

*На правах рукописи*



**Рудченко Анастасия Евгеньевна**

**РОЛЬ ТРОФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ  
ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА РЫБ, ОБИТАЮЩИХ В  
ВОДОЕМАХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ**

Специальность 03.02.10 – Гидробиология (биологические науки)

Автореферат  
диссертации на соискание степени  
кандидата биологических наук

Красноярск 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Сибирский федеральный университет», г. Красноярск.

Научный руководитель: доктор биологических наук  
**Сушик Надежда Николаевна**

Официальные оппоненты: **Жукова Наталья Владимировна**  
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории сравнительной биохимии ФГБУН «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук

**Мурзина Светлана Александровна**  
кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологической биохимии ФГБУН «Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»

Ведущая организация: ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

Защита состоится 8 февраля 2019 года в 14:00 часов на заседании диссертационного совета Д 999.119.02 на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и на сайте организации <http://www.sfu-kras.ru>.

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2018 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Глушченко Л.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность.** Согласно многочисленным медицинским и эпидемиологическим исследованиям последних десятилетий, полиненасыщенные длинноцепочечные жирные кислоты (ПНЖК) омега-3 серии, а именно, эйкозапентаеновая (ЭПК) и докозагексаеновая (ДГК), являются важнейшими компонентами питания человека. Эти ПНЖК служат предшественниками специфических липидных медиаторов (в том числе – эндогормонов) и предотвращают развитие и помогают в лечении целого ряда болезней и расстройств, прежде всего - сердечно-сосудистой и нервной систем (Гладышев, 2012; SanGiovanni, Chew, 2005; Bazan, 2009; Wall et al., 2010; Harris et al., 2009; Georgiadi, Kersten, 2012; Tocher, 2015; Zarate et al., 2017). В настоящее время Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) и ряд национальных диетологических организаций рекомендуют потребление от 0,5 до 1 г ЭПК+ДГК на человека в сутки для профилактики развития сердечно-сосудистых и неврологических заболеваний (Kris-Etherton et al., 2009). У человека способность к самостоятельному синтезу длинноцепочечных омега-3 ( $\omega$ 3) ПНЖК из предшественников невелика и не обеспечивает физиологических потребностей организма. Поэтому эти соединения считаются незаменимыми и должны поступать с пищей (Gladyshev et al., 2013).

Среди организмов биосферы способностью к эффективному биосинтезу длинноцепочечных  $\omega$ 3 ПНЖК обладают лишь некоторые таксоны микроводорослей (Сущик, 2008). Синтезированные водными продуцентами жирные кислоты (ЖК), включая незаменимые ПНЖК, поступают по цепям питания к водным консументам и накапливаются в их биомассе (Sushchik et al., 2006; Gladyshev et al., 2013). Таким образом, для человека главным пищевым источником незаменимых  $\omega$ 3 ПНЖК является рыба. Накопленный за последние годы массив биохимических данных о разных видах рыб, прежде всего морских, выявил многократные различия в содержании ПНЖК в биомассе и значительную вариацию их жирнокислотных профилей (Gribble et al., 2016; Gladyshev et al., 2018). На жирнокислотный состав биомассы рыб может влиять большое количество как экологических, так и филогенетических и онтогенетических факторов (Chuang et al., 2012; Vasconi et al., 2015). Ключевой группой экологических

факторов являются трофические, такие как состав кормовой базы и тип питания рыб, определяющие спектр поглощаемых ЖК (Czesny et al., 2011; Mohammed et al., 2012; Eloranta et al., 2013; Abaad et al., 2016).

Таксономический состав кормовой базы и биохимическое качество пищевых ресурсов могут значительно варьировать в экосистемах разной степени трофности. Хорошо известно, что олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные водоемы характеризуются различным составом фитопланктона (Алимов и др., 2013), а значит и разным содержанием ПНЖК в пищевых цепях (Gladyshev, 2018). Так, в олиготрофных водоемах обитают холодолюбивые таксоны криптофитовых, динофитовых и диатомовых водорослей, синтезирующие ЭПК и ДГК в больших количествах (Goedkoop et al., 2000; Taipale et al., 2016). Считается, что рыбы, населяющие такие водоемы, могут обладать большей пищевой ценностью в отношении содержания ПНЖК (Taipale et al., 2018). Эвтрофирование водоемов приводит к доминированию цианобактерий и зеленых водорослей, практически не содержащих ЭПК и ДГК, снижая в итоге биохимическое качество всей пищевой цепочки, включая рыб (Taipale et al., 2018).

Вместе с тем, имеющиеся в доступной литературе сведения о влиянии трофических факторов весьма противоречивы. Так, по некоторым данным, наибольшие величины абсолютного содержания незаменимых ПНЖК характерны для небольших планктоядных рыб, а по другим – для консументов высших порядков, рыб-ихтиофагов (Ahlgren et al., 2009; Vasconi et al., 2015). Сведения о воздействии эвтрофирования на содержание ПНЖК также неоднозначны: отмечается как наличие, так и отсутствие негативного эффекта для одного и того же вида рыб (Ahlgren et al., 1996; Taipale et al., 2016).

Таким образом, еще предстоит выявить специфичность влияния ключевых трофических факторов на пищевую ценность промысловых рыб, как источника ЭПК и ДГК для человека. Эта информация, наряду с величиной продукции рыб, позволит определить наиболее ценные типы водных экосистем для осуществления промысла или аквакультурного выращивания рыбы.

**Цель работы** - выявить влияние трофических факторов, таких как состав кормовой базы, тип питания и трофический тип экосистемы, на

накопление жирных кислот, включая незаменимые длинноцепочечные  $\omega$ 3 ПНЖК, в промысловых рыбах, распространенных в водоемах Красноярского края.

#### **Задачи работы:**

1. Изучить влияние кормовой базы на состав и содержание жирных кислот в рыбах с разными типами питания, обитающих в одном и том же водоеме.

2. Определить пищевую ценность популяций промысловых видов рыб с разными типами питания, как источника длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот, в отдельные сезоны года.

3. Оценить влияние стадий репродуктивного цикла на состав и содержание жирных кислот в соматических и репродуктивных тканях рыб, на примере речного окуня.

4. Выявить влияние трофического типа экосистемы водоема на состав и содержание жирных кислот в промысловых рыбах.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Рыбы, занимающие верхний трофический уровень экосистемы, окунь и щука, отличаются от планкто-бентоядных рыб, плотвы и леща, по жирнокислотному составу и содержат большее количество незаменимой докозагексаеновой кислоты в мышечной ткани.

2. Выявленные сезонные различия в содержании длинноцепочечных  $\omega$ 3 ПНЖК в мышечной ткани рыб, обусловленные изменениями кормовой базы, позволяют рекомендовать периоды предпочтительного промысла окуня и плотвы для получения уловов с наибольшей пищевой ценностью.

3. Наибольшее накопление ПНЖК в мышечной ткани характерно для рыб, населяющих мезотрофные водоемы.

**Научная новизна.** Впервые, на примере ихтиофауны, населяющей крупный мезотрофный водоем Красноярского края, показано, что виды-ихтиофаги отличаются от планкто-бентоядных видов не только составом биомаркерных жирных кислот, но и повышенным содержанием длинноцепочечных  $\omega$ 3 ПНЖК на единицу массы. Тем самым доказан эффективный перенос незаменимых ПНЖК по трофической цепи экосистемы водоема. Обнаружено влияние сезонных изменений кормовой базы на состав и содержание жирных кислот двух видов промысловых рыб, что позволило

определить оптимальный период вылова для получения продукции с максимальной пищевой ценностью в отношении содержания ЭПК и ДГК. Установлено, что рыбы с наивысшим содержанием ЭПК и ДГК обитают в мезотрофных водоемах, а не в олиготрофных системах, как считалось ранее.

