными водорослями и цианобактериями наряду с маркерными С16 ПНЖК. Сезонная динамика С18 ПНЖК $\omega 3$ (α -линоленовая 18 : 3 $\omega 3$ и стераидоновая 18 : 4 $\omega 3$) была сходной и отличалась от таковой С16 ПНЖК – маркеров цианобактерий и зеленых микроводорослей. Линолевая кислота, 18 : 2 $\omega 6$, в 2009 г. имела сходную сезонную динамику с С18 ПНЖК $\omega 3$ сестона (см. табл. 1). Маркеры бактерий (i14 : 0, i15 : 0, i15 : 1, ai15 : 0, i16 : 0, i17 : 0 и ai17 : 0) присутствовали в сестоне на протяжении всего исследуемого периода. Процентное содержание физиологически важных для животных эйкозапентаеновой (20 : 5 $\omega 3$, ЭПК) и докозагексаеновой (22 : 6 $\omega 3$, ДГК) ПНЖК в сестоне было низким (см. табл. 1).

Среди жирных кислот донных осадков доминировали насыщенные жирные кислоты (табл. 2). В отличие от сестона в донных осадках наблюдалось высокое содержание стеариновой кислоты – маркера органического вещества отмерших организмов, и длинноцепочечных насыщенных ЖК-маркеров детрита, происходящего из высших растений (см. табл. 2). Содержание ЖК диатомей в донных осадках было высоким в июне и июле, но в 2–4 раза ниже, чем в это же время в сестоне (см. табл. 1, 2). ЖК, происходящие из ци-

анобактерий и зеленых водорослей, в осадках представлены линолевой и α -линоленовой кислотами, содержание которых было высоким на протяжении всего исследуемого периода. Следует отметить, что сезонные динамики этих ПНЖК в донных осадках сходны (см. табл. 1, 2). Процентное содержание физиологически важной ЭПК было низким, но незначительно повышалось в июле и августе, тогда как ДГК отсутствовала во всех пробах донных осадков (см. табл. 2).

Набор жирных кислот в мышцах-замыкателях двух исследуемых моллюсков был практически одинаковым, вместе с тем процентное содержание ЖК значительно различалось. *D. bugensis* характеризовалась высоким суммарным содержанием ПНЖК (в среднем 42,5 %), тогда как *D. polymorpha* имела равное содержание насыщенных и полиненасыщенных ЖК (в среднем 36,75 и 36,71 % соответственно). В мышцах *D. bugensis* содержание большинства длинноцепочечных ПНЖК, включая ЭПК и ДГК, и мононенасыщенной ЖК (20 : 1 $\omega 7$) было достоверно выше, чем в мышцах *D. polymorpha* (табл. 3). В свою очередь, в мышцах *D. polymorpha* достоверно больше содержалось моноеновых ЖК (18 : 1 $\omega 9$, 18 : 1 $\omega 7$, 20 : 1 $\omega 9$ и 22 : 1 $\omega 11$), бактериальных ЖК (i16 : 0 и 15 : 0) и докозапентаеновой кислоты (22 : 5 $\omega 6$, ДПК $\omega 6$) (см. табл. 3).

Жирные кислоты ТАГ *D. polymorpha* и *D. bugensis* представлены насыщенными ЖК (в

**Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК) в сестоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища,
июнь-сентябрь 2008 и 2009 гг.**

