

Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук -
обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного
научного учреждения «Федеральный исследовательский центр «Красноярский
научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»

На правах рукописи



Кормилец Олеся Николаевна

**ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ В ТРОФИЧЕСКИХ СЕТЯХ ЭКОСИСТЕМ
ВНУТРЕННИХ ВОД**

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
доктора биологических наук

03.02.10 – Гидробиология (биологические науки)

Научный консультант:
доктор биологических наук, профессор
Гладышев Михаил Иванович

Красноярск – 2019

СОДЕРЖАНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	5
ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ ОРГАНИЗМОВ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	15
1.1. Использование жирных кислот в качестве биомаркеров в исследовании трофических взаимодействий в водных экосистемах	15
1.1.1. Жирные кислоты бактерий	16
1.1.2. Жирные кислоты фотосинтезирующих эукариот и прокариот	26
1.1.3. Жирные кислоты пресноводных беспозвоночных и некоторых других нефотосинтезирующих эукариот	38
1.1.4. Жирные кислоты пресноводных и морских рыб	50
1.2. Незаменимые ПНЖК в физиологии и метаболизме рыб и человека	63
1.2.1. Значение ПНЖК для физиологического состояния рыб. Содержание n-3 и n-6 ПНЖК в пищевых объектах рыб как важная характеристика их качества	63
1.2.2. Значение ПНЖК для здоровья человека и основные источники этих веществ	68
ГЛАВА 2. РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	85
2.1. Сбор проб биологических объектов	85
2.2. Водохранилище Бугач	91
2.3. Описание эксперимента с <i>Daphnia galeata</i>	92
2.3.1. Культивирование организмов	92
2.3.2. Подготовка кормовой смеси	92
2.3.3. Протокол эксперимента	93
2.4. Подготовка проб для анализа жирных кислот	95
2.4.1. Подготовка проб сестона и донных осадков	95
2.4.2. Подготовка проб беспозвоночных	96
2.4.3. Подготовка проб рыб	96
2.5. Подготовка проб для измерения влажности, определения общего органического углерода и азота и их стабильных изотопов	96

2.6. Анализ общего содержания углерода и азота	97
2.7. Анализ жирных кислот	97
2.7.1. Получение диметилдисульфидных производных	98
2.7.2. Получение диметилноксазолиновых производных	99
2.7.3. Омыление липидов	99
2.8. Изотопный анализ отдельных жирных кислот (ИАОВ)	100
2.9. Анализ стабильных изотопов азота и углерода	101
2.10. Обработка проб гидробионтов	101
2.10.1. Обработка проб фитопланктона	101
2.10.2. Обработка проб зоопланктона	102
2.10.3. Обработка проб зообентоса	102
2.11. Расчёт эффективности переноса ПНЖК и углерода по трофическим цепям	103
2.11.1. Расчёт первичной продукции	103
2.11.2. Расчёт вторичной продукции	104
2.11.3. Расчёт продукции ПНЖК	105
2.12. Расчет трофической позиции консументов	105
2.13. Статистический анализ данных	105
ГЛАВА 3. РОЛЬ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ЖК СОСТАВА ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ	107
3.1. Влияние температуры воды и таксономической принадлежности планктонных беспозвоночных на их жирнокислотный состав	108
3.2. Влияние таксономической принадлежности бентосных беспозвоночных на их жирнокислотный состав	121
3.3. Выявление факторов, влияющих на внутривидовую изменчивость жирнокислотного состава эврибионтных беспозвоночных	141
ГЛАВА. 4. ИССЛЕДОВАНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ С ПОМОЩЬЮ ЖК МАРКЕРОВ	158
4.1. Спектры питания водных беспозвоночных на примере двустворчатых моллюсков родов <i>Dreissena</i> и <i>Unio</i>	159

4.2. Спектры питания водных позвоночных на примере разных популяций нерки	174
4.3. Спектры питания амфибионтных позвоночных на примере головастиков	182
4.4. Исследование спектров питания водных беспозвоночных с помощью изотопных соотношений углерода в отдельных жирных кислотах	198
ГЛАВА. 5. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕНОСА ВЕЩЕСТВ РАЗНОЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ПО ТРОФИЧЕСКИМ ЦЕПЯМ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ	221
5.1. Эффективность переноса ПНЖК и общего органического углерода между продуцентами и консументами эвтрофного водохранилища	222
5.2. Эффективность переноса ПНЖК и общего органического углерода между водной и наземной экосистемами через трофическую пару рыбы-птицы	233
ГЛАВА. 6. ИЗУЧЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПИЩЕВЫХ ИСТОЧНИКОВ N-3 ПНЖК ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА И ПОИСК АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ИСТОЧНИКОВ	238
6.1. Абсолютное содержание физиологически ценных n-3 ПНЖК в консервированной рыбе	238
6.2. Печень сельскохозяйственных животных как источник физиологически ценных n-3 ПНЖК	251
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	260
ВЫВОДЫ	261
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	263

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- АПБ – ацилпереносящий белок
АЛК – α -линоленовая кислота
АРК – арахидоновая кислота
ДГ/2,3И – дегидратаза/2-транс 3-цис изомераза
ДГ/2,2И – дегидратаза/2-транс 2-цис изомераза
ДГ – дегидраза
ДГК – докозагексаеновая кислота
ЕР – еноил редуктаза
ЖК – жирные кислоты
КР – 3-кетацил-АПБ-редуктаза
КС – 3-кетацил синтаза
ЛК – линолевая кислота
МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты
МЭЖК – метиловые эфиры жирных кислот
НЖК – насыщенные жирные кислоты
НМР – неметилен-разделённые жирные кислоты
ПЛ – полярные липиды
ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты
ТАГ – триацилглицерины
ФЛ – фосфолипиды
ЭП – эффективность переноса
ЭПК – эйкозапентаеновая кислота
СОХ – циклооксигеназа
ЛОХ – липоксигеназа
MIS – Sherlock Microbial Identification System

ВВЕДЕНИЕ

Оценка потоков органического вещества (органического углерода) по трофическим цепям водных экосистем и между водными и наземными экосистемами является одной из ключевых задач экологии в целом и гидроэкологии в частности. Помимо определения количества органического вещества, исследование его биохимического качества и закономерностей перемещения физиологически ценных органических веществ по трофическим цепям водных экосистем, а также перенос этих веществ из водных в наземные экосистемы является не менее актуальной задачей. В течение последних десятилетий длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейства омега-3 ($\omega 3$ или $n-3$), а именно, эйкозапентаеновая (ЭПК, $20:5n-3$) и докозагексаеновая (ДГК, $22:6n-3$) признаны веществами высокой физиологической ценности для животных разных таксономических групп, включая человека (Lauritzen et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Wall et al., 2010). Производятся эти ценные молекулы, главным образом, определёнными видами микроводорослей и далее по трофическим цепям транспортируются от продуцентов к консументам, вплоть до человека (Uttaro, 2006; Lands, 2009). Поэтому особый интерес представляет выявление закономерностей транспорта именно этих веществ по трофическим цепям водных и наземных экосистем, а также выявление факторов, влияющих на их продуцирование в разных экосистемах и определение наиболее ценных источников ЭПК и ДГК для животных, включая человека.

Наряду с высокой физиологической ценностью, жирные кислоты (ЖК) зарекомендовали себя как наиболее точный инструмент для исследования трофических взаимодействий в водных экосистемах по сравнению со стандартными гидробиологическими методами (например, методом визуального микроскопического анализа содержимого кишечника). Хорошо известно, что

различные группы водорослей (Bacillariophyta, Chlorophyta, Cryptophyta и т.д.) и бактерий (грамположительные, грамотрицательные, сульфатредуцирующие и т.д.) содержат специфические жирные кислоты, которые широко используются в качестве маркеров данных групп организмов (Desvillettes et al., 1997; Kelly, Scheibling, 2012; Galloway et al., 2015). Во многих исследованиях было показано, что в отличие от водорослей и бактерий, состав ПНЖК животных полностью зависит от потреблённой и усвоенной пищи (Weers et al., 1997; Brett et al., 2006; Torres-Ruiz et al., 2010), поэтому обнаруженные в теле животного маркеры пищевых объектов свидетельствуют о его спектре питания. Однако в последнее время появляются работы, демонстрирующие наличие специфических маркеров у животных, а также ставится вопрос о связи таксономической принадлежности животных и их жирнокислотных профилей (Kraffe et al., 2008; Lau et al., 2012). Очевидно, что поиск специфических маркеров крупных таксономических групп животных и выявление факторов, влияющих на их жирнокислотный состав, является актуальным и важным направлением в исследовании трофических взаимодействий в водных и наземных экосистемах.

В последние годы развиваются новые комбинированные методы, нацеленные на увеличение точности идентификации источников происхождения органического вещества в трофических сетях и устранение недостатков существующих методов. Одним из таких методов является комбинация изотопного метода и метода маркерных жирных кислот – изотопный анализ отдельных веществ (ИАОВ), известный в англоязычной литературе как compound-specific isotope analysis (CSIA). Оценка адекватности данного метода для исследования трофических взаимодействий, однозначность интерпретации полученных результатов и выявление всех возможных допущений и закономерностей изменения изотопного состава жирных кислот при их перемещении по трофическим цепям остаётся важной и актуальной проблемой. Апробация метода ИАОВ в экспериментальных условиях при контролируемой

диете и в полевых исследованиях способна внести существенный вклад в понимание граничных условий применения данного метода.

Целью работы было установить значимость качественной оценки органического вещества, а именно, состава и содержания жирных кислот, для выявления трофической структуры водных экосистем и определения величины потоков этих веществ, поступающих к консументам разных трофических уровней, включая человека.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие **задачи:**

1. Уточнить положение консументов в трофической сети на основании маркерных жирных кислот и их изотопного состава.
2. Установить количественные закономерности переноса жирных кислот по трофическим сетям водных экосистем.
3. Определить ключевые факторы, влияющие на состав и содержание жирных кислот некоторых водных консументов.
4. Определить пищевую ценность различных видов гидробионтов для высших консументов, а именно рыб, на основе содержания длинноцепочечных омега-3 ПНЖК.
5. Проверить, действительно ли продукция водных экосистем является основным источником омега-3 ПНЖК для человека по сравнению с продукцией наземных экосистем.

Положения, выносимые на защиту:

1. Всеядные виды водных консументов, считавшиеся неспособными к избирательному питанию, селективно потребляют разные пищевые объекты.
2. Эффективность переноса физиологически ценных n-3 ПНЖК по трофическим цепям от продуцентов к консументам существенно выше

эффективности переноса остальных жирных кислот и общего органического углерода.

3. Приоритет в составе и содержании жирных кислот крупных таксономических групп планктонных и бентосных беспозвоночных принадлежит филогенетическому фактору, трофический фактор имеет подчинённое значение.

4. Такие факторы риска для водных экосистем, как потепление и инвазии чужеродных видов потенциально приводят к снижению качества кормовой базы планктоядных и бентоядных рыб в отношении содержания омега-3 ПНЖК.

5. Основным источником физиологически ценных n-3 ПНЖК для человека является рыба и рыбные продукты, а потенциальные наземные источники этих веществ не могут являться альтернативой рыбе и служат лишь дополнительным источником n-3 ПНЖК.

Научная новизна работы

Определены составы, относительные и абсолютные содержания жирных кислот у более чем 100 видов организмов из континентальных водоёмов и водотоков, включая микроводоросли, водный мох, представителей ветвистоусых и веслоногих ракообразных, амфипод, амфибионтных насекомых, кольчатых и плоских червей, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, губок, амфибий, рыб, а также некоторых представителей наземной фауны: околородных птиц и сельскохозяйственных животных. На основании жирнокислотного состава водных и амфибионтных животных определены их спектры питания.

Впервые обнаружена связь жирнокислотного состава бентосных беспозвоночных с их таксономической принадлежностью. Для некоторых таксонов выявлены потенциальные маркерные ЖК, которые могут быть использованы при изучении трофических взаимодействий в водных экосистемах. Впервые определены таксоны бентосных беспозвоночных, обладающие высокой и низкой пищевой ценностью в отношении n-3 ПНЖК для рыб. На основании этих

данных выдвинуто предположение, что инвазивные виды, вытесняя аборигенные, снижают качество кормовой базы бентоядных рыб.

Впервые выявлена причина изменения пищевой ценности зоопланктона для рыб в отношении n-3 ПНЖК при изменении температуры воды.

Установлено, что изменчивость состава и содержания ЖК между популяциями одного вида у космополитных беспозвоночных определяется их спектрами питания. Впервые обнаружено влияние наличия хищников (рыб) в водоёмах на жирнокислотный состав и абсолютное содержание физиологически ценных n-3 ПНЖК жертвы.

Обнаружено, что наряду с хорошо известными объектами питания личинок амфибий (головастиков) в их рационе присутствует пища животного происхождения. Данный результат важен для понимания функционирования экосистем с низкой первичной продукцией, вызванной затенением литорали.

При апробации метода изотопного анализа отдельных веществ для изучения трофических взаимодействий в водных экосистемах в экспериментальных и полевых условиях было обнаружено, что данный метод не позволяет однозначно определить источники пищи. Установлено, что консументы имеют более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ жирных кислот, чем их пищевые источники, и во всех трофических звеньях незаменимые С18 ПНЖК имеют самые низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ из всех ПНЖК.

Впервые рассчитана эффективность переноса n-3 ПНЖК между звеньями трофических цепей. Обнаружено, что эффективность переноса этих ПНЖК в трофических цепях водных экосистем и из водных в наземные экосистемы существенно выше эффективности переноса общего органического углерода.