**Теоретическая и практическая значимость.** На основании анализа жирнокислотного состава и соотношений стабильных изотопов углерода и азота выявлены спектры питания широко распространенных промысловых видов рыб, щуки, окуня, плотвы и леща, из водоемов сибирской части их ареала. Данные о содержании диетологически ценных ЭПК и ДГК в биомассе исследованных рыб из водоемов разной трофности могут быть использованы при планировании промысловых и аквакультурных работ. Полученные сведения о пищевой ценности рыб, имеющих промысловое значение на территории Красноярского края и России, позволят составить рекомендации для населения по потреблению этих видов рыб, как источников  $\omega$ 3 ПНЖК.

**Личный вклад автора.** Все результаты работы были получены лично автором, либо при его непосредственном участии. Отбор проб осуществлялся совместно с сотрудниками кафедры водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет». Обработка материала, а также анализ и интерпретация и полученных результатов выполнены автором лично.

**Апробация работы.** Основные результаты работы были доложены на IV Международном Балтийском морском форуме «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов» (Калининград, 2016 г.), 10-м Европейском симпозиуме по пресноводным наукам (Оломоуц, Чешская Республика, 2017 г.), Конкурсе-конференции молодых учёных и аспирантов ИБФ СО РАН (Красноярск, 2017 г.), 2-й Научной конференции с международным участием «Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования» (Санкт-Петербург, 2018 г.), 34-м Конгрессе Международного общества лимнологии (Нанкин, Китай, 2018 г.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 4 работы, в том числе 4 – в журналах из перечня ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка сокращений, списка использованных источников, включающего 239 наименований, 199 из которых на иностранных языках. Работа изложена на 154 стр. машинописного текста, содержит 17 таблиц, 8 рисунков, 3 приложения.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д-ру биол. наук Н.Н. Сущик за общее руководство при подготовке работы, д-ру биол. наук, проф. М.И. Гладышеву за всестороннюю помощь при проведении исследования, канд. биол. наук О.Н. Кормилец (Махутовой) за помощь в освоении методик, а также сотрудникам кафедры водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» за ценные советы и поддержку на всех этапах работы.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Значение жирных кислот в организмах рыб и человека: обзор литературы**

В главе представлен анализ российских и зарубежных литературных источников по вопросам физиологической роли жирных кислот в различных организмах, механизмам их синтеза и накопления в тканях гидробионтов и влияющим на данные процессы факторам.

### **Глава 2. Районы работ, материал и методы**

Для исследования влияния трофических факторов на состав и содержание жирных кислот рыб были выбраны несколько водоемов Красноярского края (бассейны рек Енисея и Оби и Норило-Пясинской водной системы). Для изучения влияния трофического типа экосистемы, работы проводили на двух олиготрофных водоемах (оз. Собачье, 69°02' N 91°23' E, и оз. Круглое, 55°10' N 89°18' E), двух мезотрофных водоемах (Красноярское водохранилище, 55°06' N 91°36' E, и оз. Большое, 55°11' N 89°20' E) и эвтрофном Берешском водохранилище, 55°33' N 89°01' E. Влияние кормовой базы и типа питания рассмотрено на примере стад рыб,

населяющих мезотрофное Красноярское водохранилище. Для исследования были выбраны виды рыб, обладающие широкой экологической толерантностью и трофической пластичностью: щука *Esox lucius*, (Linnaeus, 1758), речной окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), сибирская плотва *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas, 1814), а также лещ *Abramis brama orientalis* (Linnaeus, 1758). Эти виды занимают доминирующее положение в ихтиофауне многих сибирских водоемов и имеют важное промысловое значение, поставляя более 50% рыбопродукции Красноярского края (Богданов и др., 2016).

Основной отлов исследуемой рыбы и отбор проб кормовых объектов выполнен в течение вегетационных периодов (июнь - август) 2014-2017 гг. Кроме того, часть проб была собрана в январе (2016 г.) и марте (2015 г.). Отлов рыбы осуществляли ставными жаберными сетями (шаг ячеей от 30 до 70 мм) и крючковой снастью в зимний период. Рыбы подвергались биологическому анализу по стандартному методу с определением возраста и плодовитости; также исследовали содержимое желудочно-кишечных трактов (Правдин, 1968; Петлина, 1987). Для биохимических анализов у половозрелых рыб отбирали пробы белых мышц (на 1-2 см ниже спинного плавника), а также у некоторых экземпляров - ткани печени и гонад. В целом было собрано 228 проб рыб.

Соотношение стабильных изотопов азота и углерода в мышцах рыб и биомассе планктонных и бентосных организмов определяли с помощью изотопного масс-спектрометра Delta V Plus, сопряжённого с элементным анализатором (ThermoFisher Scientific Corporation, США). Данные изотопных соотношений в органическом веществе тканей рыб и их потенциальных пищевых объектов использовали для расчета трофических позиций и относительного вклада литорально-бентосных источников в рацион рыб (Vander Zanden et al., 2011; Young et al., 2015).

Состав и содержание жирных кислот в исследуемых образцах определяли на газовом хроматографе, оснащённом масс спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent Technologies, США) и капиллярной колонкой HP-FFAP. Идентификацию метиловых эфиров ЖК выполняли на основании масс-спектров и сравнения времен удерживания и имеющимися стандартами. На основании хроматографических площадей пиков рассчитывали процентное содержание ЖК от общей суммы ЖК в каждой



пробе. Абсолютное содержание ЖК на единицу сырой массы тканей определяли по методу внутреннего стандарта (использовали нонадекановую кислоту 19:0).

Результаты обрабатывали стандартными статистическими методами (Лакин, 1990) в пакете MS Excel 2007. Для расчетов одно- и двухфакторного дисперсионного анализа, мультивариантного дискриминантного анализа и анализа методом главных компонент использовали пакет STATISTICA 9 (StatSoft Inc., США).

### **Глава 3. Влияние кормовой базы и ее сезонных изменений на состав и содержание жирных кислот в рыбах**

В данной главе рассматривается влияние кормовой базы, ее сезонных изменений и типа питания на жирнокислотные профили двух рыбадных (окунь и щука) и двух планкто-бентоидных (плотва и лещ) видов, совместно обитающих в одном водоеме - Красноярском водохранилище.

Качественный анализ содержимого желудочно-кишечных трактов (ЖКТ) рыб выявил смешанный характер питания окуня, плотвы и леща, в ЖКТ которых встречались организмы зоопланктона (клароцеры, копеподы) и бентоса в различных пропорциях. В желудках щуки встречалась молодь плотвы. Анализ стабильных изотопов (рис. 1) показал, что средние значения изотопных соотношений азота окуня и щуки были выше, чем у плотвы и леща, в среднем на 3,0 ‰. Следовательно, трофические позиции плотвы и леща в Красноярском водохранилище отличались от таковых окуня и щуки примерно на один трофический уровень (Nilsen et al., 2008).