ЖК	18.06.08	17.07.08	21.08.08	26.09.08	15.06.09	15.07.09	18.08.09	15.09.09
12 : 0	1,31	0,77	1,66	1,54	2,79	0,62	0,07	0,08
13 : 0	0,24	0,21	0,32	0,16	0,90	0,30	0,00	0,06
14 : 0	8,70	5,86	7,09	4,88	8,83	7,58	2,33	2,06
15 : 0	1,93	2,18	2,82	2,40	1,70	1,09	0,60	0,75
16 : 0	26,92	25,93	27,66	31,05	30,82	25,82	19,84	23,70
17 : 0	0,67	1,00	1,07	1,57	0,85	0,43	0,88	0,94
18 : 0	5,97	7,62	9,21	14,28	7,34	5,90	13,91	12,08
20 : 0	0,50	0,88	0,93	1,71	0,77	0,00	0,31	0,20
22 : 0	0,42	0,72	0,77	1,20	1,48	0,73	0,00	0,00
24 : 0	0,70	0,60	0,95	1,79	1,19	0,17	0,38	0,22
Σ НЖК	47,36	45,77	52,48	60,58	56,67	42,65	38,31	40,08
i14 : 0	0,48	0,43	0,54	0,36	1,01	0,68	0,09	0,07
ai15 : 0	1,38	1,04	1,31	0,58	1,07	1,40	0,26	0,25
i15 : 0	0,54	0,68	1,07	0,56	0,78	0,58	0,30	0,29
i15 : 1	0,68	0,46	0,70	0,00	0,34	0,51	0,00	0,00
i16 : 0	0,21	0,29	0,44	0,30	0,31	0,57	0,25	0,25
ai17 : 0	0,49	0,32	0,34	0,40	0,40	0,82	0,32	0,53
i17 : 0	0,15	0,19	0,47	0,50	0,34	0,29	0,80	0,92
Σ разв. ЖК	4,08	3,55	5,13	2,70	4,45	4,91	2,14	2,31
14 : 1ω7	0,21	0,70	1,66	0,13	0,00	0,00	0,00	0,13
16 : 1ω9	1,20	4,69	6,85	4,83	1,95	1,74	0,90	0,96
16 : 1ω7	8,47	10,05	5,36	3,39	4,69	7,96	2,41	7,72
18 : 1ω9	4,26	8,05	10,02	10,66	5,26	14,91	37,03	27,62
18 : 1ω7	1,90	6,56	3,43	1,46	1,80	3,09	5,69	4,47
20 : 1ω9	0,21	0,00	0,47	0,56	0,45	0,00	0,00	0,00
22 : 1ω9	0,16	0,25	5,59	5,74	1,35	1,76	0,49	0,00
Σ МНЖК	16,40	30,31	33,58	26,85	15,50	29,46	46,52	40,90
16 : 2ω7	0,17	0,04	0,00	0,00	0,10	0,10	0,00	0,00
16 : 2ω6	0,03	0,16	0,00	0,00	0,07	0,14	0,00	0,00
16 : 2ω4	1,31	0,22	0,00	0,00	0,66	0,79	0,00	0,18
16 : 3ω4	2,44	1,11	0,26	0,35	1,23	1,33	0,08	0,00
16 : 3ω3	0,32	0,43	0,00	0,00	0,37	0,31	0,00	0,00
16 : 4ω3	0,77	0,00	0,00	0,00	0,75	0,60	0,00	0,50
16 : 4ω1	0,87	0,11	0,12	0,23	0,46	0,23	0,00	0,00
18 : 2ω6	2,05	2,84	3,00	3,65	1,78	4,79	1,73	2,51
18 : 2ω4	0,00	0,18	0,31	0,27	0,00	0,00	2,24	1,60
18 : 3ω6	0,28	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18 : 3ω3	5,50	3,75	0,97	1,39	3,10	5,09	0,90	2,09
18 : 4ω3	6,03	1,82	0,47	1,58	3,28	3,77	0,83	1,16
18 : 5ω3	0,82	0,00	0,00	0,12	0,29	0,00	0,00	0,19
20 : 4ω6	0,44	0,99	0,48	0,40	0,54	0,00	0,00	1,57
20 : 4ω3	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20
20 : 5ω3	7,39	6,44	1,65	1,19	2,89	3,72	0,51	2,26
22 : 5ω6	0,45	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	0,00	0,00
22 : 5ω3	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,31
22 : 6ω3	1,59	0,37	0,00	0,00	1,24	1,02	0,52	1,36
Σ ПНЖК	31,39	18,79	7,27	9,18	17,37	22,18	6,82	13,93

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2 Σ НЖК – сумма насыщенных ЖК, Σ разв. ЖК – сумма разветвленных ЖК, Σ МНЖК – сумма моновенасыщенных ЖК, Σ ПНЖК – сумма полиненасыщенных ЖК.

Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК) в донных осадках Волжского плеса Рыбинского водохранилища, июнь-сентябрь 2009 г.

ЖК	15.06.09	15.07.09	18.08.09	15.09.09
9 : 0	3,46	0,35	0,02	0,00
10 : 0	2,06	0,23	0,02	0,00
11 : 0	1,01	0,00	0,01	0,00
12 : 0	3,59	0,82	0,00	0,05
13 : 0	1,00	0,22	0,00	0,00
14 : 0	7,78	4,63	1,47	1,93
15 : 0	2,22	1,57	0,78	0,62
16 : 0	25,16	26,92	19,32	21,08
17 : 0	0,89	0,84	1,18	1,68
18 : 0	7,99	15,13	18,01	21,11
20 : 0	1,95	1,52	0,50	0,77
22 : 0	3,49	2,37	1,23	0,42
23 : 0	0,00	0,00	0,31	0,00
24 : 0	7,53	3,35	1,52	1,32
26 : 0	5,01	0,00	2,02	1,35
Σ НЖК	73,48	57,92	46,40	50,33
i14 : 0	1,16	1,09	0,00	0,00
ai15 : 0	1,18	1,21	0,23	0,23
i15 : 0	1,73	1,07	0,37	0,33
i16 : 0	0,52	0,69	0,27	0,23
ai17 : 0	0,61	0,68	0,37	0,50
i17 : 0	0,65	0,52	0,64	0,75
Σ разв. ЖК	6,88	5,37	1,89	2,03
14 : 1ω7	0,00	0,39	0,00	0,00
16 : 1ω9	1,81	3,39	0,53	0,00
16 : 1ω7	5,77	5,52	3,07	2,23
18 : 1ω9	6,19	14,31	30,97	35,33
18 : 1ω7	2,37	2,75	4,89	5,31
18 : 1ω5	0,00	0,00	1,53	2,09
Σ МНЖК	16,13	26,58	43,53	44,96
16 : 2ω4	0,24	0,26	0,00	0,00
16 : 3ω4	0,00	0,61	0,00	0,00
18 : 2ω6	1,72	3,66	1,83	1,42
18 : 3ω3	1,54	1,73	1,16	0,34
18 : 4ω3	0,00	1,00	0,78	0,00
20 : 4ω3	0,00	0,00	0,57	0,00
20 : 5ω3	0,00	2,39	0,71	0,00
Σ ПНЖК	3,51	9,64	8,18	2,21