Установлено, что по составу жирных кислот рыб можно определить места их вылова. Определена пищевая ценность нерки и ряда консервированных рыб для человека в отношении n-3 ПНЖК.

В поиске наземных источников физиологически ценных n-3 ПНЖК была исследована печень некоторых сельскохозяйственных животных. Выяснено, что данный продукт не может являться альтернативой рыбе, но может использоваться как дополнительный источник ЭПК и ДГК в питании человека. Ключевым источником ЭПК и ДГК для человека, несомненно, остаётся рыба.

Теоретическая и практическая значимость

Обнаруженная более высокая эффективность переноса физиологически ценных n-3 ПНЖК по сравнению с общим углеродом и другими ПНЖК позволяет существенно уточнить основополагающий принцип экологической «пирамиды продукции».

Обнаруженные особенности ЖК состава и абсолютного содержания физиологически ценных n-3 ПНЖК крупных таксонов бентосных и планктонных беспозвоночных будут полезны для оценки биохимического качества кормовой базы рыб в различных водоёмах и водотоках. Полученные данные помогут прогнозировать изменение качества кормовой базы рыб и продукции n-3 ПНЖК водными экосистемами при смене видового состава зоопланктона и зообентоса, вызванного различными причинами: инвазией чужеродных видов, эвтрофированием водоёмов, антропогенным загрязнением и потеплением климата.

Выявленное влияние солёности воды и наличия хищников (рыб) в водоёмах на абсолютное содержание ЭПК и ДГК в гаммарусах позволит более рационально использовать небольшие солоноватоводные и безрыбные водоёмы как источники биологической продукции.

Выявленные в ходе исследований ЖК-маркеры рыб потенциально позволят выявлять фальсификат на прилавках рыбных магазинов.

Рассчитанная пищевая ценность в отношении n-3 ПНЖК консервированной рыбы и печени сельскохозяйственных животных может быть использована для диетологических рекомендаций населению России.

Личный вклад автора

Соискателю принадлежит ведущая роль в разработке и реализации направления по определению структуры трофических сетей исследуемых водных экосистем, изучению влияния различных факторов на жирнокислотный состав и содержание беспозвоночных. Соискатель является организатором и непосредственным участником полевых экспедиций и экспериментальных работ, результаты которых вошли в диссертацию. Автор непосредственно выполнил биохимическую обработку всех проб для определения ЖК состава, провёл анализ данных и обобщил полученные результаты в виде научных статей.

Апробация работы и публикации

Результаты диссертации докладывались на семинарах лаборатории экспериментальной гидроэкологии Института биофизики СО РАН (Красноярск, 2000-2018), на 8-ой Международной конференции по соленым озерам (Хакасия, пос. Жемчужный, 2002), на IX Съезде Гидробиологического общества при РАН (г. Тольятти, 2006), на Летнем съезде американского общества по лимнологии и океанографии ASLO (г. Сент Джонс, Канада, 2008), на 31-ом Конгрессе международного лимнологического общества SIL (г. Кейптаун, ЮАР, 2010), на 4-й международной конференции памяти Г. Г. Винберга «Современные проблемы водной экологии» (г. Санкт-Петербург, 2010), на 4-ой Европейской конференции по липидным медиаторам (г. Париж, Франция, 2012), на 32-ом Конгрессе международного лимнологического общества SIL (г. Будапешт, Венгрия, 2013), на 11-м Конгрессе международного общества по изучению жирных кислот и липидов ISSFAL (г. Стокгольм, Швеция, 2014), на XI Съезде Гидробиологического общества при РАН (г. Красноярск, 2014), на Конгрессе ассоциации наук о лимнологии и океанографии ASLO (г. Гранада, Испания, 2015), на 10-м Симпозиуме европейских пресноводных наук SEFS (г. Оломоуц, Чехия, 2017), на

Летнем съезде ассоциации наук о лимнологии и океанографии ASLO (г. Виктория, Канада, 2018).

Результаты работы представлены в 46 статьях, опубликованных в российских и международных журналах входящих в список Web of Science и ВАК.

Структура и объем диссертации

Диссертационная работа изложена на 350 страницах и включает 36 рисунков и 43 таблицы. Работа состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка используемой литературы, списка сокращений. Первая глава представляет собой обзор литературы. Описание методов приведено во второй главе. Результаты исследований и их обсуждение представлены в четырёх главах. Список литературы содержит 716 источников, из них – 665 на английском языке.

Благодарности

Автор приносит искреннюю благодарность своему научному консультанту доктору биологических наук, профессору М. И. Гладышеву за научное руководство, добрые советы и помощь на всех этапах работы. Автор благодарен коллегам по лаборатории, участникам экспедиций и коллегам из других научных организаций: д.б.н. Н. Н. Сушик, д.б.н. О. П. Дубовской, д.б.н. Г. С. Калачевой, д.б.н., проф. В. И. Колмакову, к.б.н. Е. С. Кравчук, к.б.н. О. В. Барсуковой (Анищенко), к.б.н. М. Ю. Трусовой, к.б.н. А. А. Колмаковой, д.б.н. Е. А. Ивановой, к.б.н., доц. С. П. Шулепиной, к.б.н. Л. А. Глущенко, к.б.н. Е. В. Борисовой, к.б.н. доц. И. В. Зуеву, к.б.н. А. П. Толмееву, А. В. Агееву, д.б.н. А. В. Крылову, к.б.н. Т. А. Шараповой, к.б.н. Е. Г. Пряничниковой, д.б.н., проф. А. А. Протасову, чл.-к. НАН Беларуси, д.б.н. А. П. Семенченко, к.б.н. Ж. Ф. Бусевой, к.б.н. В. И. Разлуцкому, к.б.н. Е. В. Лепской, к.б.н. Е. Б. Фефиловой, к.б.н. Ю. И. Губелит, О. Н. Кононовой, к.б.н. М. А. Батуриной, д.б.н. А. Ю. Харитонову, к.б.н.

О. Н. Поповой, к.б.н. Ю. А. Юрченко, д.т.н. Г. А. Губаненко, д.б.н. Т. Д. Зинченко,
проф. Р. Д. Гулати (Gulati R. D.), проф. М. Р. Уайлсу (Whiles M. R.).

ГЛАВА 1. ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ ОРГАНИЗМОВ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Использование жирных кислот в качестве биомаркеров в исследовании трофических взаимодействий в водных экосистемах

Жирные кислоты на протяжении продолжительного времени используются в разнообразных исследованиях в области гидробиологии. В изучении водных экосистем применение жирных кислот обусловлено, главным образом, их маркерным значением. Жирнокислотный состав большинства гидробионтов состоит из базового набора ЖК и специфичных ЖК свойственных только конкретной группе гидробионтов. Отслеживая перемещение специфичных ЖК по трофическим цепям, исследуют трофические взаимоотношения в водных экосистемах (Desvillettes et al., 1997; Leveille et al., 1997; Sauvanet et al., 2013). До появления биохимических методов использовали только классические гидробиологические методы, например, визуальный микроскопический анализ содержимого кишечника и метод замкнутых сосудов. Однако с помощью этих методов далеко не всегда возможно идентифицировать все компоненты пищевого комка, а главное, невозможно дифференцировать ассимилируемые и не ассимилируемые пищевые объекты, проходящие транзитом по кишечнику (Gladyshev et al., 2000; Kolmakov, Gladyshev, 2003). Метод, основанный на применении ЖК-маркеров, как и любой метод имеет свои ограничения, но в настоящее время считается наиболее подходящим и успешно используется во всём мире для решения экологических задач.

1.1.1. Жирные кислоты бактерий

Жирнокислотный состав бактерий, большей частью представлен насыщенными прямоцепочечными (НЖК) и разветвлёнными (РЖК), мононенасыщенными (МНЖК), циклопропановыми жирными кислотами и кислотами, содержащими гидроксильные группы. Варьирование состава жирных кислот обеспечивает необходимую текучесть мембран для поддержания их оптимального функционирования. В шестидесятых годах прошлого века была обнаружена специфичность жирнокислотного состава разных таксонов бактерий (Shaw, 1974). И уже с семидесятых годов биохимические маркеры стали использоваться для таксономической идентификации бактерий. Жирнокислотный состав позволяет определить таксономическое положение бактерий вплоть до отдельных родов (Shaw, 1974; Holt et al., 1979; Mancuso et al., 1990; Bertone et al., 1996; Simbahan et al., 2004). В начале XXI века описание нового штамма или вида бактерий стало сопровождаться подробной характеристикой его жирнокислотного состава (Yumoto et al., 2001). Были разработаны базы данных для автоматического экспресс-определения таксономической принадлежности того или иного штамма бактерий по жирнокислотному составу. Наиболее известной коммерческой базой данных является Sherlock Microbial Identification System (MIS), основанная на данных газовой хроматографии. В настоящее время, в коллекции MIS содержатся уникальные наборы жирных кислот более 1500 видов бактерий (<http://www.midi-inc.com>). Однако для определения жирнокислотного состава бактерий необходимо получить достаточное количество биомассы, что возможно сделать только для культивируемых видов. Далеко не все виды, обитающие в водных экосистемах, успешно культивируются. Кроме того, жирнокислотный состав бактерий зависит не только от таксономического положения вида, но и от условий обитания. Жирнокислотный состав бактерий, выращенных в лабораторных условиях, может сильно отличаться от ЖК состава бактерий из природной среды обитания (Сущик, 2008). Поэтому наряду с данными по ЖК составу лабораторных культур бактерий

необходимы данные о биохимическом составе сестона природных экосистем в условиях доминирования одного вида или таксономически (физиологически) узкой группы бактерий. Применение ЖК-маркеров в водной экологии должно основываться на четких представлениях об особенностях биосинтеза и состава жирных кислот у основных групп бактерий, обитающих в водных экосистемах.

Синтез жирных кислот *de novo* во всех организмах осуществляется путём циклического повторения ряда реакций. Выделяют два типа синтеза жирных кислот: тип 1 и тип 2. Синтез ЖК по первому типу происходит, главным образом, у нефотосинтезирующих эукариот, а синтез по второму типу – у прокариот и фотосинтезирующих эукариот. У большинства бактерий, а также в некоторых органеллах эукариотических клеток (митохондриях и пластидах, имеющих бактериальное происхождение) при синтезе ЖК каждая реакция катализируется отдельным ферментом (Gago et al., 2011). Наиболее подробно биосинтез ЖК у бактерий изучен на примере грамотрицательного вида *Escherichia coli* (Shaw, 1974; Boom, Cronan, 1989; Jackowski et al., 1991; DiRusso et al., 1999; White et al., 2005; Schujman, de Mendoza, 2008).

Итак, синтез жирных кислот у бактерий начинается с карбоксилирования ацетил-КоА (Рисунок 1.1). В этой реакции участвует первая группа ферментов, состоящая из четырёх субединиц ацил-КоА карбоксилазы (АссА, АссВ, АссС, АссD), катализирующая образование малонил-КоА из ацетил-КоА (White et al., 2005). Затем малонил-КоА переносится с помощью фермента малонил-КоА-АПБ трансацилазы (FabD) на ацилпереносящий белок (АПБ), который за счёт тиоэфирной связи удерживает промежуточные продукты удлинения углеродной цепи в течение всего синтеза ЖК. Дальнейшее удлинение жирнокислотной цепи состоит из повторяющейся серии следующих реакций. Реакция конденсирования, в которой из малонил-АПБ и ацетил-КоА, под действием фермента β -кетоацил-АПБ синтаза III (FabH), образуется β -кетоацил-АПБ (Gago et al., 2011). Далее НАДФН-зависимая β -кетоацил-АПБ редуктаза (FabG) катализирует образование

β -гидроксил-АПБ. Следующая реакция дегидрирования катализируется β -гидроксиацил-АПБ дегидрогеназой (FabZ или FabA), с образованием транс-2-еноил-АПБ. В четвёртой реакции происходит восстановление транс-2-еноил-АПБ, катализируемое НАДФН-зависимой (FabI или FabL) или НАДН-зависимой (FabV) еноил-АПБ редуктазой.