Различия в трофических уровнях и пищевых источниках исследуемых рыб обнаружены также при анализе процентного содержания ЖК, имеющих биомаркерное значение. Мультивариантный дискриминантный анализ выявил достоверные различия ЖК профилей всех четырех видов рыб. Корень 1 разделял ихтиофагов, окуня и щуку, и планктобентофагов, плотву и леща (рис. 2). Рыбадная щука и всеядный окунь отличался от рыб нижних трофических уровней более высоким содержанием ДГК и более низким содержанием ЭПК. Известно, что ДГК, в отличие от ЭПК, может избирательно накапливаться в организмах более высокого трофического уровня (Williams et al., 2014; Vasconi et al., 2015). По второй

дискриминантной функции (корень 2) более высокие уровни C15-17 кислот с разветвленной цепью (РЖК), маркеров бактериопланктона (Napolitano, 1999), отделяли леща и щуку от плотвы и окуня, которые, в свою очередь, характеризовались более высоким уровнем ЖК 20:1n-9 – маркера планктонных копепод (Graeve et al., 2005) (рис. 2). Таким образом, на основании ЖК маркеров и изотопных соотношений углерода (рис. 1, 2), выявлена ведущая роль детритных литоральных трофических цепей для щуки и леща, и планктонных цепей - для окуня и плотвы, обитающих в Красноярском водохранилище.

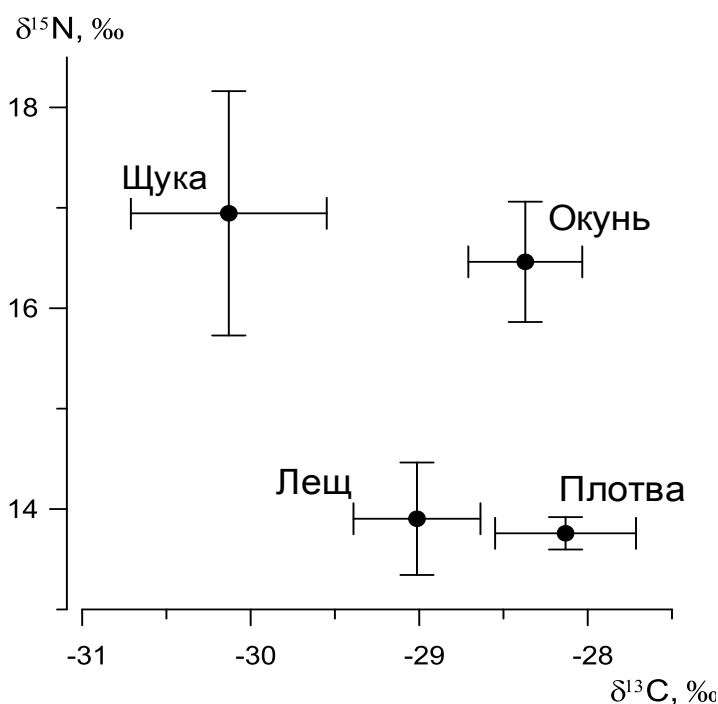


Рисунок 1. Средние значения изотопных соотношений углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) и азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) в мышечной ткани рыб из Красноярского водохранилища (июнь 2014-2015 гг.).

Чтобы учесть предполагаемое влияние сезонных изменений кормовой базы, которое может привести к изменению пищевой ценности рыб, была изучена динамика состава и содержания ЖК у двух видов, окуня и плотвы, в вегетационный период. В весенний период, в марте, в мышечной ткани окуня обнаружено максимальное процентное содержание ЭПК (рис. 3), что связано с подледным пиком планктонных диатомовых водорослей (Katz et al., 2015), очевидно, поставлявших большие количества этой незаменимой ЖК в

трофическую цепь окуня. В мышечной ткани плотвы процентное содержание бактериальных маркеров -15-17 РЖК и 18:1n-7 (Napolitano, 1999), а также кислоты 18:3n-3, маркера цианобактерий и зеленых водорослей, достоверно увеличилось в период с июня по август (рис. 4), что свидетельствовало об увеличении вклада этих компонентов в пищевую цепь плотвы (Sushchik et al., 2004). Процентное содержание 20:4n-6 заметно снижалось в биомассе обоих изученных видов в августе, по сравнению с началом лета (рис. 3, 4). Эта кислота считается биомаркером аллохтонного органического вещества (Gladyshev et al., 2015a), значительные количества которого поступало в водохранилище с талыми и дождевыми водами весной и в начале лета.

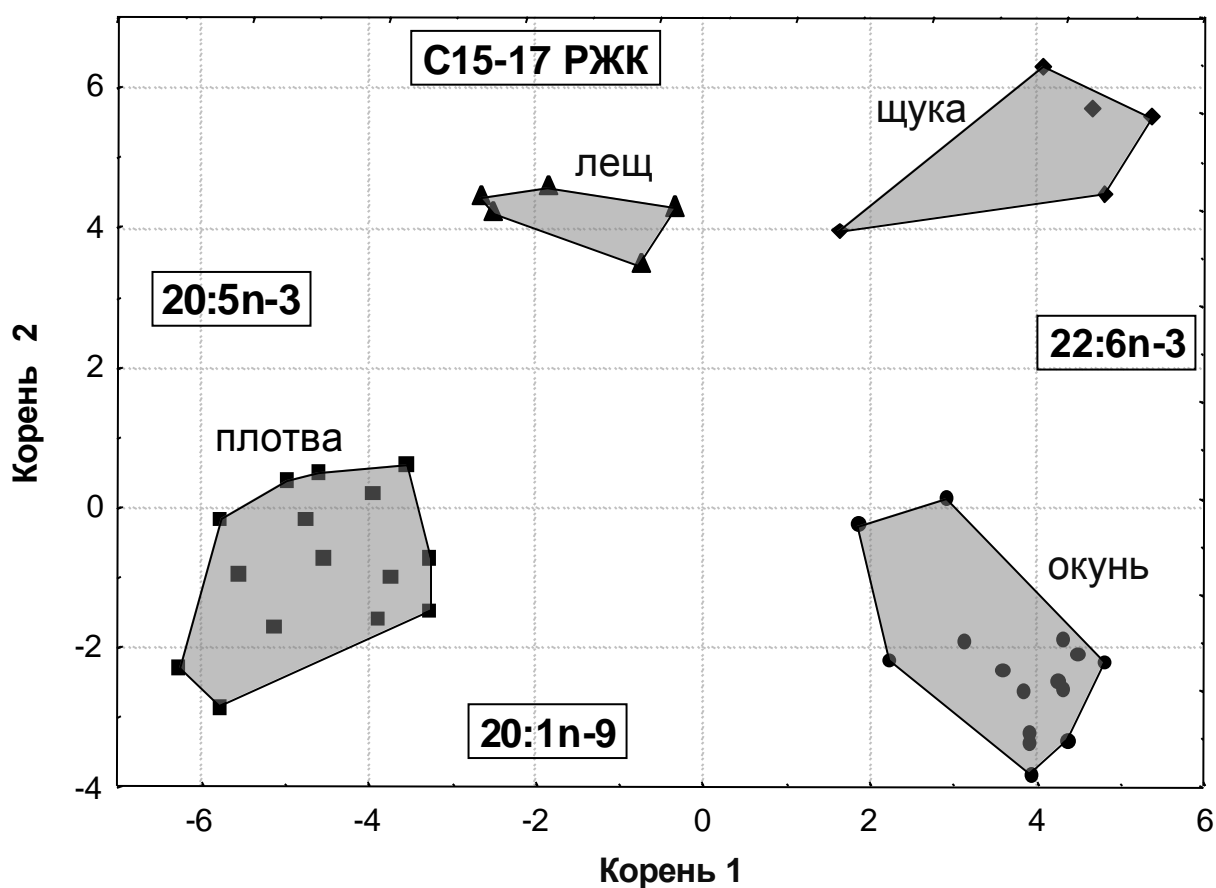


Рисунок 2. Мультивариантный дискриминантный анализ содержания жирных кислот (% от суммы ЖК) в мышечной ткани рыб из Красноярского водохранилища (июнь, 2014 – 2015 гг.); Корень 1 (канонический  $R = 0,972$ , степень свободы, d.f. = 104,  $p < 0,001$ ) и Корень 2 ( $R = 0,947$ , d.f. = 84,  $p < 0,001$ ).