среднем 50 % в обоих моллюсках), мононенасыщенными ЖК (27,9 и 26,4 % соответственно), разветвленными ЖК (2,6 и 3,1 % соответственно) и ПНЖК (17,7 и 18,3 % соответственно). Среди ПНЖК доминировали 18 : 2ω6, 20 : 4ω6, 20 : 5ω3, 22 : 5ω3 и 22 : 6ω3.

C16 ПНЖК в ТАГ моллюсков полностью отсутствовали. В содержимом кишечника моллюсков, как и в ТАГ, доминировали насыщенные ЖК (в среднем 60 % в обоих видах). Доля мононенасыщенных ЖК выше в содержимом кишечника *D. polymorpha*

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm стандартная ошибка) суммарных липидов мышц-замыкателей *D. bugensis* и *D. polymorpha*, обитающих на Волжском плесе Рыбинского водохранилища, июнь–сентябрь 2007–2009 гг. и достоверность различий (*p*) по парному критерию Вилкоксона (*T*) при числе действительных пар (*N*)

ЖК	<i>D. bugensis</i>	<i>D. polymorpha</i>	<i>N</i>	<i>T</i>	<i>p</i>
12 : 0	0,1 \pm 0,02	0,2 \pm 0,07	12	16,0	0,071190
14 : 0	1,1 \pm 0,08	1,4 \pm 0,12	12	15,0	0,059740
15 : 0	0,6 \pm 0,04	0,8 \pm 0,06	12	5,0	0,007649
16 : 0	26,9 \pm 1,04	27,6 \pm 1,21	12	32,0	0,582920
17 : 0	1,5 \pm 0,07	1,5 \pm 0,07	12	38,0	0,937473
18 : 0	4,5 \pm 0,16	4,9 \pm 0,31	12	19,0	0,116665
20 : 0	0,2 \pm 0,03	0,2 \pm 0,07	12	36,0	0,813945
22 : 0	0,1 \pm 0,01	0,1 \pm 0,02	12	27,0	0,346522
i16 : 0	0,2 \pm 0,02	0,3 \pm 0,04	12	12,0	0,034171
ai17 : 0	0,9 \pm 0,04	1,0 \pm 0,09	12	34,0	0,694887
i17 : 0	0,4 \pm 0,07	0,3 \pm 0,04	12	28,0	0,388187
16 : 1 ω 9 + ω 7	3,2 \pm 0,30	3,3 \pm 0,29	12	30,0	0,480177
18 : 1 ω 9	2,7 \pm 0,21	4,0 \pm 0,48	12	0,0	0,002218
18 : 1 ω 7	1,8 \pm 0,04	2,1 \pm 0,10	12	9,0	0,018604
20 : 1 ω 11	6,5 \pm 0,48	7,1 \pm 0,47	12	16,0	0,071190
20 : 1 ω 9	1,9 \pm 0,13	2,8 \pm 0,22	12	12,0	0,034171
20 : 1 ω 7	1,9 \pm 0,22	1,0 \pm 0,17	11	1,0	0,004439
22 : 1 ω 11	0,1 \pm 0,01	0,2 \pm 0,03	10	0,0	0,005062
22 : 1 ω 9	0,2 \pm 0,07	0,6 \pm 0,36	10	21,0	0,507625
18 : 2 ω 6	0,8 \pm 0,06	0,9 \pm 0,10	12	22,0	0,182339
18 : 3 ω 3	1,3 \pm 0,10	1,1 \pm 0,18	12	16,0	0,071190
18 : 4 ω 3	0,5 \pm 0,10	0,4 \pm 0,12	12	22,0	0,182339
20 : 2 ω 6	0,6 \pm 0,06	0,5 \pm 0,08	12	13,0	0,041390
20 : 3 ω 6	0,3 \pm 0,05	0,3 \pm 0,05	10	19,0	0,386271
20 : 4 ω 6	5,4 \pm 0,17	5,2 \pm 0,18	12	25,0	0,272096
20 : 4 ω 3	0,3 \pm 0,03	0,3 \pm 0,05	12	24,0	0,239317
20 : 5 ω 3	8,2 \pm 0,33	5,0 \pm 0,17	12	0,0	0,002218
22 : 2 ω 6	2,0 \pm 0,15	2,6 \pm 0,16	12	6,0	0,009633
22 : 2	1,2 \pm 0,09	0,6 \pm 0,08	12	0,0	0,002218
22 : 4 ω 6	1,8 \pm 0,17	1,2 \pm 0,11	12	0,0	0,002218
22 : 5 ω 6	4,4 \pm 0,15	5,3 \pm 0,31	12	8,0	0,015023
22 : 5 ω 3	7,2 \pm 0,23	5,6 \pm 0,21	12	0,0	0,002218
22 : 6 ω 3	8,4 \pm 0,35	7,7 \pm 0,34	12	8,0	0,015023

(27,8 %) по сравнению с *D. bugensis* (21,9 %). Вместе с тем содержание ПНЖК в кишечниках *D. bugensis* выше, чем в таковых *D. polymorpha* (14,3 и 6,9 % соответственно).