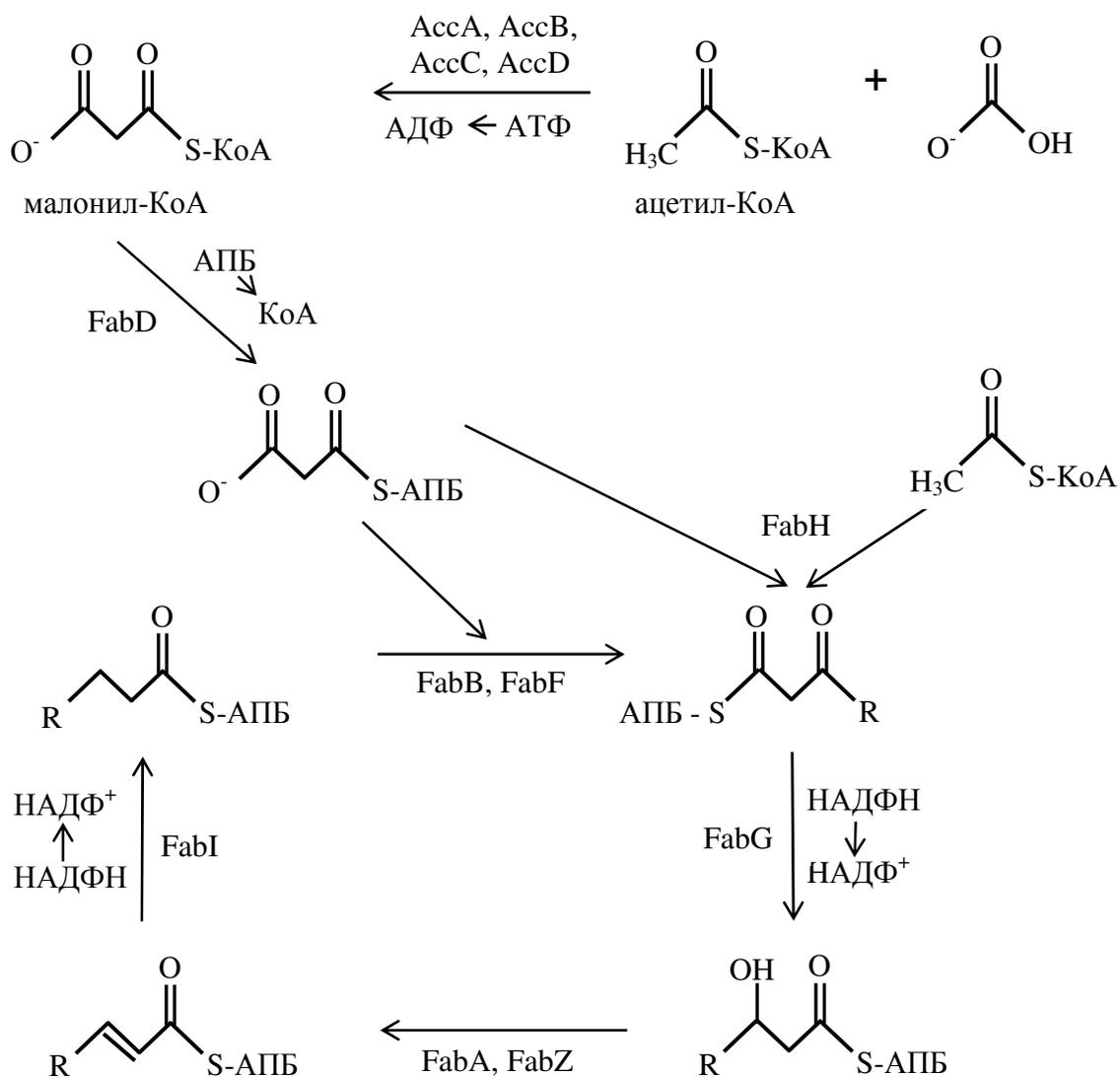


Рисунок 1.1. Схема синтеза жирных кислот у бактерий, на примере *Escherichia coli* (по White et al., 2005; Chan, Vogel, 2010).

После полного прохождения первого цикла образованная ацильная цепь отделяется от АПБ и связывается тиоэфирной связью с остатком цистеина в активном центре фермента β -кетоацил-синтаза I или II (FabB, FabF). Затем ацильная цепь присоединяется к малонил-АПБ с высвобождением молекулы CO_2 (Chan, Vogel, 2010). Далее образованная β -кетоацил-АПБ подвергается превращениям, описанным выше. Все четыре реакции циклически повторяются до образования насыщенной жирной кислоты необходимой длины (Jackowski et al., 1991; Nelson, Cox, 2008; Gago et al., 2011).

Описанные реакции отражают лишь общий принцип синтеза насыщенных жирных кислот у бактерий. Для синтеза ненасыщенных жирных кислот у разных бактерий имеются разные наборы ферментов. Например, у грамотрицательной *E. coli* под действием фермента β -гидроксиацил-АПБ дегидратазы (FabA) из β -гидроксидеканоил-АПБ образуется цис-3-деценоил-АПБ. Затем β -кетоацил-синтаза I (FabB) катализирует образование цис-5-додеценоил-АПБ. В конечном итоге после удлинения углеродной цепи основную массу ненасыщенных ЖК в *E. coli* составляют цис-9-гексадеценовая и цис-11-октадеценовая кислоты (Chan, Vogel, 2010). Грамположительные бактерии, например, *Streptococcus pneumoniae*, вместо фермента FabA содержат специфическую цис/транс изомеразу (FabM), которая катализирует образование цис-3-деценоил-АПБ из транс-2-деценоил-АПБ (Chan, Vogel, 2010). Дальнейшее конденсирование катализирует фермент FabF, вместо FabB. Некоторые бактерии содержат десатуразы, которые встраивают двойную связь в насыщенную ЖК уже после её синтеза. Например, *Bacillus subtilis* и *Pseudomonas aeruginosa* содержат мембран-связанный фермент (DesA), который встраивает двойную связь в положение $\Delta 5$ и $\Delta 9$, соответственно, в жирные кислоты фосфолипидов мембран (Aguilar et al., 2001; Zhu et al., 2006). Таким образом, разные группы бактерий имеют особенности в синтезе жирных кислот и способны синтезировать жирные кислоты, присущие только данной группе. В

настоящее время выделены маркерные жирные кислоты некоторых групп бактерий, широко распространённых в водных экосистемах (Таблица 1.1).

Таблица 1.1.

Маркерные жирные кислоты групп бактерий, обитающих в водных экосистемах.

Таксон, физиологическая группа	Маркерные жирные кислоты	Источник
Грамположительные	i15:0, ai15:0, 15:0, ai17:0, i17:1, ai17:1, 16:1n-9, 16:1n-5	Shaw, 1974 Komagata, Suzuki, 1988 Findlay, Dobbs, 1993 Navarrete et al., 2000 Wang et al., 2014
Грамотрицательные	Циклопропановые, 2- и 3-гидрокси кислоты (cy17:0, cy19:0, 3ОН-14:0) C16 и C18 мононенасыщенные ЖК, особенно транс18:1n-7	Shaw, 1974 Komagata, Suzuki, 1988 Wilkinson, 1988 Grogan, Cronan, 1997 Pages et al., 2015
Сульфатредуцирующие	10Me16:0, i17:0, i15:1n-7, i17:1n-7, cy17:0, 17:0, cy19:0, i19:1n-7, 16:1n-7, 18:1n-7	Findlay, Dobbs, 1993 Vainshtein et al., 1992 Colaco et al., 2007
Метанотрофные, Gammaproteobacteria (тип 1) и Alphaproteobacteria (тип 2)	цис 16:1n-8, транс 16:1n5, цис 16:1n-6, цис 18:1n-8+цис 18:1n-7	Bowman et al., 1993 Le Bodelier et al., 2009
Ацидофильно-термофильные	Омега-циклогексилундекановая и омега-циклогексилтридекановая кислоты	Oshima, Ariga, 1975 Komagata, Suzuki, 1988

СуЖК – циклопропановые ЖК; 10Me16:0 – 10-метилгексадекановая кислота

Для грамположительных бактерий характерны насыщенные жирные кислоты с нечётным числом атомов углерода, а также кислоты с разветвленной углеродной цепью, а именно изоациды с 14-18 атомами углерода и антеизоациды с 15-17 атомами углерода. Кроме того, грамположительные бактерии синтезируют моноеновые ЖК с прямой и разветвлённой цепями (Таблица 1.1).

Общепризнанными маркерными жирными кислотами грамотрицательных бактерий считаются циклопропановые жирные кислоты, транс-изомеры ненасыщенных жирных кислот, и жирные кислоты, содержащие гидроксильные

группы (Таблица 1.1). В частности, β -гидроксимиристиновая кислота является обязательным компонентом клеточной стенки грамотрицательных бактерий (Grogan, Cronan, 1997; Pages et al., 2015).

Ещё одна группа бактерий, синтез жирных кислот которой изучен достаточно подробно, это сульфатредуцирующие бактерии. Основными маркерами данной группы являются разветвлённые и циклопропановые кислоты с 17 и 19 атомами углерода, 10-метилгексадекановая кислота, и некоторые моноеновые жирные кислоты (Таблица 1.1). Известны маркеры для отдельных родов сульфатредуцирующих бактерий: 10Me16:0 используется как маркер рода *Desulfobacter*, а i17:1n-7, i15:1n-7, i19:1n-7 характерны для рода *Desulfovibrio* (Mancuso et al., 1990; Colaco et al., 2007). Схема синтеза маркерных жирных кислот в сульфатредуцирующих бактериях представлена на рисунке 1.2. Предшественником в синтезе разветвлённых ЖК является бутирил-КоА в то время как остальные ЖК синтезируются из ацетоацетил-КоА (Londry et al., 2004). Циклопропановые кислоты и 10-метилгексадекановая кислота синтезируются из соответствующих предшественников, связанных с фосфолипидами, встроенными в мембраны.

Метанотрофные бактерии, широко распространённые в донных отложениях водных экосистем, с точки зрения систематики принадлежат к двум типам: Proteobacteria и Verrucomicrobia. Тип Verrucomicrobia был описан недавно, поэтому жирнокислотный состав представителей этого типа изучен мало (Hedlund et al., 1997; Le Bodelier et al., 2009). В типе Proteobacteria выделяют Alphaproteobacteria и Gammaproteobacteria, которые различаются по жирнокислотному составу. Alphaproteobacteria, в основном, содержит C18 МНЖК, а Gammaproteobacteria – C16 МНЖК (Таблица 1.1). Несмотря на то, что ЖК состав протеобактерий хорошо изучен, новые редкие ЖК, характерные для отдельных родов данного типа, продолжают открывать и по сей день. Со временем эти ЖК тоже будут использованы, как маркерные. Например, род *Methylocystis*

синтезирует ранее не обнаруженные у протеобактерий жирные кислоты цис18:2n-7,12 и цис18:2n-6,12 (Le Bodelier et al., 2009). Синтез разветвлённой i17:1n-7 в анаэробных условиях может проходить по альтернативному пути за счёт удлинения 16:1n-7 (Londry et al., 2004).

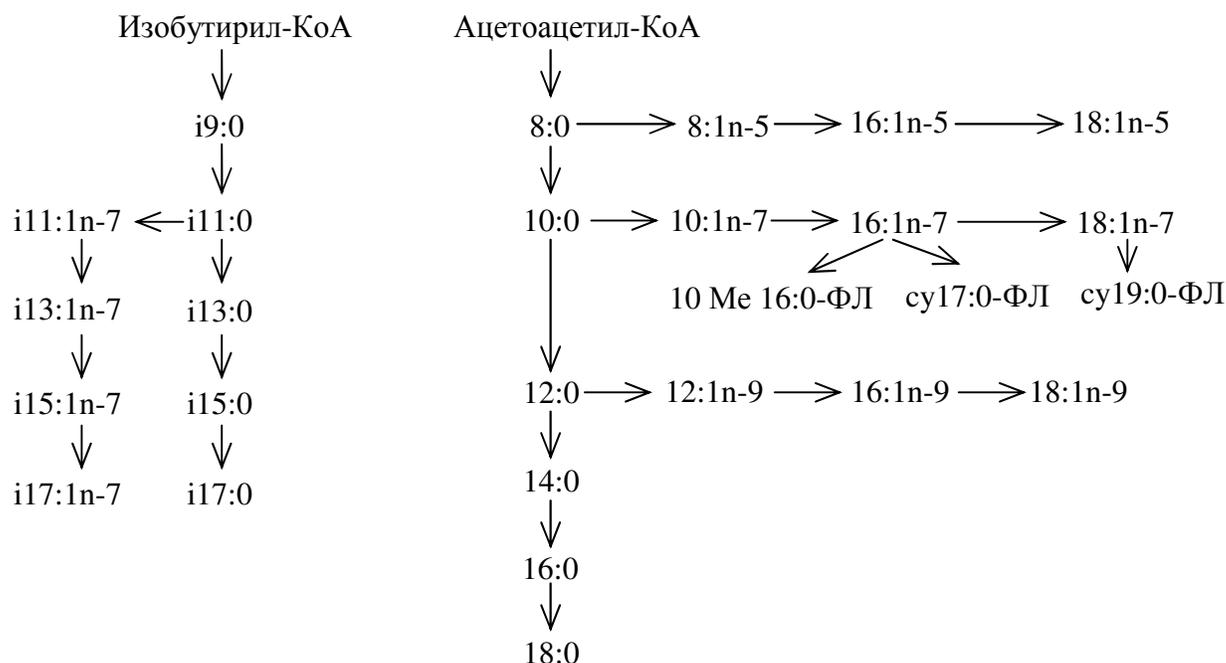


Рисунок 1.2. Схема синтеза жирных кислот в сульфатредуцирующих бактериях (по Londry et al, 2004 и Colaco et al., 2007.) ФЛ – фосфолипиды.

Ацидофильно-термофильные бактерии, обитающие в условиях высоких температур (45-70°C) и низких значений pH (2-5), адаптируются к условиям окружающей среды, в том числе за счёт содержания в мембране специфических жирных кислот. ЖК состав мембран этих бактерий, в основном состоит из двух кислот, а именно, омега-циклогексилундекановой и омега-циклогексилтридекановой, содержание которых может достигать 93% от суммы ЖК (Oshima, Ariga, 1975). В настоящее время омега-циклогексил ЖК считаются характерными для видов рода *Alicyclobacillus*, проявляющих положительную реакцию при окраске по Граму (Simbahan et al., 2004).

Железовосстанавливающие ацидофильно-термофильные актинобактерии характеризуются высоким содержанием i16:0, ai17:0, i18:0 (Itoh et al., 2011). Представители родов *Mycobacterium*, *Corynebacterium*, *Rhodococcus* и *Nocardia*, относящиеся к актиномицетам, в отличие от остальных бактерий, синтезируют специфические компоненты клеточной стенки – миколовые кислоты (относительно короткие ЖК – длина цепи 22-26 атомов углерода и длинные ЖК – 50-60 атомов углерода) (Erwin, 1973). Синтез миколовых кислот происходит за счёт конденсации более короткоцепочечных ЖК (Schweizer, Hofmann, 2004).