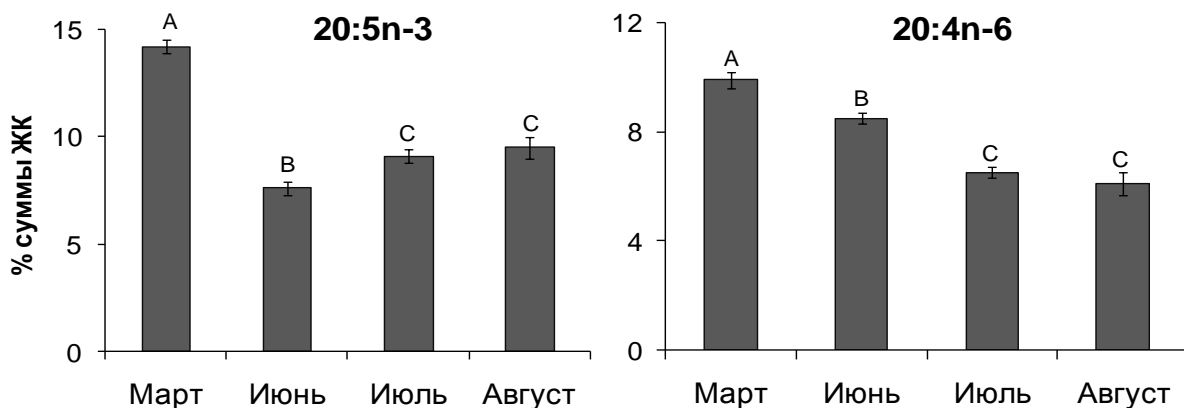


Рисунок 3. Сезонная динамика процентного содержания биомаркерных жирных кислот в мышечной ткани окуня (март 2015 г., июнь – август, 2014 – 2015 г., Красноярское водохранилище)

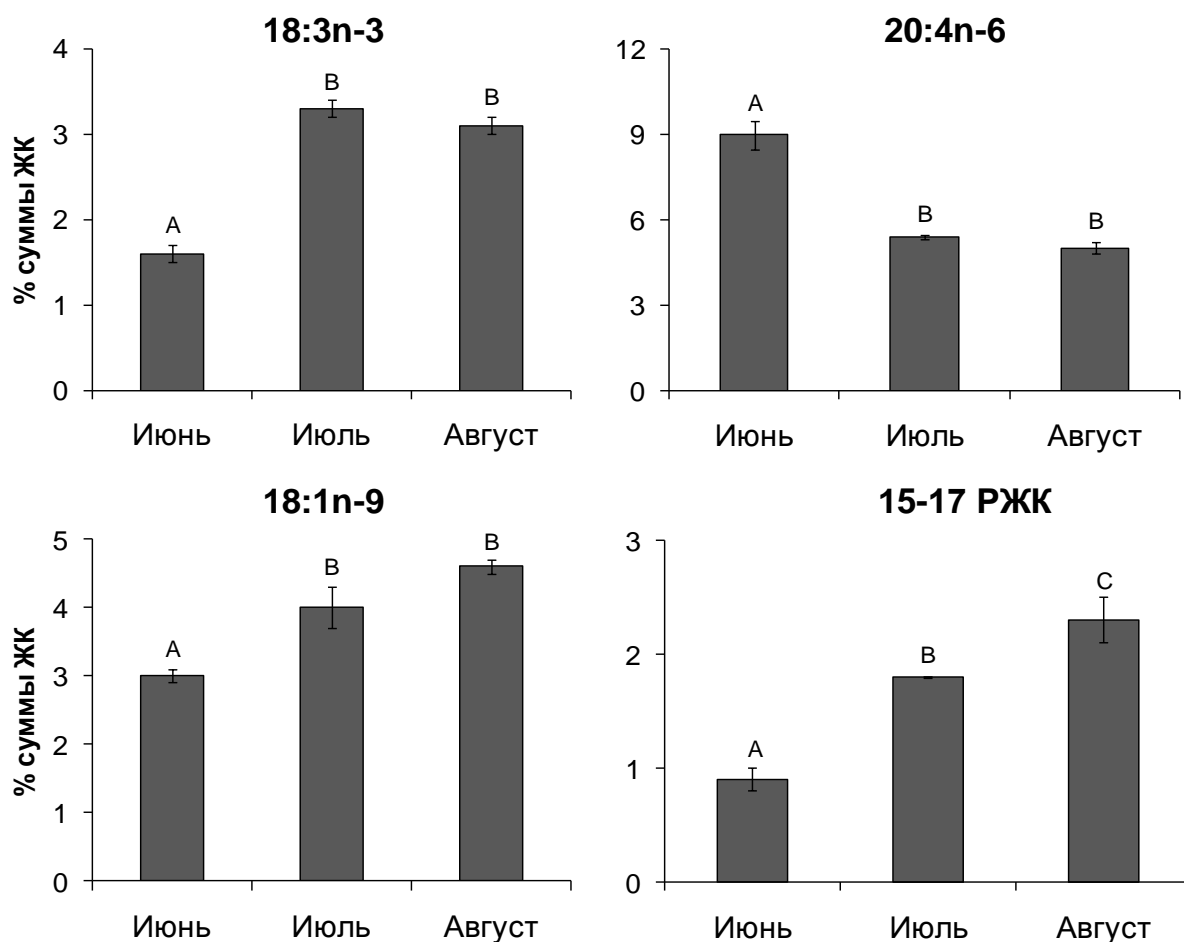


Рисунок 4. Сезонная динамика процентного содержания биомаркерных жирных кислот в мышечной ткани плотвы (июнь – август, 2014 – 2015 гг., Красноярское водохранилище)

Выявленные различия в кормовой базе и сезонных факторах были использованы при анализе целевого показателя исследования, а именно содержания ЭПК и ДГК на единицу массы мышечной ткани рыб, как индикатора их пищевой ценности (Kris-Etherton et al., 2009; Adkins, Kelley, 2010). Среди изученных промысловых рыб Красноярского водохранилища, пойманных в одном месяце, щука содержала больше всего ЭПК и ДГК ( $\text{мг г}^{-1}$  сырой массы), окунь и плотва имели промежуточные значения, а лещ содержал наименьшее количество ПНЖК (рис. 5). При этом содержание ДГК было выше в рыбоядных щуке и окуне, что указывает на селективное накопление этой кислоты в тканях рыб, занимающих верхние трофические уровни.

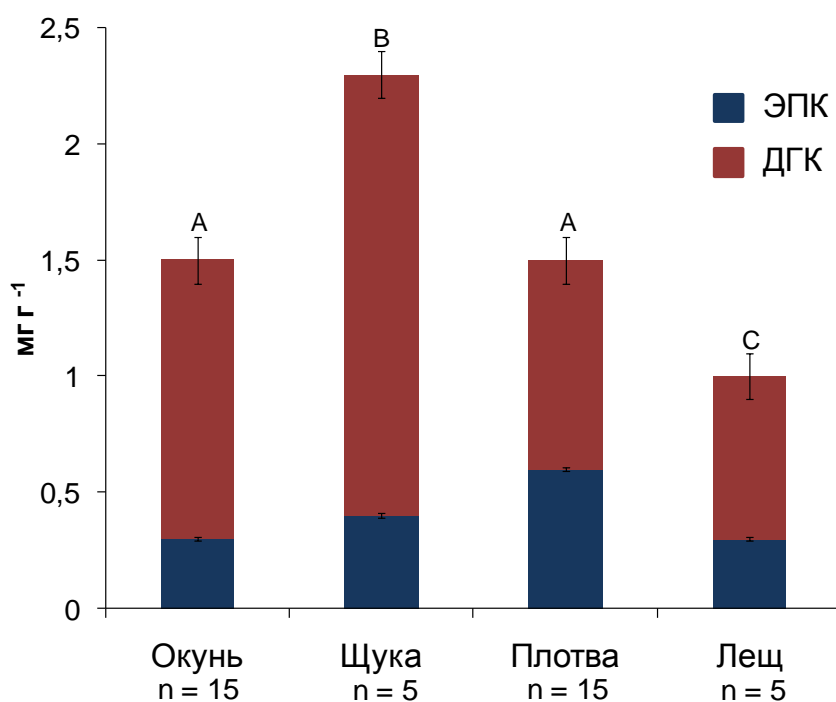


Рисунок 5. Содержание ЭПК и ДГК ( $\text{мг г}^{-1}$  сырой массы,  $\pm$  стандартная ошибка) в мышечной ткани рыб из Красноярского водохранилища (июнь, 2014 – 2015 гг.)