Для выявления различий в спектрах питания дрейссен проведен совместный кластерный анализ жирнокислотного состава сестона, донных осадков, суммарных липидов и ТАГ мышц моллюсков и содержимого ки-

шечников исследуемых дрейссен. На дендрограмме кластерного анализа можно выделить следующие кластеры: 1) пробы суммарных липидов мышц-замыкателей *D. polymorpha* и *D. bugensis*; 2) три отдельных кластера триацилглицеринов мышц-замыкателей моллюсков, каждый из которых включал пробы обоих видов; 3) пробы сестона и осадков, отобранные в августе и сентябре 2009 г.; 4) про-



Рис. 3. Дендрограмма кластерного анализа состава жирных кислот (% от суммы) триацилглицеринов мышц-замыкателей *D. polymorpha* и *D. bugensis*, июнь–сентябрь 2007–2008 гг. и июнь – июль 2009 г.; суммарных липидов мышц-замыкателей *D. polymorpha* и *D. bugensis*, июнь – сентябрь 2007–2009 гг.; сестона, июнь – сентябрь 2007–2008 гг.; донных осадков, июнь – сентябрь 2009 г., и содержимого кишечника *D. polymorpha* и *D. bugensis*, июнь 2009 г. Горизонтальная ось – евклидовы расстояния. DP – *D. polymorpha*, DB – *D. bugensis*, SES – сестон, SED – донные осадки, TAG DP – TAG *D. polymorpha*, TAG DB – TAG *D. bugensis*, GUT DP – содержимое кишечника *D. polymorpha*, GUT DB – содержимое кишечника *D. bugensis*. Цифрами обозначены месяцы и годы отбора проб

бы сестона, отобранные в июне 2008 и 2009 гг. (рис. 3).

Для выявления групп ЖК липидов моллюсков, происходящих из одного источника, выполнили анализ корреляционных графов процентного содержания ЖК. Жирные кислоты *D. polymorpha* образовали две корреля-

ционные группы (рис. 4). Первая малая группа включала насыщенные и моноеновые кислоты, являющиеся результатом собственного синтеза моллюска. Вторая группа объединила большое число кислот, среди которых можно выделить подгруппы ЖК с более сильными связями: 1) маркеры детрита (бак-