В семидесятых годах прошлого века было обнаружено, что бактерии способны синтезировать полиненасыщенные жирные кислоты *de novo* (Bell, Tocher, 2009). В настоящее время появляется все больше работ, подтверждающих эту находку. Бактерий, способных синтезировать длинноцепочечные ПНЖК, в основном обнаруживают в глубине океана, в условиях высокого давления и низких температур (Bergé, Barnathan, 2005; Okuyama et al., 2007). Предполагается, что бактерии синтезируют ПНЖК для адаптации клеточных мембран (гомеовискозная адаптация) к экстремальным условиям обитания (Nichols et al., 1993; Bergé, Barnathan, 2005; De Carvalho, Fernandes, 2010; Nogi, 2011). Способность синтезировать длинноцепочечные ПНЖК обнаружена у представителей нескольких родов гаммапротеобактерий, а именно *Shewanella*, *Moritella*, *Colwellia*, *Alteromonas*, *Photobacterium* и флавобактерий, а именно *Flexibacter*, *Psychroserpens*, *Cellulophaga*, *Pibocella* и *Polaribacter* (Nichols et al., 1993; Morita et al., 2005; Freese et al., 2009; Nogi, 2011; Bianchi et al., 2014). Эйкозапентаеновая (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновая (ДГК, 22:6n-3) кислоты используются в качестве маркеров при филогенетической классификации психрофильных и барофильных бактерий (Bergé, Barnathan, 2005; Freese et al., 2009; Nogi, 2011). Кроме того, некоторые симбиотические бактерии, например, *Shewanella* sp., и *Vibrio* sp., обнаруженные в кишечниках глубоководных рыб и беспозвоночных, синтезируют ПНЖК (Nichols, 2003; Patnayak, Sree, 2005;

Okuyama et al., 2007; Bell, Tocher, 2009). Бактериальный синтез ПНЖК может вносить существенный вклад в содержание физиологически ценных ПНЖК в биомассе животных. Например, Nichols (2003) обнаружил, что в глубоководных рыбах 14% ДГК и 30% ЭПК синтезировалось симбиотическими бактериями. Как правило, в бактериях обнаруживают либо ЭПК, либо ДГК. Вместе эти две кислоты не присутствуют ни в одном виде (Bell, Tocher, 2009).

C18 ПНЖК обычно отсутствуют в нефотосинтезирующих бактериях. Однако, Wang с коллегами (2014) обнаружили уникальный синтез 18:2n-6 и не идентифицированного изомера 18:2 в грамположительных психрофильных бактериях *Sporosarcina* sp. в ответ на увеличение давления. Предполагается, что у бактерий возможен аэробный, традиционный путь синтеза ПНЖК и анаэробный поликетидный путь (Monroig et al., 2013). Поликетидный путь кардинально отличается от аэробного метаболического пути синтеза ПНЖК, доминирующего у эукариот (Metz et al., 2001; Okuyama et al., 2007). При анаэробном пути образование двойных связей происходит вместе с удлинением цепи, а в аэробном пути сначала формируется насыщенная ЖК, например, 16:0, в которую затем встраивается первая двойная связь. Поликетидный путь синтеза ПНЖК представлен на рисунке 1.3. Для поликетидного пути синтеза ПНЖК необходимо 6 ферментов: 3-кетоацил синтаза (КС), 3-кетоацил-АПБ-редуктаза (КР), дегидраза (ДГ), еноил редуктаза (ЕР), дегидротазы/2-транс 3-цис изомеразы (ДГ/2,3И), дегидротазы/2-транс 2-цис изомеразы (ДГ/2,2И) (Monroig et al., 2013). В результате последовательных реакций под действием ферментов поликетидной синтазы формируется метиленпрерванная ацильная цепь с цис положением двойных связей (Kaulmann, Hertweek, 2002; Gemperlein et al., 2014). Основные n-3 ПНЖК поликетидного синтеза – 16:4n-3, 18:5n-3, 20:6n-3 и ДГК. В то время как 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-3 и ЭПК не синтезируются этим путём (Bell, Tocher, 2009). Возможно, это и объясняет, почему бактерии не содержат ЭПК и ДГК одновременно.

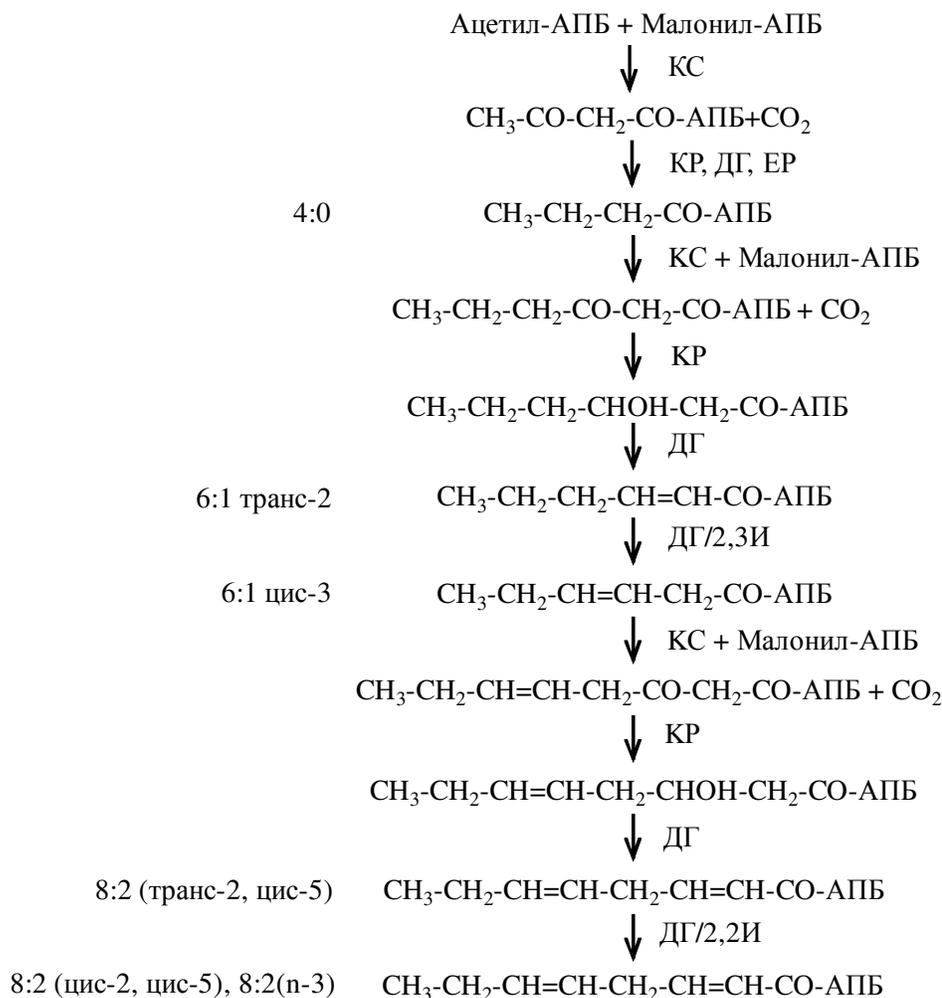


Рисунок 1.3. Схема поликетидного пути синтеза ПНЖК (по Metz et al., 2001; Bell, Tocher, 2009).

Жирные кислоты семейства n-6 могут быть синтезированы при некоторых изменениях в поликетидном синтезе: вместо образования 6:1n-3, образуется 6:0, а затем 8:1n-6 (Bell, Tocher, 2009). Постоянное открытие новых путей синтеза ЖК, в том числе, ПНЖК у бактерий, позволяет предположить, что далеко не всё в этой области понятно и известно. Вероятно, в ближайшем будущем будут обнаружены новые возможности этой разнообразной группы организмов.

Итак, разные таксономические группы бактерий содержат специфические жирные кислоты, которые, в комплексе с другими таксономическими признаками, используются при идентификации бактерий. Факторы окружающей среды и

различия в источниках энергии бактерий также оказывают существенное влияние на жирнокислотный состав бактерий. Высокое разнообразие специфических ЖК маркеров у этой группы организмов позволяет применять данные маркерные ЖК в исследованиях трофических взаимодействий в водных экосистемах. Признанными и широко используемыми ЖК маркерами бактериального органического вещества в водоемах являются: i13:0, ai13:0, 13:0, i15:0, ai15:0, 15:0, i17:0, ai17:0, 17:0, i17:1n-7, 18:1n-7.

1.1.2. Жирные кислоты фотосинтезирующих эукариот и прокариот

Синтез насыщенных жирных кислот у растений, как и у всех прокариот, происходит по второму типу, т.е. каждая реакция катализируется отдельным ферментом. Образование малонил-КоА катализируется пластидным и/или цитозольным ферментом ацетил-КоА карбоксилазой. Малонил-КоА, образованный под действием пластидных карбоксилаз, используется для синтеза ЖК *de novo*, в то время как цитозольные карбоксилазы формируют пул малонил-КоА для последующей элонгации ЖК (Mühlroth et al., 2013). В водорослях ацетил-КоА карбоксилазы могут присутствовать в гетеромерной или в гомомерной формах, в зависимости от происхождения пластид (Huerlimann, Heimann, 2013; Bellou et al., 2014). Например, в пластидах представителей Rhodophyta и Chlorophyta, кроме Prasinophyceae были обнаружены гетеромерные формы ацетил-КоА карбоксилазы, а в пластидах представителей Chromista, в частности Heterokontophyta и Haptophyta – гомомерные (Mühlroth et al., 2013; Bellou et al., 2014). У большинства растений ацетил-КоА карбоксилаза состоит из четырёх функциональных доменов: N-терминальная биотинкарбоксилаза, центральная ацетил-КоА карбоксилаза, C-терминальная α -карбоксилтрансфераза и β -карбоксилтрансфераза (Mühlroth et al., 2013). Представители Chromista не содержат β -карбоксилтрансферазу (Mühlroth et al., 2013). Ацетил-КоА карбоксилазы травянистых растений структурно объединены в

многофункциональные гомодимеры (Лось, 2014). Карбоксилирование считается лимитирующей стадией в синтезе жирных кислот. Ацетил-КоА карбоксилазы активируются светом, а ингибируются конечными продуктами реакций, например, олеиновой кислотой (Лось, 2014). После карбоксилирования следует цикл из последовательных реакций, подробно описанный в Главе 1.1.1. В каждом цикле происходит одновременное наращивание двух атомов углерода к углеродной цепи ЖК. Конечными продуктами кетоацил АПБ-синтаз у растений, в первую очередь, являются 16:0-АПБ и 18:0-АПБ. Затем, под действием ферментов пальмитоил(16)-АПБ-десатуразы и стеароил(18)-АПБ-десатуразы в 16:0-АПБ и 18:0-АПБ могут быть образованы первые цис-двойные связи между 9 и 10 атомами углерода с карбоксильного конца молекул (Лось, 2014).

Дальнейшее встраивание двойных связей в жирные кислоты происходит после включения ЖК в состав сложных липидов в хлоропластах (прокариотический путь) или в эндоплазматическом ретикулуме (эукариотический путь). При эукариотическом пути синтеза ЖК фермент тиоэстераза отщепляет от ацил-АПБ жирную кислоту, которая транспортируется через мембрану хлоропласта в цитоплазму. Тиоэстераза обладает наибольшим субстратным родством к олеил-АПБ, поэтому в цитоплазму преимущественно переносится олеиновая кислота. Затем микросомальные трансферазы встраивают ЖК в фосфолипиды эндоплазматического ретикулума и других мембран, где осуществляется дальнейшее увеличение количества двойных связей и длины цепи жирных кислот. Большая часть С16 ПНЖК синтезируется в хлоропластах, а С18 ПНЖК – на мембранах эндоплазматического ретикулума. У ряда растений более активны хлоропластные десатуразы, и, соответственно, в клетках образуется много С16 ПНЖК, занимающих *sn*-2 положение в глицеролипидах (Thompson, 1996). У растений с доминированием микросомальной десатурации ЖК, наоборот, преобладают С18 ПНЖК, занимающие *sn*-1 положение (Mühlroth et al., 2013). У большинства эукариотических водорослей прокариотический путь встраивания

двойных связей в ЖК является основным, тогда как у многих высших растений преобладает эукариотический путь. Ферменты, расположенные в разных органеллах, проявляют разную активность в зависимости от субстрата, от положения молекулы ЖК на глицериновом основании полярного липида (*sn* положение) и от строения полярной части липида (Wada et al., 1993; Лось, 1997; Los, Murata, 1998; Mühlroth et al., 2013).

Крупные таксономические группы фотосинтезирующих организмов отличаются набором ферментов, десатураз и, следовательно, синтезируют разные жирные кислоты (Napolitano, 1999; Gugger et al., 2002; Dijkman, Kromkamp, 2006; Petkov, Garcia, 2007; Kelly, Scheibling, 2012). Среди жирнокислотных профилей разных таксонов фотосинтезирующих эукариот и прокариот были определены отдельные жирные кислоты или целые наборы ЖК, которые являются специфичными только для определённого таксона. В настоящее время эти жирные кислоты широко используются для исследований трофических взаимодействий в водных экосистемах. Маркерные жирные кислоты наиболее распространённых таксонов водорослей приведены в таблице 1.2.