У окуня и плотвы, обитающих в Красноярском водохранилище, была выявлена сезонная динамика показателей пищевой ценности. Содержание ЭПК + ДГК в биомассе окуня ( $\text{мг г}^{-1}$  сырой массы) было значительно выше в марте, чем в другие месяцы, прежде всего за счет ЭПК (рис. 6). В плотве абсолютное содержание ЭПК + ДГК значительно увеличивались с июня по август (рис. 6). Можно заключить, что окунь, пойманный в весенний период,

лучше всего подходит для потребления в пищу, тогда как плотва имеет большую пищевую ценность в конце лета.

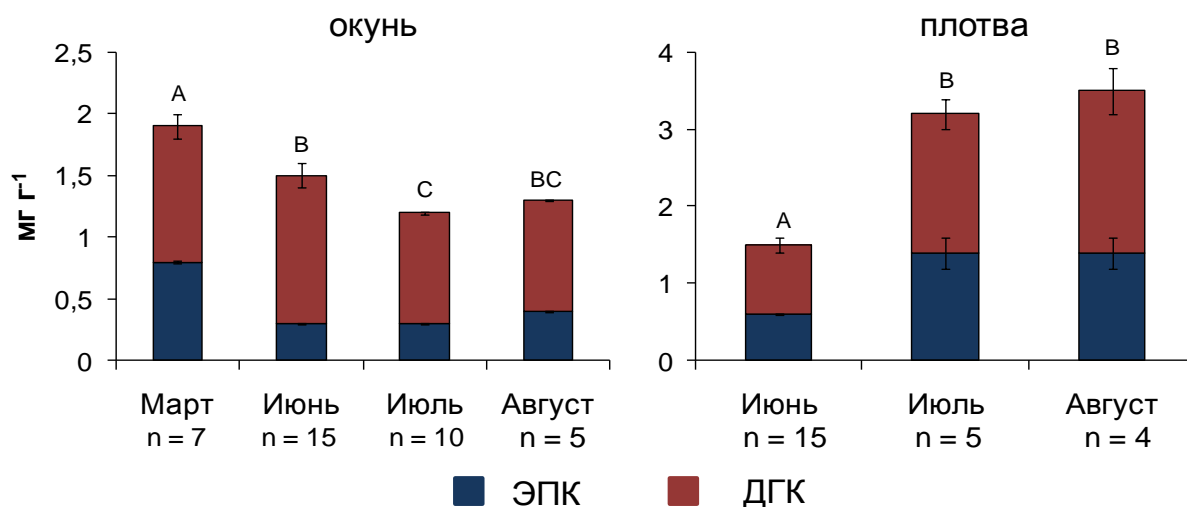


Рисунок 6. Сезонная динамика содержания ЭПК и ДГК ( $\text{мг г}^{-1}$  сырой массы) в мышечной ткани окуня и плотвы (Красноярское водохранилище, 2014 – 2015 гг.)

Таким образом, кормовая база и ее сезонные изменения оказывали влияние на состав ЖК и количественное содержание физиологически значимых ПНЖК в биомассе изученных рыб. Рыбы с высокой трофической позицией накапливали в мышечной ткани большее количество ДГК.

#### Глава 4. Влияние репродуктивного цикла на состав и содержание жирных кислот в рыбах

Изменения состава и содержания ЖК в рыбах в течение сезона могут быть обусловлены не только динамикой трофических факторов. В процессе созревания половых продуктов в организме рыб может осуществляться селективный перенос ЖК, в том числе ЭПК и ДГК, из соматических в генеративные ткани (Schwalme et al., 1993; Mairesse et al., 2006; Perez et al., 2007). Это обусловлено важной ролью ПНЖК, в особенности ДГК, для эмбрионального и раннего постэмбрионального развития личинок рыб (Мурзина и др., 2012б; Blanchard et al., 2005; Santos et al., 2016). Для уточнения степени влияния репродуктивных процессов, был изучен состав и содержание ЖК в мышечной ткани, печени и гонадах самцов и самок окуня

из Красноярского водохранилища на последних стадиях созревания гонад (IV стадия зрелости, январь) и в период нереста (июнь).

Мультивариантный анализ методом главных компонент (рис. 7) выявил значительные отличия между стадиями репродуктивного цикла для ЖК состава гонад и печени окуня. Изменения биохимического состава печени самцов и самок рыб в зависимости от стадии репродуктивного цикла были связаны, прежде всего, с ростом относительного содержания насыщенных ЖК и соответствующим снижением процентов С18 МНЖК и С18 ПНЖК, участвующих в обменных процессах в качестве источника энергии (Nogueira et al., 2017). У самок наблюдались заметные различия ЖК состава гонад и печени, заключавшиеся в повышенном содержании С18 ПНЖК в гонадах и - насыщенных С18-20 ЖК в печени. Состав ЖК гонад самцов был близок к таковому их печени, особенно после нереста. Полученные данные свидетельствовали о перераспределении ЖК в течение репродуктивного цикла между гонадами и печенью. Печень, очевидно, играла важную роль в период экзогенного вителлогенеза и обеспечивала энергией и веществами синтез и созревание половых продуктов (Hauville et al., 2015).

Мышечная ткань окуня характеризовалась наименьшей изменчивостью биохимического состава, по сравнению с таковым гонад и печени. Вероятно, перераспределение кислот между мышцами и репродуктивными тканями ограничено, поскольку ЖК мышечной ткани окуня в большей степени входят в состав фосфолипидов клеточных мембран, и поэтому малодоступны для перемещения в другие ткани (Blanchard et al., 2005).

Содержание суммы ЭПК+ДГК на единицу сырой массы в исследуемых тканях окуня при переходе от созревания к нересту достоверно снижалось (рис.8). Однако, колебания показателя пищевой ценности мышечной ткани самцов и самок на разных стадиях репродуктивного цикла, были невелики.

Известно, что во время созревания половых продуктов, пищевая ценность рыб с большим числом адипоцитов в мышечной ткани может значительно падать в связи с избирательным перемещением ЭПК и ДГК из липидов адипоцитов (Kiessling, Kiessling, 1993). Поскольку исследованный окунь из Красноярского водохранилища характеризовался низкой жирностью мышечной ткани (рис.8), репродуктивный цикл, по-видимому, оказывал

малое воздействие на его пищевую ценность, т.е. содержание ЭПК и ДГК в мышцах.