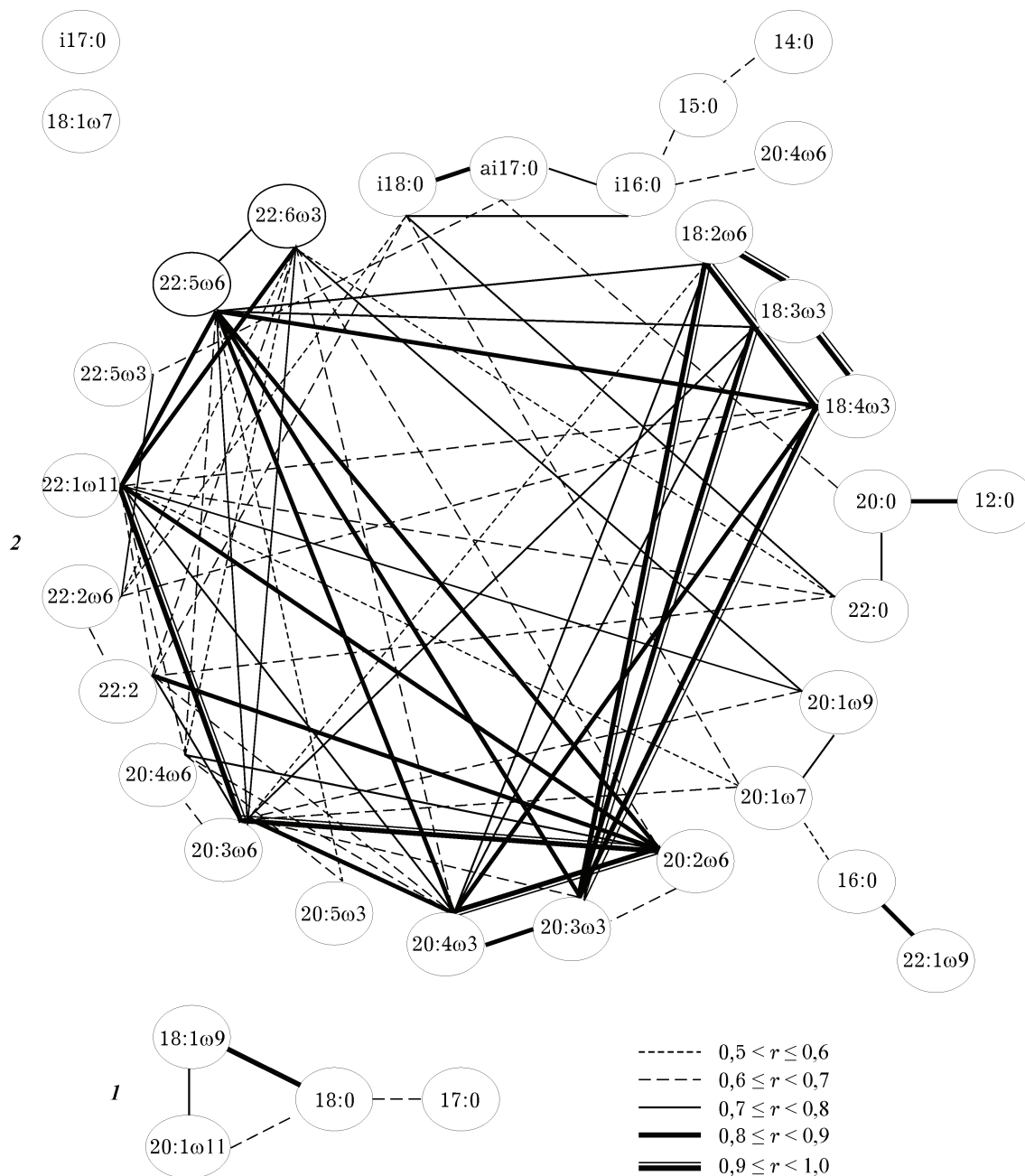


Рис. 4. Корреляционные графы жирных кислот суммарных липидов мышц-замыкателей *D. polymorpha*, 2007–2009 гг.

териальные и насыщенные длинноцепочечные жирные кислоты), 2) маркеры цианобактерий, зеленых и криптофитовых водорослей (18 : 2ω6, 18 : 3ω3 и 18 : 4ω3) и 3) длинноцепочечные ПНЖК, источником которых могли быть мелкие беспозвоночные и (или) собственный синтез моллюсков. ЭПК и ДПК ω3 имели слабые корреляционные связи с остальными жирными кислотами (см. рис. 4).

В корреляционном графе жирных кислот *D. bugensis* можно выделить пять групп (рис. 5). Первую группу образовали две кислоты 18 : 3ω3 и 18 : 4ω3, вероятно, происходящие из зеленых, криптофитовых водорослей либо цианобактерий. Вторую и четвертую группы образовали насыщенные, моно- и диеновые ЖК с длиной цепи C18–C22, маркеры собственного синтеза моллюсков. Тре-