Цианобактерии или сине-зелёные водоросли (Cyanophyta), являющиеся фотосинтезирующими прокариотами, в отличие от большинства нефотосинтезирующих бактерий способны синтезировать ПНЖК с 18 атомами углерода (Tocher et al., 1998). ЖК с длиной цепи более 18 углеродных атомов у цианобактерий обнаружены не были. В целом жирнокислотный профиль у цианобактерий включает 18:0, 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:3n-6, 18:4n-3 и в следовых количествах 14:0, 14:1n-5, 16:0, 16:1n-7, 16:2n-4 (Ahlgren et al., 1992; Лось, 2014). Классически по составу ЖК выделяют 4 группы Cyanophyta (Kenyon et al., 1972; Murata et al., 1992; Cohen et al., 1995a; Лось, 2014). Первая группа цианобактерий содержит десатуразу $\Delta 9$ и поэтому синтез ЖК ограничивается насыщенными и мононенасыщенными ЖК, а именно 16:0, 16:1n-7, 18:1n-9 (Рисунок 1.4).

Таблица 1.2.

Маркерные жирные кислоты фотосинтезирующих эукариот и прокариот, обитающих в водных экосистемах.

Таксон, физиологическая группа	Маркерные жирные кислоты	Источник
Прокариоты		
Суанобактерия	18:2n-6, 18:3n-3 и 18:3n-6	Ahlgren et al., 1992 Desvillettes et al., 1997 Gugger et al., 2002
Эукариоты		
Chlorophyta	18:2n-6, 18:3n-3, C16 ПНЖК семейства n-3 и n-6 (16:2n-6, 16:3n-3, 16:4n-3)	Ahlgren et al., 1992 Viso, Marty, 1993 Napolitano, 1999 Petkov, Garcia, 2007 Kelly, Scheibling, 2012
Euglenophyta	15:3n-1, 15:4n-3, 17:2n-7, 17:2n-5, 17:3n-2, 20:2n-6, 20:3n-6, 22:4n-6	Taipale et al., 2013
Dinophyta	18:5n-3 > 18:3n-3, 18:5n-3, 20:5n-3, 22:6n-3	Napolitano, 1999 Bergé, Barnathan, 2005 Kelly, Scheibling, 2012
Heterokontophyta		
Bacillariophyceae	16:1n-7/16:0 > 1, 14:0, C16 ПНЖК семейства n-7, n-4, n-1 (16:2n-7, 16:2n-4, 16:3n- 4, 16:4n-1), 20:5n-3	Leveille et al., 1997 Shin et al., 2000 Najdek et al., 2002 Dijkman, Kromkamp, 2006 Kelly, Scheibling, 2012 Prato et al., 2012
Chrysophyceae	14:0, 16:1n-7, 18:1n-7, 18:4n-3, 20:5n-3, 22:5n-6, 22:6n-3	Ahlgren et al., 1992 Desvillettes et al., 1997 Taipale et al., 2013
Phaeophyceae	18:4n-3, 20:4n-6, 20:5n-3	Bergé, Barnathan, 2005 Kelly, Scheibling, 2012
Cryptophyta	Одновременное присутствие 18:3n-3 и 18:4n-3; 20:5n-3 и 22:6n-3	Desvillettes et al., 1997 Guevara et al., 2011 Brett et al., 2009 Taipale et al., 2013
Rhodophyta	20:4n-6, 20:5n-3	Kelly, Scheibling, 2012
Haptophyta	18:4n-3, 22:6n-3, 22:5ω6	Milke et al., 2004 Lang et al., 2011
Tracheophyta	18:2n-6, 18:3n-3, 20:0, 22:0, 24:0, 26:0	Kelly, Scheibling, 2012

К этой группе относятся *Anacystis (Synechococcus) nidulans* (Tocher et al., 1998; Gugger et al., 2002), *Mastigocladus laminosus*, *Synechococcus lividus*, *Synechococcus vulcanus*, *Prochlorothrix hollandica* (Лось, 2014). Вторая группа содержит десатуразы $\Delta 9$, $\Delta 12$ и $\omega 3$. Представители второй группы, а именно, *Plectonema boryanum*, *Nostoc muscorum*, *Anabaena variabilis*, *Gloeobacter violaceus* и некоторые другие виды родов *Anabaena* и *Oscillatoria* способны синтезировать 18:1n-9, 18:2n-6 и α -линоленовую кислоту – 18:3n-3 (Рисунок 1.4) (Ahlgren et al., 1992; Лось, 2014). Представители третьей группы содержат десатуразы $\Delta 9$, $\Delta 12$ и $\Delta 6$. Отличительной ПНЖК третьей группы цианобактерий является γ -линоленовая кислота – 18:3n-6, содержание которой может достигать 30% от общей суммы ЖК (Сущик и др., 1999; Bellou et al., 2014). К третьей группе относятся *Phormidium laminosum* (Лось, 2014), виды родов *Arthrospira (Spirulina)* (Сущик и др., 1999; Лось, 2014), *Synechocystis* (Muhling et al., 2005; Lang et al., 2011; Лось, 2014) и *Microcystis aeruginosa* (Gugger et al., 2002; Yang et al., 2016). У представителей четвёртой группы было обнаружено наличие $\Delta 9$, $\Delta 12$, $\Delta 6$ и $\omega 3$ десатураз, что позволяет им синтезировать не только 18:1n-9, 18:2n-6, α -линоленовую и γ -линоленовую кислоты, а также делает возможным синтез стеариδοновой кислоты – 18:4n-3 (Рисунок 1.4) (Kenyon et al., 1972; Harwood, Jones, 1989; Gugger et al., 2002; Лось, 2014). Стеариδοновая кислота была обнаружена у небольшого числа видов, например, *Tolypothrix* sp., *Tolypothrix tenuis*, *Anacystis (Synechococcus)* sp. и *Synechocystis* sp. (Maslova et al., 2004; Лось, 2014). Некоторые авторы выделяют ещё одну группу цианобактерий, которая содержит десатуразы $\Delta 9$ и $\Delta 12$, что позволяет представителям этой группы (некоторые виды р. *Nostoc*) синтезировать диеновую 18:2n-6, а также насыщенные и моноеновые жирные кислоты (Ahlgren et al., 1992; Cohen et al., 1995a). Несмотря на большую вариабельность ЖК состава цианобактерий, в гидробиологических исследованиях основными ЖК маркерами этой группы принято считать C18 диен и триены (Таблица 1.2).

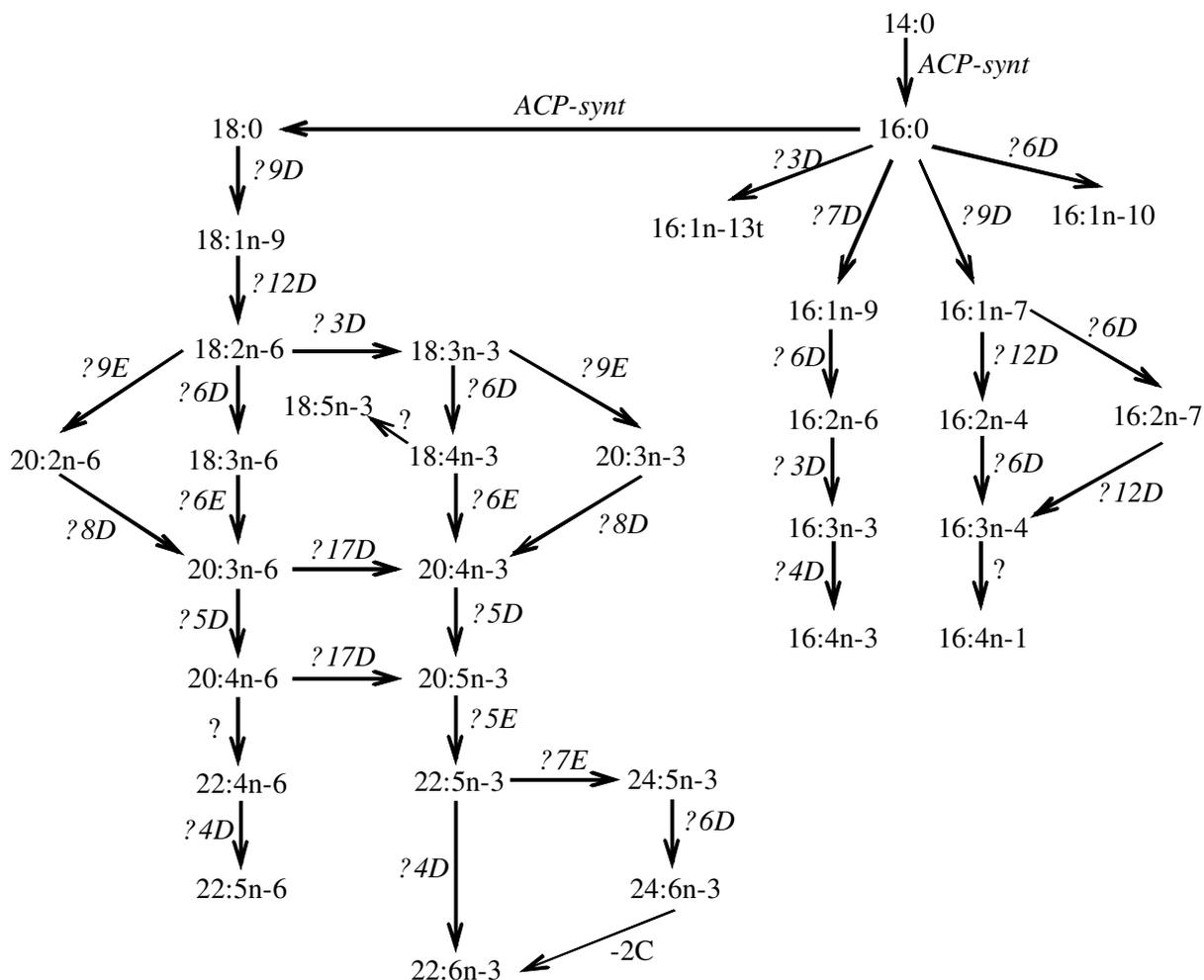


Рисунок 1.4. Возможные пути биосинтеза основных ЖК у фотосинтезирующих организмов (цианобактерий, водорослей, высших растений). На стрелках обозначены соответствующие ферменты: ACP-synt – АПБ-синтаза, ΔxD – десатураза, специфичная к положению от карбоксильного конца, ωxD – десатураза, специфичная к положению от метильного конца молекулы, ΔxE – элонгаза, специфичная к ЖК с двойной связью в данном положении, -2C – пероксисомальный комплекс, ответственный за β -окисление (по Лось, 2014; Heinz, 1993; Wada et al., 1993; Harwood, 1996; Los, Murata, 1998; Tocher et al., 1998; Domergue et al., 2002; Guschina, Harwood, 2006; Chi et al., 2008; Dolch, Maréchal, 2015).

Зелёные водоросли (Chlorophyta) синтезируют жирные кислоты семейств n-3 и n-6, в основном с 16 и 18 атомами углерода. У большинства видов среди ПНЖК доминируют 18:3n-3, 18:2n-6 и 16:4n-3 (Thompson, 1996; Tang et al., 2001; Bellou et al., 2014; Gubelit et al., 2015). Для зелёных водорослей не характерно синтезировать жирные кислоты с длиной цепи выше 18 атомов углерода. Однако некоторые авторы отмечают наличие значительного количества длинноцепочечных ПНЖК у представителей этого таксона. Возможно разные классы Chlorophyta могут сильно различаться по ЖК составу. В видах, относящихся к Prasinophyceae, обнаруживают нехарактерные для зелёных водорослей 18:4n-3, 20:5n-3 и 22:6n-3, а виды, принадлежащие к Trebouxiophyceae и Chlorophyceae, имеют стандартный для зелёных водорослей ЖК состав (Dijkman, Kromkamp, 2006). Известно, что *Botryococcus braunii*, относящийся к классу Trebouxiophyceae, способен синтезировать ЖК с углеродными цепями до 30 атомов (Desvillettes et al., 1997). An с соавторами (2013) обнаружили высокое содержание 20:3 и 20:5n-3 в зелёной водоросли *Chlamydomonas* sp., изолированной из антарктического льда и содержащейся в условиях высокой солёности (16-128‰). Некоторые авторы обнаружили невысокое содержание 20:5n-3 и других C20 ПНЖК во многих пресноводных и морских видах одноклеточных зелёных водорослей, таких как, *Chlorella vulgaris*, *Chlorella minutissima*, *Chlorella saccharophila*, *Chlorella* sp., *Parietochloris incisa* (Petkov, Garcia, 2007; Lang et al., 2011). В многоклеточных зелёных водорослях, например, *Ulva lactuca*, *Ulva* sp., *Caulerpa taxifolia* тоже были обнаружены 20:5n-3 и другие длинноцепочечные ПНЖК (van Ginneken et al., 2011; Serviere-Zaragoza et al., 2015). В антарктических и арктических многоклеточных зелёных водорослях (*Lambia antarctica* и *Prasiola crispa*) содержание ЭПК достигало 5% и 8%, соответственно (Graeve et al., 2002). Обнаружение таких нехарактерных для зелёных водорослей жирных кислот может быть связано с ошибочным определением видов и отнесением их к Chlorophyta (Trebouxiophyceae и Chlorophyceae), с контаминацией исследуемых проб

микроводорослей, или с наличием на поверхности таллома зелёных водорослей прикрепленных диатомей или других водорослей, содержащих длинноцепочечные ПНЖК, или с ошибкой идентификации при хроматографии по временам удерживания при отсутствии масс-спектрометрического детектора (Petkov, Garcia, 2007; Gubelit et al., 2015). Классическими маркерными ЖК зелёных водорослей принято считать С16 и С18 ПНЖК семейств n-3 и n-6 (Таблица 1.2).