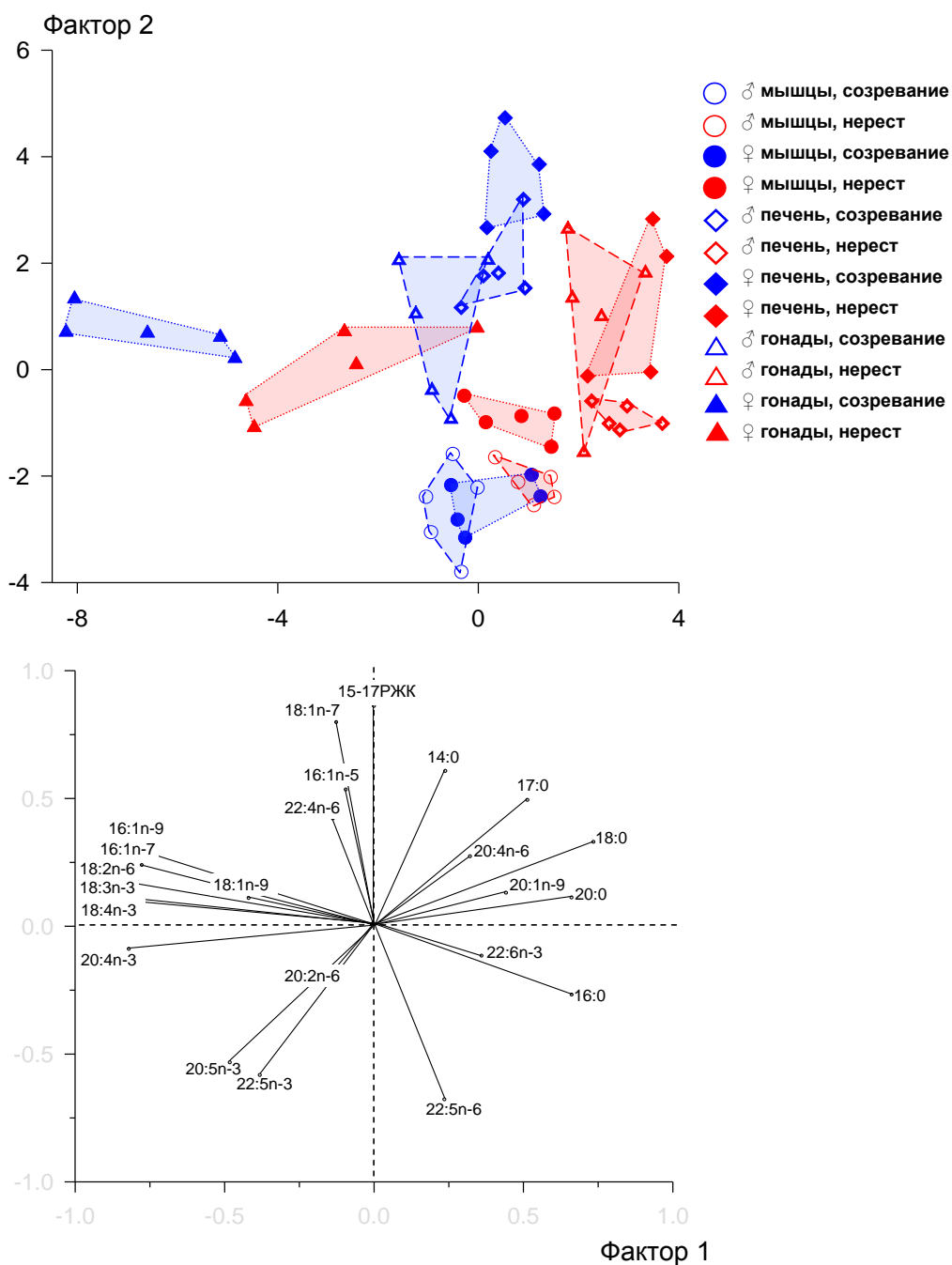


Рисунок 7. Мультивариантный анализ методом главных компонент жирнокислотного состава (% от суммы ЖК) тканей окуня из Красноярского водохранилища, 2016 г. Фактор 1 объясняет 31,7%, фактор 2 – 17,8% общей вариации; ♂ - самцы, ♀ - самки



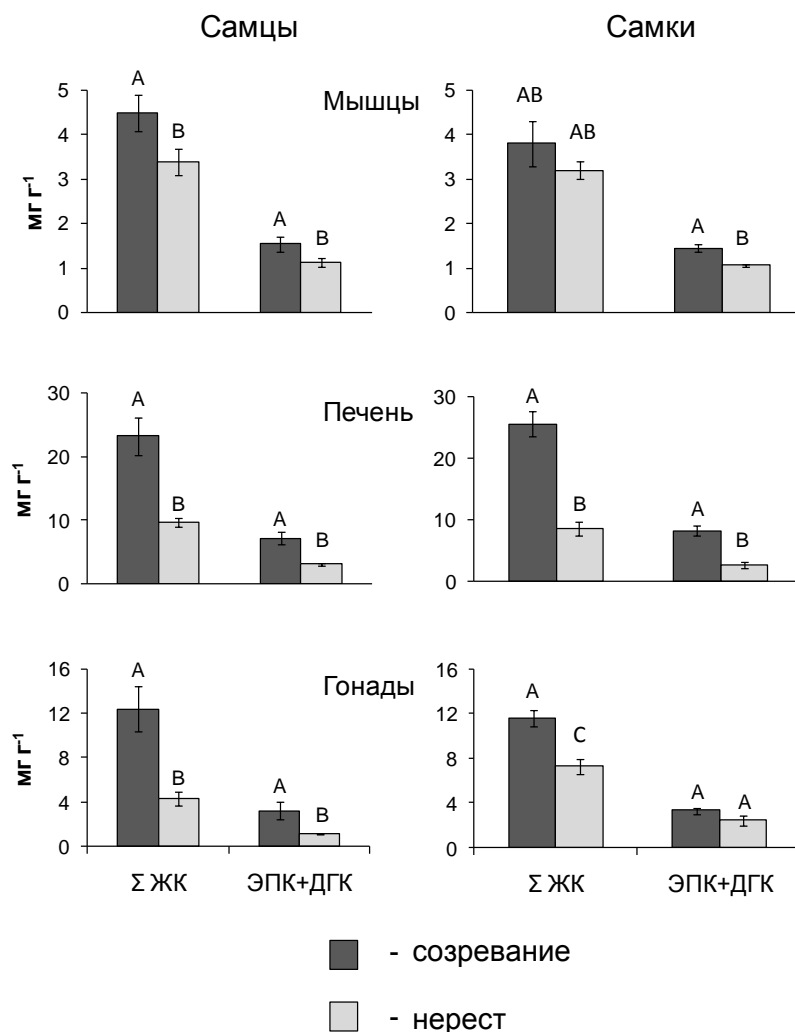


Рисунок 8. Содержание суммы жирных кислот и ЭПК+ДГК (мг г<sup>-1</sup> сырой массы, ± стандартная ошибка) в тканях окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла. При сравнении самцов и самок, значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при  $p < 0,05$  по критерию Манна-Уитни.

Снижение содержания ЭПК к периоду нереста, было обусловлено, наиболее вероятно, сезонным изменением состава кормовой базы, т.е. вклада диатомовых водорослей, синтезирующих ЭПК в пищевой цепи окуня (Глава 3). Это предположение подтверждалось также отсутствием увеличения относительного и абсолютного содержания ЭПК в мышцах окуня в позднелетний период, во время нагула после нереста.

Таким образом, ЖК профиль и содержание ПНЖК в мышечной ткани окуня Красноярского водохранилища зависели преимущественно от трофических факторов, тогда как репродуктивный цикл оказывал влияние на биохимические характеристики печени и гонад.