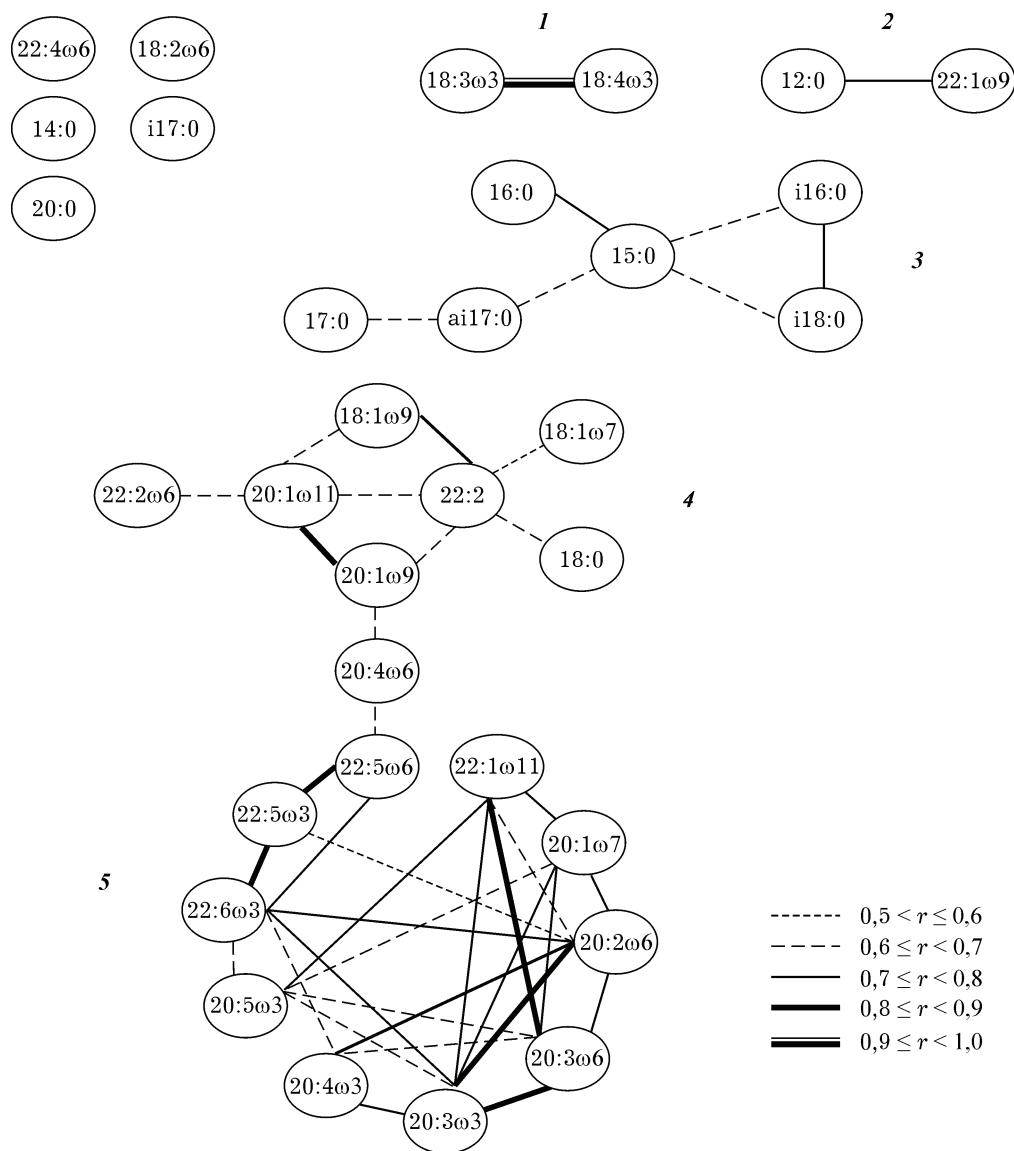


Рис. 5. Корреляционные графы жирных кислот суммарных липидов мышц-замыкателей *D. bugensis*, 2007–2009 гг.

тью группу составили разветвленные ЖК и кислоты с нечетным количеством атомов углерода – маркеры бактерий, а также пальмитиновая кислота, синтезируемая всеми живыми организмами. Пятую группу сформировали длинноцепочечные моно-, ди- и полиненасыщенные жирные кислоты, источником которых могли быть мелкие беспозвоночные и собственный синтез моллюсков (см. рис. 5).

На Волжском плесе Рыбинского водохранилища *D. polymorpha* и *D. bugensis* образуют совместные дружки, в основном прикрепляясь к лежащим на илистом дне створкам

погибших моллюсков. Потенциальным источником пищи для дрейссен могут служить сестон и взмученные донные осадки. Одним из критериев, определяющих качество пищи для водных животных, является содержание длинноцепочечных ω3 ПНЖК [25, 26]. Содержание этих ПНЖК в сестоне было невысоким, тогда как в донных осадках полностью отсутствовали С22 ПНЖК, а содержание С20 ПНЖК было очень низким. Следовательно, сестон являлся источником пищи более высокого качества, чем донные осадки. Однако по результатам кластерного анализа ЖК состав сестона и донных осадков принципи-

ально не различался, следовательно, разделить индивидуальный вклад сестона или осадков в питание моллюсков не представляется возможным.

В мышцах-замыкателях моллюсков присутствовали длинноцепочечные ПНЖК, не обнаруженные в сестоне и донных осадках (диены С20 и С22, 20 : 3ω6 и 22 : 4ω6). Имеющиеся данные не позволяют точно установить источник происхождения этих кислот у моллюсков, однако можно предположить, что данные ЖК синтезируются самими моллюсками из кислот-предшественников, полученных с пищей. Кроме того, содержание физиологически важных ЭПК, ДГК и ДПК ω3 в обоих видах моллюсков было значительно выше, чем в сестоне и донных осадках. Как известно, эти ПНЖК играют важную роль в обеспечении функционирования биологических мембран и являются предшественниками ключевых эндогормонов, влияющих на развитие, рост и размножение животных [27, 28]. Наиболее вероятно, что, поступая с пищей, они не расходуются на получение энергии, а преимущественно сохраняются и накапливаются в тканях животных. Недавно было показано, что эффективность переноса ω3 ПНЖК по трофической цепи выше, чем эффективность переноса общего углерода, следовательно, незаменимые биохимические компоненты, поступающие с пищей, подвержены окислению в меньшей степени, чем остальное органическое вещество [29].

Согласно литературным данным, основными источниками пищи дрейссен являются микроводоросли (криптофитовые, диатомовые, динофитовые и зеленые) и цианобактерии [15, 30, 31]. Многие авторы отмечают большую роль мелкого зоопланктона (простейших, коловраток, науплиусов, велигер) в питании дрейссен [13, 14, 16]. В некоторых водоемах основу рациона дрейссен составлял детрит [32], очевидно, отличающийся низким содержанием ПНЖК. Имеется ряд экспериментальных данных, подтверждающих селективность питания двустворчатых моллюсков [13, 15, 16]. В лабораторных экспериментах Торпа и Каспера (2002 г.) продемонстрировано, что виды *D. polymorpha* и *Elliptio complanata*, отличающиеся по размеру и принадлежащие к разным отрядам, потребляли разные пищевые частицы, получая одинаковый

корм. Однако потребление мелкого зоопланктона двумя видами дрейссен (*D. polymorpha* и *D. bugensis*) было сходным [16].