Эвгленовые водоросли (Euglenophyta) содержат самое большое число специфических ЖК. Это и короткоцепочечные ЖК, например, 15:3n-3 15:3n-1, 15:4n-3, 17:3n-2, 17:2n-7, 17:2n-5, и длинноцепочечные, например, 20:4n-3, 20:2n-6, 20:3n-6, 22:4n-6 (Taipale et al., 2013). Однако доминируют в этих водорослях 16:0, 18:3n-3 и 20:5n-3, каждая из которых составляет около 10% от всех ЖК (Erwin, 1973; Taipale et al., 2013). Кроме того, в Euglenophyta обнаруживают существенное содержание 18:2n-6, 18:4n-3, 20:4n-6, 16:4n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3 (Erwin, 1973; McLachlan et al., 1999; Taipale et al., 2013). Taipale с соавторами (2013) предложили использовать в качестве ЖК маркеров эвгленовых водорослей необычные для водорослей С15, С17, С20 и С22 полиены (Таблица 1.2).

Динофитовые водоросли (Dinophyta) богаты 16:0, 18:0, 18:1n-9, 20:5n-3 и 22:6n-3 (Kelly, Scheibling, 2012). Кроме того, в их ЖК составе часто доминируют С18 ПНЖК, 18:5n-3 и 18:4n-3 (Ahlgren et al., 1992; Desvillettes, 1997; Dorantes-Arando et al., 2009). Высокие значения отношения 18:5n-3 к 18:3n-3 соотносят с доминированием динофитовых водорослей (Bergé, Barnathan, 2005). Жирные кислоты 18:5n-3 и 22:6n-3 используют в качестве основных маркеров динофитовых (Таблица 1.2). В фосфолипидах двух видов динофитовых водорослей рода *Gymnodinium* были обнаружены необычные длинноцепочечные ПНЖК: 28:7n-6 и 28:8n-3, содержание которых достигало 2.2% от общей суммы ЖК (Bergé, Barnathan, 2005). Биосинтез данных ЖК изучен недостаточно, возможно, их предшественниками являются 22:6n-3 и 24:0 (Mansour et al., 1999; Leblond, Chapman, 2000). С другой стороны, предполагается, что синтез этих

длинноцепочечных ПНЖК, как и 18:5n-3, и 22:6n-3 происходит у динофитовых путём поликетидного синтеза (Monroig et al., 2013).

Диатомовые водоросли (Bacillariophyceae) синтезируют большое количество специфических жирных кислот (Таблица 1.2). Среди ПНЖК самое высокое процентное содержание у диатомей отмечено для эйкозапентаеновой кислоты (20:5n-3), которое может достигать 30% от суммы ЖК (Caramujo et al., 2008; Breuer et al., 2013; Bellou et al., 2014). Среди С16 ПНЖК диатомеи синтезируют кислоты семейств n-7, n-4 и n-1 (Рис.1.4). По данным Taipale с соавторами (2013) ЖК 16:2n-7 была обнаружена только у диатомовых водорослей. Отдельные виды и роды диатомей, так же как и представители других крупных таксонов водорослей, имеют характерные особенности жирнокислотного состава. Виды рода *Cyclotella* отличаются низким содержанием 20:5n-3, но богаты 16:1n-7 и 16:4n-1 (Müller-Navarra, 1995б). Для природной популяции *Cyclotella* sp. из вдхр. Бугач в летний период были характерны 14:0, 16:1n-7 и С16 ПНЖК, в то время как ЭПК практически полностью отсутствовала (Сущик и др., 2002). Подобное низкое содержание ЭПК было обнаружено у представителей родов *Fragilaria* и *Synedra* (Graham et al., 2012). Низкое содержание ЭПК (~1-3%) и экстремально высокое содержание 14:0 (~60-80%) было обнаружено у представителя другого рода – *Chaetoceros muelleri* (Chen, 2012). Однако Milke с соавторами (2004), изучая *C. muelleri*, не обнаружили таких нетипичных для диатомей значений 14:0 и ЭПК. По их данным этот вид содержал 12.7% 14:0 и 12.0% ЭПК (Milke et al., 2004). Центрические (*Skeletonema marinoi*, *Thalassiosira weissflogii*) и пеннатная (*Phaeodactylum tricornutum*) диатомеи в составе галактолипидов в основном содержали 20:5n-3 и 16:3n-4, в меньших количествах 16:1n-7, 16:4n-1, 16:2n-7, 20:4n-6 и 14:0, и совсем не имели С18 ПНЖК (Dodson et al., 2013). В то же время в составе галактолипидов других пеннатных диатомей *Navicula perminuta* и *Haslea ostrearia* доминировали 16:3n-4, 18:2n-6 и 18:3n-3 (Dodson et al., 2013). Впрочем, другие авторы, наоборот, обнаружили С18 ПНЖК в *P. tricornutum* и низкое

содержание или полное отсутствие ЭПК в *T. weissflogii* (Lang et al., 2011). Однако по данным Milke et al (2004) *T. weissflogii* содержала 16.2% ЭПК. Виды родов *Cyclotella*, *Asterionella*, *Stephanodiscus* и *Synedra* синтезируют специфическую С18 ПНЖК 18:4n-4 (Taipale et al., 2013). Возможно, столь высокая вариабельность ЖК состава у некоторых видов диатомовых водорослей вызвана влиянием экологических факторов. Однако подтверждения данной гипотезы не было обнаружено в доступной литературе. В целом, у большинства видов диатомовых водорослей С18 ПНЖК являются минорными или полностью отсутствуют, а в качестве основных маркеров диатомей используют 14:0, С16 ПНЖК семейства n-7, n-4, n-1 и 20:5n-3 (Таблица 1.2).

У золотистых водорослей (Chrysophyceae) отмечают высокую вариабельность ЖК состава в зависимости от видовой принадлежности и местообитания. Пресноводные золотистые микроводоросли (*Ochromonas danica*, *Ochromonas malhamensis*, *Poteriochromonas stipitata*) синтезируют в большом количестве ЖК семейства n-3 и n-6 (18:3n-3, 18:4n-3, 20:5n-3, 18:3n-6, 20:3n-6, 20:4n-6). Вид *O. danica*, кроме перечисленных ЖК, синтезирует С22 ПНЖК (22:4n-6 и 22:5n-6). Морские виды Chrysophyceae, в отличие от пресноводных, бедны жирными кислотами семейства n-6, в частности, 18:2n-6 и 18:3n-6 (Cobelas, Lecharo, 1989). Taipale с соавторами (2013) обнаружили большую вариабельность в составе С20 ПНЖК у разных видов золотистых. Среди исследуемых родов *Dinobryon*, *Mallomonas* и *Synura* 20:3n-3 была обнаружена только в *Dinobryon*, 20:5n-3 и 20:4n-6 – только в *Mallomonas*, а 20:3n-6 – только в *Synura* (Taipale et al., 2013). В целом ЖК состав Chrysophyceae сходен с ЖК составами диатомовых, криптофитовых и красных водорослей (Taipale et al., 2013). Однако всё же и для этого класса выделяют свои маркерные ЖК (Таблица 1.2).

Криптофитовые водоросли (Cryptophyta) обладают высоким содержанием 18:4n-3: 12% по данным Guevara с соавторами (2011), и до 18% по данным Кравчук и др. (2014). В полярных липидах доля 18:4n-3 может составлять 34%

(Dijkman, Kromkamp, 2006). Среди доминирующих ЖК у криптофитовых выделяют 18:3n-3, 20:5n-3 и 22:6n-3 (Guevara et al., 2011; Brett et al., 2009; Taipale et al., 2013; Кравчук и др., 2014). Характерной особенностью этих водорослей является очень низкое содержание остальных С20 и С22 ПНЖК и высокие значения соотношения n-3/n-6 (например, 17/1, 22/1) (Brett et al., 2009). Отдельные виды, обладают высоким содержанием линоленовой кислоты. Например, *Rhodomonas salina* содержала 10-12% 18:2n-6 (Guevara et al., 2011). Высокое содержание 18:2n-6 также было обнаружено в *Cryptomonas pyrenoidifera*, *Cryptomonas obovoidea* и *Cryptomonas ovata*, однако эти виды имели относительно низкое для криптофитовых содержание 18:4n-3, 6-7% (Taipale et al., 2013). Известно, что морские виды Cryptophyta содержат в полтора раза меньше ЭПК и в два раза больше ДГК, чем пресноводные (Brett et al., 2009). В гидробиологических исследованиях маркерами криптофитовых водорослей принято считать одновременное присутствие 18:3n-3, 18:4n-3, 20:5n-3 и 22:6n-3 (Таблица 1.2).

Бурые водоросли (Phaeophyceae) преимущественно морские обитатели, однако среди них есть виды, которые могут обитать и в пресных водах. Бурые водоросли относятся к немногочисленной группе водорослей, обладающих высоким содержанием 20:4n-6. Кроме того, в их ПНЖК составе преобладают 18:4n-3, 20:5n-3 и 18:3n-3 и, как правило, отсутствуют С22 ПНЖК (Bergé, Barnathan, 2005; van Ginneken et al., 2011; Galloway et al., 2012; Kelly, Scheibling, 2012; Dethier et al., 2013; Chen et al., 2016). Однако некоторые виды, например, *Durvillaea antarctica*, *Ecklonia radiata*, *Fucus serratus*, виды рода *Sargassum*, не богаты 18:4n-3 (van Ginneken et al., 2011; McLeod et al., 2013; Chen et al., 2016).

Красные водоросли (Rhodophyta), как и бурые, обитатели, прежде всего морских экосистем. Поскольку в данной работе присутствовали и солоноватоводные водоёмы, то кратко рассмотрим ЖК состав и этого таксона. Красные водоросли характеризуются высоким содержанием 20:4n-6 (5.3-52.9%), 20:5n-3 (0.2-59%) и 16:0 (~30-40%) (Bergé, Barnathan, 2005; Dijkman, Kromkamp

2006; van Ginneken et al., 2011; Kelly, Scheibling, 2012; Serviere-Zaragoza et al., 2015). В целом ЖК состав красных водорослей сходен с ЖК составом бурых водорослей. Основной отличительной особенностью является значительно более низкое содержание всех С18 ПНЖК, особенно, 18:4n-3 в красных водорослях по сравнению с бурыми (Graeve et al., 2002; Bergé, Barnathan, 2005; Galloway et al., 2012; Dethier et al., 2013). В некоторых красных водорослях были обнаружены специфические кислоты, которые тоже могут быть использованы для видовой идентификации этих водорослей. Например, в *Gracilaria asiatica* обнаружили метаболиты арахидоновой кислоты, такие как, гидрокситетраеновые кислоты, а в *Schyzimenia dubyi* обнаружили метокси-ЖК, а именно 9-MeO-15:0, 9-MeO-17:0, 13-MeO-21:0 и 15-MeO-23:0 (Bergé, Barnathan, 2005).

Другие обитатели морских вод, Haptophyta, обладают высоким содержанием 18:4n-3, 20:5n-3 и 22:6n-3, например, *Pavlova lutheri*, *Pavlova* sp. или 18:4n-3 и 22:6n-3, и не содержат ЭПК, например, представитель кокколитофорид *Emiliana huxleyi* (Milke et al., 2004; Lang et al., 2011). Кроме того, гаптофитовые водоросли могут в значительных количествах содержать другие длинноцепочечные ПНЖК, например, 22:5n-6 (Milke et al., 2004; Armada et al., 2013).

Высшие водные растения (Tracheophyta) играют важную роль в пищевых цепях литорали, являясь пищей для гидробионтов напрямую или в разрушенном состоянии в виде детрита (Hall et al., 2006). Аналогично зелёным водорослям, ПНЖК сосудистых растений в основном представлены двумя жирными кислотами – 18:2n-6 и 18:3n-3, которые являются неотъемлемой составляющей фотосинтетических мембран эукариот (Розенцвет и др., 2002; Kharlamenko et al., 2001; Dalsgaard et al., 2003; Richoux, Froneman, 2008; Hanson et al., 2010; Galloway et al., 2012; Kelly, Scheibling, 2012; Twining et al., 2015). Процентное содержание этих ЖК в высших растениях, в среднем, выше, чем в зелёных водорослях (Kelly, Scheibling, 2012). Помимо линолевой и α -линоленовой кислот, характерными кислотами высших растений являются длинноцепочечные насыщенные ЖК с

чётным числом атомов углерода (20:0, 22:0, 24:0, 26:0), как правило, входящие в состав восков кутикулы растений (Shorland, 1963; Kelly, Scheibling, 2012). Процентное содержание ЖК в разных тканях растений может существенно варьировать (Kharlamenko et al., 2001). Например, основной кислотой в маслах семян зачастую является линолевая кислота, которая может достигать 70% от суммы ЖК. В листьях содержание линолевой кислоты значительно ниже ~ 15-18%, в то время как содержание α -линоленовой кислоты в листьях высокое 40-70% (Shorland, 1963; Kharlamenko et al., 2001).

Таким образом, разные таксономические группы водных фотосинтезирующих организмов содержат специфические жирные кислоты, которые широко используются в качестве маркеров этих таксонов в исследованиях трофических взаимодействий в водных экосистемах.