## **Глава 5. Состав и содержание жирных кислот в рыбах, обитающих в водоемах с разным трофическим типом**

Видовой состав и продуктивность фитопланктона, являющиеся специфичными для каждого трофического типа водоема, в целом определяют качество и количество органического вещества в пищевой сети экосистемы. Поэтому популяции рыб одного вида, населяющие экосистемы разного трофического типа, могут обладать разной пищевой ценностью как источники физиологически значимых ПНЖК для человека (Mariash et al., 2011; Eloranta et al. 2013; Taipale et al., 2016). Для оценки влияния трофического типа экосистемы изучены четыре популяции окуня и плотвы из эвтрофного Берешского водохранилища, мезотрофных Красноярского водохранилища и оз. Большое, и олиготрофного оз. Круглое, а также три популяции щуки из Красноярского и Берешского водохранилищ и олиготрофного оз. Собачье.

Анализ стабильных изотопов азота показал, что все конспецифические популяции имели близкие трофические позиции, варьирующие в пределах 3,4-3,9. Согласно анализу стабильных изотопов углерода, плотва, в большинстве случаев, предпочитала планктонные цепи питания, а окунь использовал как бентосные, так и планктонные цепи (рис. 9). Щука в мезотрофном и эвтрофном водоемах полагалась на планктонные пищевые цепи, а в олиготрофном оз. Собачье – на бентосные. Вместе с тем, трофические различия рыб одного и того же вида, обитавших в водоемах разного трофического типа, не оказывали существенного влияния на их ЖК профили. Так, двухфакторный дисперсионный анализ процентного содержания ЭПК+ДГК в мышцах выявил достоверное влияние видовой принадлежности, и отсутствие влияния трофического типа местообитания (табл.1). Этот результат согласуется со сведениями о других пресноводных

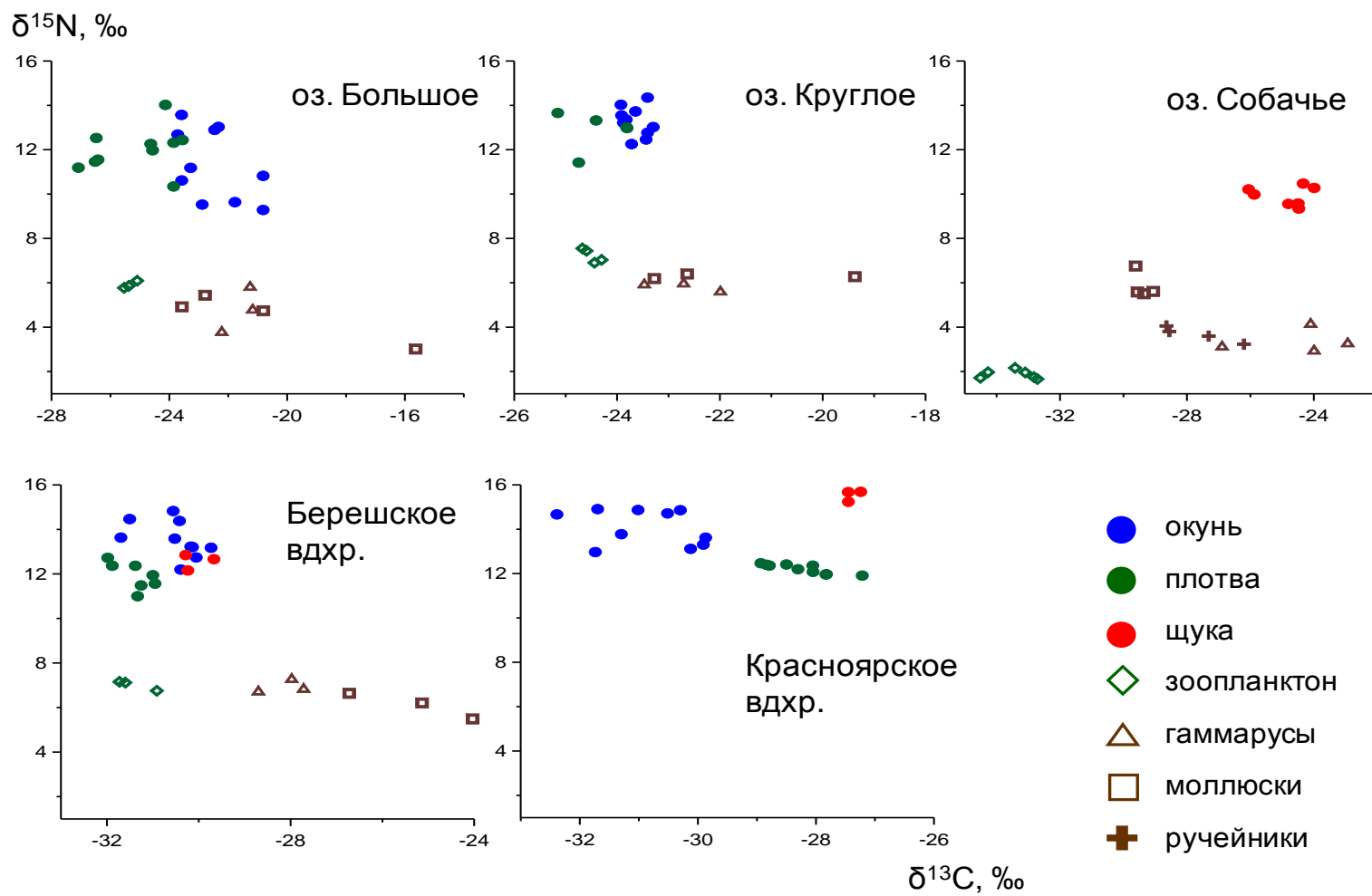


Рисунок 9. Изотопные соотношения углерода и азота в биомассе трех видов рыб и беспозвоночных из сибирских водоемов

организмах, состав ЖК которых в первую очередь контролировался филогенетическим фактором (Lau et al., 2012; Makhutova et al., 2016).

Вместе с тем, абсолютное содержание ЭПК+ДГК объяснялось трофическим типом водоема (табл. 1). Содержание ЭПК+ДГК на единицу массы в плотве и щуке из мезотрофных водоемов было значительно выше, чем у тех же рыб из олиготрофных озер и эвтрофного водохранилища (рис. 10). Популяции окуня из водоемов различного трофического типа по содержанию ЭПК + ДГК достоверно не различались (рис. 10).

Тем самым, частично подтверждена гипотеза о том, что в эвтрофных водоемах, где доминируют цианобактерии и зеленые водоросли, содержание ЭПК и ДГК в биомассе рыб - низкое. С другой стороны, в олиготрофных водоемах, где в составе фитопланктона доминируют ПНЖК-продуцирующие таксоны водорослей, изученные нами рыбы имели не самое высокое содержание длинноцепочечных ПНЖК, что противоречит ранее полученным сведениям (Taipale et al., 2016).

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа содержания ЭПК+ДГК ( $\text{мг г}^{-1}$  сырой массы или % от суммы ЖК) в трех видах рыб (плотва, окунь и щука) из водоемов с разным трофическим типом (олиготрофный, мезотрофный и эвтрофный)

	Источник вариации	d.f.	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
ЭПК + ДГК, $\text{мг г}^{-1}$	Трофический тип	2	7,17	16,36	0,000001
	Видовая принадлежность	2	0,08	0,19	0,828110
	Трофический тип × Видовая принадлежность	4	2,24	5,11	0,000777
	Ошибка	118	0,44		
ЭПК + ДГК, %	Трофический тип	2	40,83	4,64	0,011463
	Видовая принадлежность	2	947,90	107,78	0,000000
	Трофический тип × Видовая принадлежность	4	44,31	5,04	0,000875
	Ошибка	118	8,79		

Примечание: d.f. – степень свободы, *MS* – среднееквадратичный эффект для независимых переменных или ошибка, *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости.