Используя маркерные ЖК, мы попытались ответить на вопрос, могут ли два вида дрейссен-фильтраторов, обитающих в одном биотопе, различаться по спектрам питания. В кластерном анализе не выявлено различий между составом ЖК мышц-замыкателей *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Состав ЖК ТАГ двух моллюсков также сходен. Считается, что состав ЖК триацилглицеринов, являющихся запасными липидами у многих водных животных, в основном отражает жирнокислотный состав пищи [21]. Однако у изученных нами моллюсков фракция ТАГ составляла незначительную долю липидов и, скорее всего, пищевые ЖК включались не только в ТАГ, но и в другие фракции липидов. Поскольку анализ ЖК-состава ТАГ оказался малоинформативным для определения пищевых источников, мы составили и проанализировали корреляционные графы ЖК состава суммарных липидов моллюсков. Анализ корреляционных графов показал, что оба исследуемых вида дрейссен потребляли зеленые и криптофитовые водоросли и цианобактерии, детрит и мелких беспозвоночных. Выявленные пищевые источники исследованных видов дрейссен в целом согласуются с литературными данными. Существенных различий в спектрах питания *D. polymorpha* и *D. bugensis* по корреляционным графам не обнаружено. Более тесные корреляционные связи между ЖК, происходящими из пищевых источников, и кислотами собственного синтеза у *D. polymorpha*, возможно, свидетельствуют о том, что получаемые с пищей кислоты более эффективно и быстро использовались в анаболических процессах данного вида и участвовали в синтезе ПНЖК.

Хотя профили трофических маркерных ЖК у исследуемых видов моллюсков были сходными, содержание физиологически важных длинноцепочечных ПНЖК ω3 в мышцах животных значительно различалось. Мы полагаем, что более низкое содержание ЭПК, ДГК и ДПК у *D. polymorpha* свидетельствует о худшем физиологическом состоянии ее популяции по сравнению с *D. bugensis*.

Таким образом, два изученных вида дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena*

bugensis, обитающих на Волжском плесе Рыбинского водохранилища, не различались по спектрам питания. Следовательно, эти моллюски занимают одну экологическую нишу и конкурируют за ресурсы. Очевидно, в этой конкуренции выигрывает популяция *D. bugensis*, что явствует не только из снижения численности популяции *D. polymorpha*, но и из обнаруженного нами более низкого по сравнению с *D. bugensis* содержания в ее мышцах незаменимых ПНЖК.

Работа поддержана грантом РФФИ № 09-04-01085, а также аналитической ведомственной целевой программой “Развитие научного потенциала высшей школы” (темплан СФУ, № Б-4).