1.1.3. Жирные кислоты пресноводных беспозвоночных и некоторых других нефотосинтезирующих эукариот

Синтез жирных кислот у нефотосинтезирующих эукариот осуществляется по первому типу, при котором все ферменты объединены в один или два мультиферментных комплекса. В свою очередь первый тип синтеза ЖК, в зависимости от строения ферментов, подразделяют на тип 1а, обнаруженный в грибах и некоторых бактериях и 1б, обнаруженный у млекопитающих (Chan и Vogel, 2010). Насыщенные ЖК, большей частью 16:0 и 18:0, у животных синтезируются в цитозоле клетки на АПБ. Последующая элонгация осуществляется в митохондриях, а десатурация - в эндоплазматическом ретикулуме в аэробных условиях (Lehninger et al., 1993; Chan, Vogel, 2010). Десатуразы грибов и животных относятся к классу ацил-КоА-десатураз, которые встраивают двойные связи в жирные кислоты, связанные с коэнзимом А (Лось, 2014). Животные содержат Δ^9 десатуразу, которая позволяет синтезировать 18:1n-9. У животных вторая двойная связь образуется между первой двойной связью и

карбоксильным концом молекулы, в то время как у растений наоборот: между первой двойной связью и метильным концом молекулы (Parrish, 2009). Практически все животные, за исключением единичных видов простейших, насекомых и других беспозвоночных, не содержат $\Delta 12$ и $\Delta 15$ ($\omega 3$) десатураз, необходимых для синтеза $18:2n-6$ и $18:3n-3$ из $18:1n-9$ (Tocher et al., 1998; Lauritzen et al., 2001; Лось, 2014). Кроме того, животные не способны конвертировать ЖК семейства $n-3$ и $n-6$ друг в друга (Лось, 2014). Следовательно, для большинства животных $18:3n-3$ и $18:2n-6$ являются незаменимыми ЖК, поступающими из пищи. Под действием ряда ферментов из этих ЖК могут быть синтезированы длинноцепочечные ПНЖК (Рисунок 1.5). Десатуразы $\Delta 6$ и $\Delta 5$ осуществляют синтез $22:4n-3$ и $22:5n-3$ в гладком эндоплазматическом ретикулуме, причем $\Delta 6$ десатураза является ферментом, лимитирующим скорость всего процесса синтеза. Механизм синтеза $22:5n-6$ и $22:6n-3$ изучен недостаточно. Традиционно предполагается, что сначала происходит элонгация до $24:4n-6$ и $24:5n-3$ с последующей десатурацией $\Delta 6$ десатуразой в $24:5n-6$ и $24:6n-3$. Затем, в пероксисомах происходит укорочение цепи до $22:5n-6$ и $22:6n-3$. Данный путь известен в литературе как путь Шпрехера (Tocher et al., 1998; Sprecher, 2000; Lauritzen et al., 2001; Von Elert, 2002). Собственный синтез длинноцепочечных ПНЖК животными, в значительной степени, зависит от таксономической принадлежности животного и типа его питания. Жирные кислоты $20:4n-6$, $20:5n-3$ и $22:6n-3$, поступающие с пищей, как правило, ингибируют образование собственных ПНЖК. Такое ингибирование происходит на уровне регуляции синтеза десатураз и элонгаз и экспрессии соответствующих генов (Lauritzen et al., 2001). Скорость собственного синтеза $20:5n-3$, $22:6n-3$ и $20:4n-6$ (ЭПК, ДГК и АРК, соответственно, см. список сокращений) у животных недостаточна для обеспечения физиологических потребностей организма. И как следствие, ЭПК, ДГК и АРК являются частично незаменимыми для животных, например, для дафний (Müller-Navarra, 1995a; Brett, Müller-Navarra, 1997; Weers, Gulati, 1997).

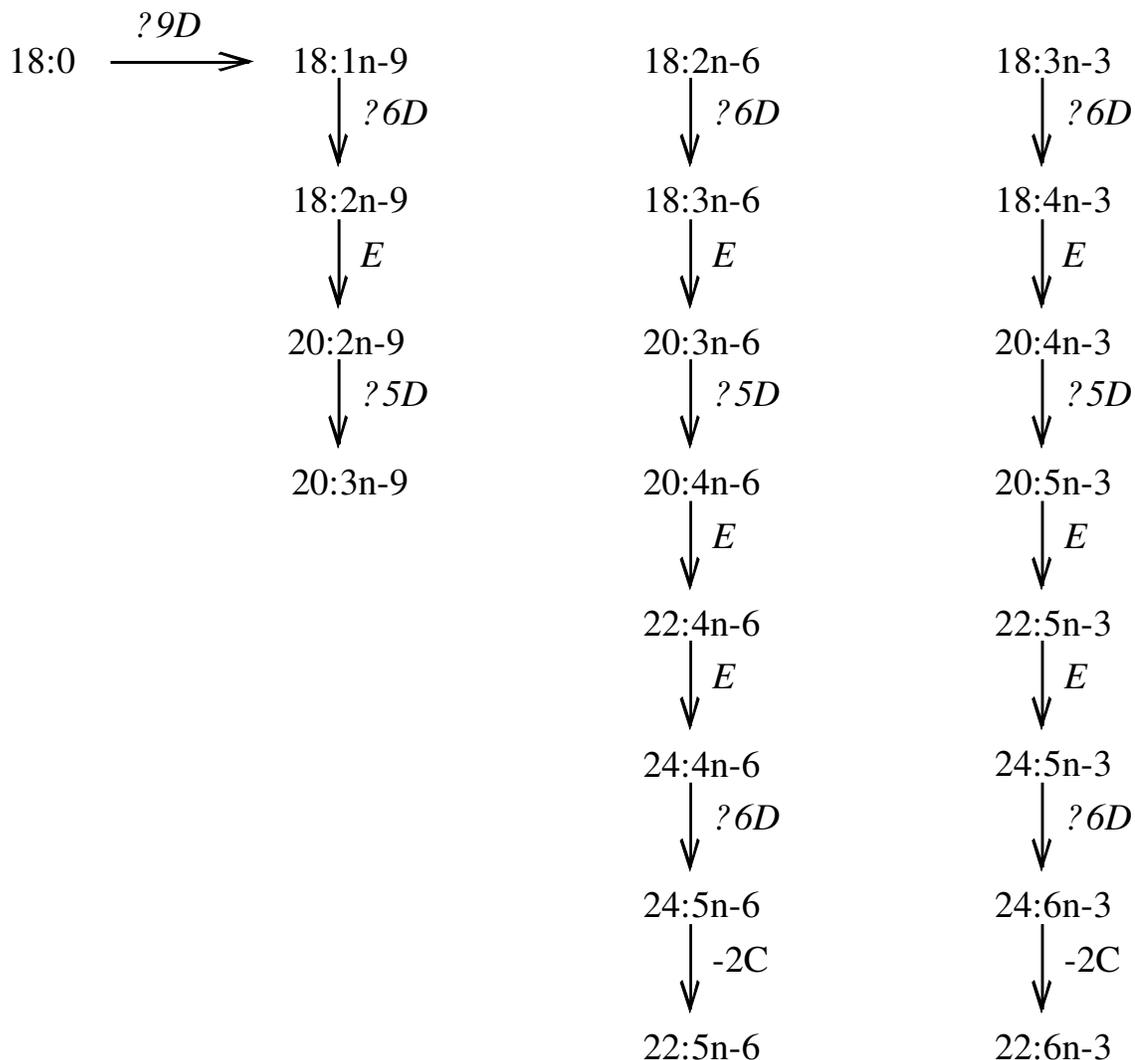


Рисунок 1.5. Пути биосинтеза С 20 и С22 ПНЖК семейств n-3, n-6 и n-9 из С18 предшественников у животных. На стрелках обозначены соответствующие ферменты: ΔxD – десатураза, специфичная к положению от карбоксильного конца, E – элонгаза, $-2C$ – пероксисомальный комплекс, ответственный за β -окисление (по Park et al., 2009; Bell, Tocher, 2009; Лось, 2014).

У консументов второго и последующих порядков, в отличие от консументов первого порядка, ЭПК, ДГК и АРК практически не синтезируются (Ahlgren et al., 1994; Sargent et al., 1995; Anderson, Pond, 2000; Voersma, Stelzer, 2000; Becker, Voersma, 2003, 2005). При недостаточном поступлении ПНЖК с пищей у

животных из 18:1n-9 формируется кислота 20:3n-9, поэтому высокие концентрации 20:3n-9 могут свидетельствовать о дефиците незаменимых ПНЖК (Lauritzen et al., 2001).

Таким образом, наличие тех или иных ферментов в живых организмах обуславливает возможность синтеза определённых ЖК. Разные таксономические группы животных различаются набором ферментов, поэтому далее мы рассмотрим особенности синтеза и состава ПНЖК у разных таксонов нефотосинтезирующих эукариот.

Жирнокислотный состав грибов весьма разнообразен. Некоторые грибы, например, *Saccharomyces cerevisiae*, как и другие дрожжи, обладают очень скромным набором ферментов и синтезируют только насыщенные и Δ^9 мононенасыщенные ЖК (Лось, 2014). Другие грибы, напротив, обладают широким спектром элонгаз и десатураз. Например, виды рода *Mortierella* содержат целый набор элонгаз, которые удлиняют ненасыщенные ЖК (16:1, 18:2 и 18:3) и насыщенные ЖК вплоть до цепей с 24 атомами углерода (Лось, 2014). В грибах были обнаружены Δ^9 , Δ^6 , Δ^5 , Δ^4 , Δ^{17} , $\Delta^{12/15}$ десатуразы, которые позволяют синтезировать С18 и С20 ПНЖК, например, 18:2n-6, 18:3n-6, 20:3n-6, 20:4n-6, 20:5n-3 (Erwin, 1973; Лось, 2014). В литературе имеется лишь небольшое число работ, посвящённых ЖК составу водных грибов. Учитывая высокую вариабельность ЖК состава этих организмов, очевидно, что многие виды и роды будут сильно отличаться набором ЖК, и дать общую характеристику ЖК состава грибов, обитающих в водных экосистемах, не представляется возможным. Известно, что гифомицеты, например, *Alatospora acuminata*, *Heliscus lugdunensis*, *Tricladium chaetocladium*, обитающие в детрите, синтезируют в значительных количествах С18 ПНЖК семейств n-3 и n-6. Содержание 18:3n-3 в этих грибах достигает 15%, а 18:2n-6 – 30% от общих ЖК (Arce Funck et al., 2015). Для беспозвоночных, питающихся детритом, который, как правило, беден

незаменимыми жирными кислотами, грибы могут служить существенным источником ПНЖК (Arce Funck et al., 2015).

Простейшие, как и грибы, имеют разнообразный ЖК состав. В целом простейшие характеризуются высоким содержанием 18:1n-9, 18:2n-6 и 18:3n-6 (Erwin, 1973; Brett, Müller-Navarra, 1997; Desvillettes et al., 1997). Однако многие виды синтезируют в значительных количествах длинноцепочечные ПНЖК, в основном семейства n-6 (20:2n-6, 20:4n-6, 20:3n-6 и 22:5n-6) (Desvillettes et al., 1997). Среди простейших существуют виды, богатые n-3 ПНЖК, а именно, ЭПК и ДГК. Вид простейших *Sphaeroforma arctica*, принадлежащий к классу иктиоспориид (Ichthyosporaea), обитающий в холодной морской воде, обладает высоким содержанием ЭПК и ДГК (Vrinten et al., 2013). У этого вида были обнаружены $\Delta 12$, $\omega 3$, $\Delta 8$, $\Delta 5$ и $\Delta 4$ десатуразы и элонгазы, позволяющие синтезировать длинноцепочечные ПНЖК через альтернативный « $\Delta 8$ -десатуразный путь» (Глава 1.1.2., Рисунок 1.4) (Vrinten et al., 2013; Лось, 2014). Гетеротрофные простейшие, относящиеся к семейству Thraustochytriidae, потеряли способность к фототрофному питанию, но сохранили пластиды и способность синтезировать, и накапливать длинноцепочечные n-3 ПНЖК (Mühlroth et al., 2013). Известно, что в лабораторных условиях содержание ДГК в *Schizochytrium* spp. может достигать 43% от сухого веса (Chang et al., 2013). У траустохитриид были обнаружены два пути синтеза ПНЖК *de novo*: аэробный, с участием $\Delta 4$ десатуразы, и анаэробный, поликетидный путь синтеза ЖК (Qiu et al., 2001; Qiu, 2003; Monroig et al., 2013; Лось, 2014; Xie, Wang, 2015). Некоторые простейшие синтезируют специфические ЖК, которые могут иметь маркерное значение. Например, виды рода *Tintinidium* синтезируют тетраметилгексадекановую кислоту, а у *Tetrahymena pyriformis* обнаружена 18:2n-7 (Desvillettes et al., 1997).

Жирнокислотный состав коловраток (Rotifera) включает самые распространённые кислоты, среди которых доминируют 16:0, 18:0 и 18:1n-9 (Oltra et al., 2000; Kennari et al., 2008). Немногочисленные экспериментальные работы,

изучающие влияние пищи на ростовые характеристики коловраток, показывают, что их ЖК состав, с одной стороны отражает ЖК состав пищи, а с другой стороны демонстрирует способность коловраток к синтезу некоторых ЖК, в частности 20:1n-9, 20:2n-6, 20:3n-3, 20:4n-6, 20:5n-3, из их предшественников (Robin, 1995; Oltra et al., 2000; Kennari et al., 2008). В настоящее время неизвестно содержат ли коловратки специфические ЖК, которые могут быть использованы в качестве маркеров этой группы организмов.