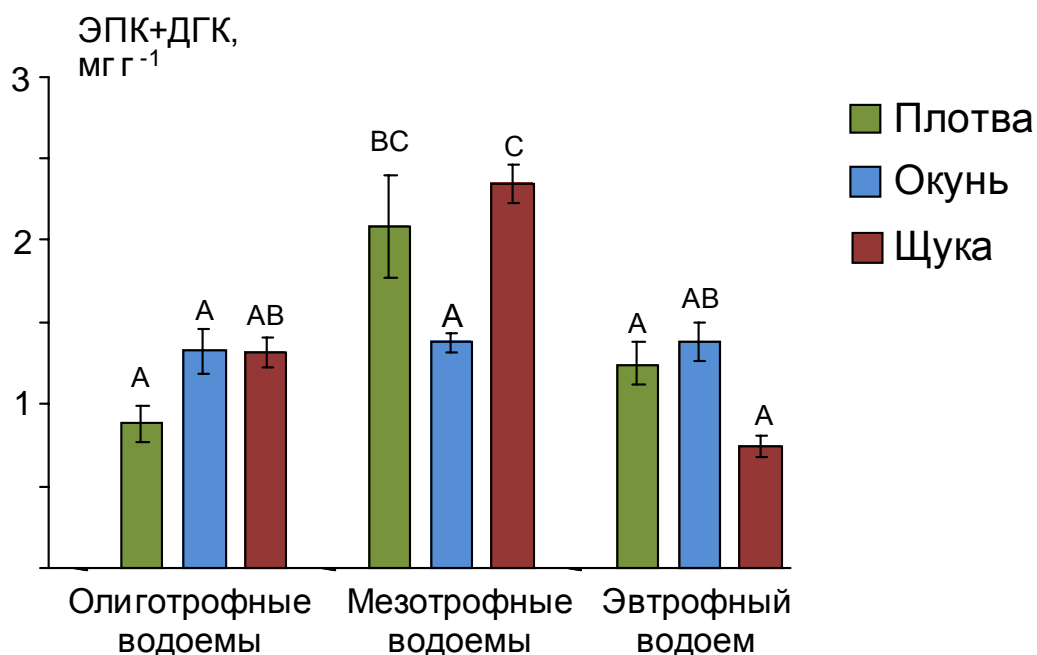


Рисунок 10. Среднее содержание ЭПК и ДГК,  $\text{мг г}^{-1}$  сырой массы,  $\pm$  стандартная ошибка, в мышечной ткани плотвы, окуня и щуки из водоемов разного трофического типа, 2014-2016 гг. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в дисперсионном анализе.

Вероятным объяснением снижения содержания ПНЖК в рыбах из олиготрофных водоемов могло быть низкое количество продукции фитопланктона, недостаточное для обеспечения высших трофических звеньев. Анализ изотопов углерода показал (рис. 9), что в олиготрофных водоемах рыбы переключались на литорально-бентосные пищевые ресурсы, которые, по некоторым данным, имеют более низкое содержание ПНЖК (Mariash et al., 2011; Eloranta et al., 2013).

Следовательно, мезотрофные водоемы, в которых синтезирующие ЭПК и ДГК таксоны микроводорослей дают достаточное количество органического вещества для поддержания высокой продукции высших трофических уровней, являются наиболее благоприятными местообитаниями для накопления рыбами наибольшего количества ПНЖК в тканях. Поскольку природные популяции рыб обеспечивают основную долю незаменимых ПНЖК в пище человека (Gladyshev et al., 2013), этот вывод может иметь ключевую практическую значимость для планирования промыслового лова и управления водными экосистемами.

## Выводы

1. Состав трофических маркеров, а именно процентное содержание жирных кислот и соотношения стабильных изотопов углерода и азота, в мышечной ткани рыб позволил выявить различия в трофических уровнях и типах питания щуки, окуня, плотвы и леща, совместно обитающих в мезотрофном водоеме.

2. Тип питания видов определял различия в содержании незаменимых эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот на единицу массы рыб, как основного индикатора их пищевой ценности для человека. Пищевая ценность рыбоядной щуки была максимальной, всеядный окунь и планктоядная плотва характеризовались средними значениями, а бентоядный лещ имел наименьшую ценность.

3. Процентное и абсолютное содержание докозагексаеновой кислоты в рыбах более высоких трофических уровней, окуне и щуке, было больше по сравнению с планкто-бентоядными плотвой и лещом, что свидетельствовало об аккумуляции этой незаменимой ПНЖК в верхних звеньях пищевых цепей в водоеме.

4. Сезонные изменения кормовой базы привели к различиям в содержании эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот на единицу массы окуня и плотвы, выловленных в разные месяцы. Для получения уловов с наибольшей пищевой ценностью следует рекомендовать предпочтительный промысел окуня в зимне-весенний преднерестовый период, а плотвы – во второй половине лета.

5. У самок и самцов окуня из Красноярского водохранилища основное перераспределение жирных кислот на последних стадиях репродуктивного цикла происходило между печенью и гонадами. В свою очередь, жирнокислотный состав и содержание незаменимых  $\omega 3$  ПНЖК в мышечной ткани окуня не испытывали влияния стадий репродуктивного цикла, а зависели от трофических факторов, прежде всего, состава кормовой базы.

6. Состав жирных кислот рыб из разных водоемов являлся видоспецифичным, тогда как содержание незаменимых  $\omega 3$  ПНЖК на единицу массы определялось трофическим типом экосистемы. Наибольшее накопление ПНЖК в мышечной ткани рыб обнаружено в мезотрофных водоемах.

**Основные результаты и содержание диссертации отражены в публикациях в журналах, включенных в Перечень ВАК**

1. Sushchik, N.N. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) / N.N. Sushchik, A.E. Rudchenko, M.I. Gladyshev // **Fisheries Research**. - 2017. - V. 187. - P. 178–187.
2. Гладышев, М.И. Состав жирных кислот рыб с разными спектрами питания в арктическом озере / М.И. Гладышев, Н.Н Сущик, Л.А. Глущенко, В.А. Заделенов, А.Е. Рудченко, Ю.Ю. Дгебуадзе // **Доклады Академии наук**. - 2017. -Т. 474. - № 4. - С. 513–516.
3. Рудченко, А.Е. Состав и содержание жирных кислот в тканях самцов и самок окуня речного *Perca fluviatilis* на последних стадиях репродуктивного цикла / А.Е. Рудченко, Н.О. Яблоков // **Сибирский экологический журнал**. – 2018. - № 3. - С. 340 – 352.
4. Гладышев, М.И. Сравнительный анализ содержания омега-3 полиненасыщенных жирных кислот в пище и мышечной ткани рыб из аквакультуры и природных местообитаний / М.И. Гладышев, Л.А. Глущенко, О.Н. Махутова, А.Е. Рудченко, С.П. Шулепина, О.П. Дубовская, И.В. Зуев, В.И. Колмаков, Н.Н. Сущик // **Сибирский экологический журнал**. – 2018. - № 3. - С. 325 – 339.

Подписано в печать \_\_\_\_\_.\_\_\_\_.2018. Печать плоская. Формат 60×84/16

Бумага офсетная. Усл. печ. л. 1.0. Тир 100 экз. Заказ \_\_\_\_\_

Отпечатано полиграфическим центром

Библиотечно-издательского комплекса

Сибирского федерального университета

660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 82а

Тел./факс: 8(391)206-26-67, 206-26-49

E-mail: [print\\_sfu@mail.ru](mailto:print_sfu@mail.ru); <http://lib.sfu-kras.ru>