ЛИТЕРАТУРА

- Molloy D. P., Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Kurandina D. P., Laruelle F. // *Rev. Fish. Sci.* 1997. Vol. 5, N 1. P. 27–97.
- Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Padilla D. K. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // *Invasive aquatic species of Europe—distribution, impact and management* / E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin (eds). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 433–446.
- Burlakova L. E., Karatayev A. Y., Padilla D. K. Functional changes in benthic freshwater communities after *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion and consequences for filtration // *The comparative roles of suspension-feeders in ecosystems* / R. F. Dame, S. Olenin (eds). The Netherlands: Springer, 2005. P. 263–275.
- Vanderploeg H. A., Liebig J. R., Carmichael W. W., Agy M. A., Johengen T. H., Fahnenstiel G. L., Nalepa T. F. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. Vol. 58. P. 1208–1221.
- Vanderploeg H. A., Johengen T. H., Liebig J. R. Feedback between zebra mussel selective feeding and algal composition affects mussel condition: did the regime changer pay a price for its success? // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 47–63.
- Hebert P. D., Wilson C. C., Murdoch M. H., Lazar R. Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha* // *Can. J. Zool.* 1991. Vol. 69. P. 405–409.
- Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М., 1961. 598 с.
- Орлова М. И., Щербина Г. X. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верховолжских водохранилищах // *Зоол. журн.* 2002. Т. 81, № 5. С. 515–520.
- Orlova M. I., Therriault T. W., Antonov P. I., Shcherbina G. K. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts // *Aquatic Ecology.* 2005. Vol. 39. P. 401–418.
- Журавель П. А. О расселении дрейссены бугской в искусственных водоемах // *Гидробиол. журн.* 1967. Т. 3, № 2. С. 87–90.
- Лубянов И. П., Золотарева В. И. Особенности биологии *Dreissena bugensis* (Andr.) – важного биофильтратора Запорожского водохранилища // *Гидробиологические исследования самоочищения водоемов.* Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. С. 129–133.
- 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, N 4. P. 1219–1235.
- Richardson W. B., Bartsch L. A. Effects of zebra mussels on food webs: interactions with juvenile bluegill and water residence time // *Hydrobiologia.* 1997. Vol. 354. P. 141–150.
- Wong W. H., Levinton J. S., Twining B. S., Fisher N. Assimilation of micro- and mesozooplankton by zebra mussels: A demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders // *Limnol. Oceanogr.* 2003. Vol. 48, N 1. P. 308–312.
- Naddafi R., Pettersson K., Eklöv P. The effect of seasonal variation in selective feeding by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on phytoplankton community composition // *Freshwater Biol.* 2007. Vol. 52. P. 823–842.
- Thorp J. H., Casper A. F. Potential effects on zooplankton from species shifts in planktivorous mussels: a field experiment in the St Lawrence River // *Ibid.* 2002. Vol. 47. P. 107–119.
- Porter K. G. Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia* // *Verh. Intern. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 1975. Vol. 19, N 4. P. 2840–2850.
- Knisely K., Geller W. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton // *Oecologia.* 1986. Vol. 69, N 1. P. 86–94.
- Gladyshev M. I., Emelianova A. Y., Kalachova G. S., Zotina T. A., Gaevsky N. A., Zhilenkov M. D. Gut content analysis of *Gammarus lacustris* from a Siberian lake using biochemical and biophysical methods // *Hydrobiologia.* 2000. Vol. 431. P. 155–163.
- Ederington M. C., McManus G. M., Harvey H. R. Trophic transfer of fatty acids, sterols and a triterpenoid alcohol between a bacteria, a ciliate and the copepod *Acartia tonsa* // *Limnol. Oceanogr.* 1995. Vol. 40, N 5. P. 860–867.
- Desvillettes C., Bourdier G., Amblard C., Barth B. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae // *Freshwater Biol.* 1997. Vol. 38. P. 629–637.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Moskvicheva A. V., Makhutova O. N., Kalachova G. S. Comparison of fatty acid composition in major lipid classes of the dominant benthic invertebrates of the Yenisei river // *Compar. Biochem. Physiol.* 2003. Part B. Vol. 134. P. 111–122.
- Makhutova O. N., Khromechek E. B. Fatty acids of sestonic lipid classes as a tool to study nutrition spectra of rotifers and ciliates in a Siberian eutrophic Reservoir // *J. of Siberian Federal University. Biology.* 2008. N 1. 40–59.
- Christie W. W. Extraction and hydrolysis of lipids and some reactions of their fatty acid components // *CRC Handbook of chromatography. Lipids* / H. K. Mangold

- (ed.). Boca Raton, Florida: CRC Press, 1984. Vol. 1. P. 33–47.
25. Sterner R. W., Shulz K. L. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // *Aquatic Ecology*. 1998. Vol. 32. P. 261–279.
 26. Brett M. T., Muller-Navarra D. C. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes // *Freshwater Biol.* 1997. Vol. 38. P. 483–499.
 27. Arts M. T., Kohler C. C. Health and Condition in Fish: The Influence of Lipids on Membrane Competency and Immune Response // *Lipids in Aquatic Ecosystems*. N.Y.: Springer, 2009. P. 237–255.
 28. Brett M. T., Muller-Navarra D. C., Persson J. Crustacean Zooplankton Fatty Acid Composition // *Ibid.* P. 115–146.
 29. Гладышев М. И., Сущик Н. Н., Махутова О. Н., Калачева Г. С., Колмакова А. А., Кравчук Е. С., Дубовская О. П. Эффективность передачи незаменимых полиненасыщенных жирных кислот по трофическим цепям водных экосистем // *Докл. РАН*. 2009. Т. 426, № 4. С. 549–551.
 30. Bastviken D., Caraco N., Cole J. Experimental measurements of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition // *Freshwater Biol.* 1998. Vol. 39. P. 375–386.
 31. Dionisio Pires L. M., Jonker R. R., Van Donk E., Laanbroek H. J. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston // *Ibid.* 2004. Vol. 49. P. 116–126.
 32. Михеев В. П. Состав и количество пищи дрейссены в естественных условиях // *Дрейссена: систематика, экология, практическое значение*. М.: Наука, 1991. С. 127–129.

Comparison of the Nutrition Spectra of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* over Biochemical Markers

O. N. MAKHUTOVA, E. G. PRYANICHNIKOVA*, I. M. LEBEDEVA*

*Institute of Biophysics SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50, build. 50*

**I. D. Papapin Institute for Biology of Inland Water RAS
152742, Yaroslavl' Region, Nekouz District, Borok*

Nutrition spectra of dreissenid populations *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* inhabiting the Volzhsky reach of the Rybinskoe water reservoir and differing in the perennial dynamics of abundance were studied on the basis of biochemical markers. The features of the nutrition spectra of dreissenids are considered as a possible reason of changes in the abundance of the mollusks.

Key words: nutrition spectra, polyunsaturated fatty acids, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*.