Ракообразные, входящие в состав зоопланктона, большую часть жирных кислот, полученную из пищи, встраивают в липиды в нетрансформированном виде (Goulden, Place, 1990; Robin, 1995; Gulati, DeMott, 1997; Arts et al., 2001). Однако косвенные данные свидетельствуют, что разные таксоны ракообразных способны с разной эффективностью синтезировать C20 и C22 ПНЖК из предшественников C18 ПНЖК (Brett, Müller-Navarra, 1997). Например, циклопоидные копеподы (Copepoda: Cyclopoida) синтезируют ДГК, питаясь микроводорослями, бедными данной ЖК (Desvillettes et al., 1997). Диаптомиды (Copepoda: Calanoida: Diaptomidae), например, *Diaptomus ashlandi*, вероятно, синтезируют ДГК из ЭПК, полученной из пищи (Ravet et al., 2010). Среди всех ракообразных бентосные гарпактикоидные копеподы (Copepoda: Harpacticoida), лимитированные пищевыми ПНЖК, наиболее эффективно осуществляют их биоконверсию (Nanton, Castell, 1998; Rhodes, Boyd, 2005; De Troch et al., 2012). Тем не менее, экспериментальные работы с использованием меченых изотопов, проведённые на нескольких видах ракообразных (*Calanus finmarchicus*, *Calanoides acutus*, *Drepanopus forcipatus* и *Euphausia superba*), показали, что ракообразные не способны синтезировать n-3 и n-6 длинноцепочечные ПНЖК из 18:3n-3 и 18:2n-6 в физиологически значимых количествах, обеспечивающих рост и размножение этих животных (Bell et al., 2007). В лабораторных экспериментах Werbrouck с соавторами (2017) также обнаружили невысокий уровень синтеза n-3 ПНЖК у гарпактикоидных копепод *Platychelipus littoralis*. После периода голода, питаясь

зелёными водорослями, богатыми α -линоленовой кислотой – предшественником в синтезе ЭПК и ДГК, копеподы не восстановили их изначальный уровень (Werbrouck et al., 2017).

В литературе имеются данные, указывающие на то, что в ракообразных, например, рода *Artemia*, обнаружены $\omega 3$ ($\Delta 15$) десатуразы, позволяющие конвертировать кислоты семейства n-6 в n-3 (Schauer, Simpson, 1985; Ito, Simpson, 1996). Однако эти данные вызывают сомнения, поскольку получены они были достаточно давно и не подтверждены на современном более совершенном оборудовании.

В биомассе планктонных ракообразных, как правило, доминируют 16:0, 16:1n-7, 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3, 20:5n-3, 22:6n-3 и 20:4n-6 (Napolitano, Ackman, 1989; Coutteau, Mourente, 1997; Desvillettes et al., 1997; Mayzaud et al., 1999; Swadling et al., 2000; Scott et al., 2002; El-Sabaawi et al., 2009; Hiltunen et al., 2014). В кладоцерах (Cladocera) ПНЖК с 22 атомами углерода отсутствуют или содержатся в следовых количествах (Persson, Vrede, 2006; Smyntek et al., 2008; Ravet et al., 2010; Burns et al., 2011; Lau et al., 2012). Копеподы же, напротив, характеризуются высоким содержанием C22 ПНЖК (Persson, Vrede, 2006; Smyntek et al., 2008; Ravet et al., 2010; Burns et al., 2011; Lau et al., 2012). Некоторые представители копепод, например, *Limnocalanus macrurus* (Calanoidea), содержат в значительных количествах и более длинноцепочечные ПНЖК, а именно, 24:4n-3, 24:5n-3, 24:6n-3, 26:4n-3, 26:5n-3 (Hiltunen et al., 2014). Морские каляноидные копеподы накапливают в качестве запасных веществ воска, этерифицированные большим количеством мононенасыщенных длинноцепочечных жирных спиртов: 20:1n-11, 20:1n-9, 22:1n-11, 22:1n-9 (до 10-15% в сумме) (Mayzaud et al., 1999; Falk-Peterson et al., 2001; Nelson et al., 2001; Scott et al., 2002; Iverson, 2009). Эти моноены и длинноцепочечные ПНЖК широко применяются в качестве маркеров органического вещества копепод в пищевых цепях водных экосистем (Auel et al., 2002; Kattner et al., 2007).

Другие представители ракообразных, а именно амфиподы (Amphipoda), как правило, обитающие на дне и в литорали водоёмов и водотоков, богаты n-3 ПНЖК (ЭПК и ДГК) Например, арктические амфиподы *Themisto abyssorum* и *Themisto libellula* содержали 8-17% ЭПК и 5-10% ДГК (Auel et al., 2002). В пресноводных гаммарусах *Gammarus fossarum*, *Gammarus pulex*, *Gammarus roeseli*, *Pontogammarus robustoides*, *Dikerogammarus haemobaphes* и *Dikerogammarus villosus* содержание ЭПК и ДГК варьировало от 5% до 16.2% и от 1.5% до 4.2%, соответственно (Kolanowski et al., 2007; Maazouzi et al., 2007). Высокое содержание ЭПК и ДГК в амфиподах связывают со всеядностью и хищничеством этой группы гидробионтов (Napolitano, Ackman, 1989; Nelson et al., 2001; Biandolino, Prato, 2006). Ещё одной отличительной чертой и морских, и пресноводных амфипод является высокое содержание моноена 18:1n-9, и высокое соотношение 18:1n-9/18:1n-7 (Bell et al., 1994; Kolanowski et al., 2007; Maazouzi et al., 2007), которые используются как маркеры хищничества (Nelson et al., 2001; Stevens et al., 2004). Возможно, что высокое содержание 18:1n-9 в амфиподах является характерной особенностью этого таксона, так как детритоядные амфиподы, например, *Gammarus setosus*, также богаты 18:1n-9 (Legezynska et al., 2014).

В отличие от амфипод, пресноводные изоподы (Isopoda) изучены слабо. Известно, например, что *Asellus aquaticus* имеет довольно обычный для ракообразных состав ЖК, а содержание ЭПК и ДГК составляет приблизительно 7% и 2%, соответственно (Lau et al., 2013).

Жирнокислотный состав и пути синтеза ЖК в моллюсках (Mollusca) исследованы в основном у морских представителей. Однако немногочисленные данные по ЖК составу пресноводных моллюсков указывают на сходство их метаболизма с морскими видами. Моллюски синтезируют особые ПНЖК, а именно, неметилен-разделённые (НМР), двойные связи в которых расположены на расстоянии большем, чем в стандартных метилен-разделённых ПНЖК.

Предположительно, данные ЖК играют структурную и защитную (антиоксидантную) роль в клеточных мембранах (Barnathan, 2009). Пути синтеза НМР ПНЖК показаны на рисунке 1.6. Некоторые морские моллюски, например, *Crassostrea gigas*, способны синтезировать 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 при потреблении пищи, обеднённой этими ЖК (Monroig et al., 2013; da Costa et al., 2015). Среди ферментов у моллюсков были обнаружены $\Delta 9$, $\Delta 5$, $\Delta 6$ десатуразы и ряд элонгаз (Zhukova, 1991; Monroig et al., 2013).

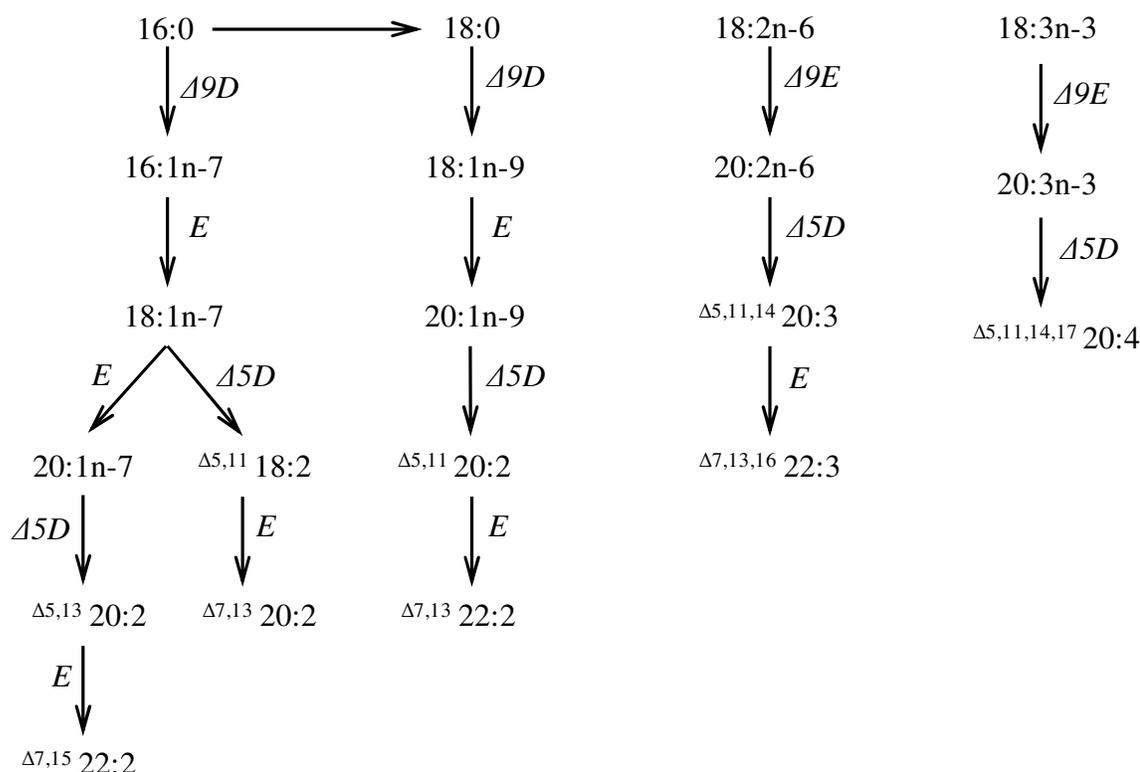


Рисунок 1.6. Схемы синтеза неметилен-разделённых ПНЖК у моллюсков (по Zhukova, 1991; Barnathan, 2009; Monroig et al., 2013).

Помимо НМР ПНЖК, моллюски синтезируют и другие редко встречающиеся ЖК, например длинноцепочечный моноен 20:1n-13 (Kawashima, Ohnishi, 2004; Zhukova, 2007; Saito, Hashimoto, 2010; Харламенко и др., 2011). Предположительно синтез 20:1n-13 осуществляется путём элонгации 18:1n-13,

которая образуется из 18:0 под действием $\Delta 5$ десатуразы (Saito, Osako, 2007). Однако некоторые авторы предполагают, что 20:1n-13 образуется за счёт укорочения 22:1n-13, образованной из 22:0 под действием $\Delta 9$ десатуразы (Mansour et al., 2005). В двустворчатых моллюсках (*Bivalvia*) в составе ПНЖК в основном доминируют длинноцепочечные ЖК, а именно, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:4n-6, 22:5n-3 и 22:6n-3 (Pirini et al., 2007; Silina, Zhukova, 2007; Newton et al., 2013; Fujibayashi et al., 2016). Брюхоногие моллюски (*Gastropoda*), особенно пресноводные, исследованы гораздо хуже, чем двустворчатые. Основное отличие брюхоногих от двустворчатых моллюсков заключается в более высоком содержании ПНЖК семейства n-6, в частности, 20:4n-6 и 22:4n-6, в первых (Saito, Aono, 2014). Однако в некоторых двустворчатых моллюсках обнаружены значительные количества 20:4n-6 (Fujibayashi et al., 2016). Среди ЖК моллюсков маркерное значение имеют НМР ПНЖК. Именно эти ЖК используют при исследовании трофических взаимодействий, как в морских, так и в пресноводных экосистемах (Budge et al., 2007; Mezek et al., 2011).

Жирнокислотный профиль водных личинок насекомых весьма разнообразен. Это разнообразие обеспечивается селективностью питания и собственным синтезом, как правило, специфических жирных кислот. Селективное потребление определённых пищевых источников приводит к высокому содержанию ЖК-маркеров определённой пищи в данных консументах. Так, например, в личинках хирономид (*Chironomidae*) обнаружили высокое содержание маркеров зелёных водорослей и цианобактерий (Descroix et al., 2010). В хирономидах (*Stictochironomus* sp.) из оз. Бива отмечено высокое содержание C16 моноенов (16:1n-8, 16:1n-6 и 16:1n-5) - маркеров метанотрофных бактерий, при этом у личинок было очень низкое содержание ПНЖК (Kiyashko et al., 2004). В личинках подёнок (*Ephemeroptera*), в том числе двухвостых (*Baetidae*) превалировали маркеры диатомей (Torres-Ruiz et al., 2007; Descroix et al., 2010), а в личинках ручейников (*Trichoptera*) – маркеры зелёных и диатомовых водорослей (Smits et

al., 2015). Многие виды насекомых синтезируют специфические ЖК, редко встречающиеся у других животных. Личинки кровососущих комаров (Culicidae) содержат короткоцепочечные ПНЖК (14:2n-6 и 14:3n-3), роль которых пока не ясна, но эти ЖК могут быть использованы как маркеры данной группы насекомых (Sushchik et al., 2013). У личинок ручейников *Apatania fimbriata* были обнаружены ПНЖК (несколько изомеров 12:2, 12:3, 12:4, 14:2, 14:3, 14:4, с неутонченным положением двойных связей), которые, выделяясь с секреторной жидкостью, отпугивают хищников, а именно *Rhyacophila* sp., *Plectrocnemia conspersa* и *Hydropsyche* sp. (Wagner et al., 1990). Если состав и содержание C12, C14, C16 и C18 ПНЖК у водных личинок амфибионтных насекомых весьма разнообразен, то среди длинноцепочечных ПНЖК у личинок доминирует одна кислота - 20:5n-3 (Sushchik et al., 2003; Torres-Ruiz et al., 2007; Descroix et al., 2010; Guo et al., 2016). Однако есть и исключения. Например, личинки двукрылых семейства Chaoboridae помимо 20:5n-3 содержат 22:6n-3 (Martin-Creuzburg et al., 2017).

Кроме перечисленных групп водных беспозвоночных, в пресных водоёмах и водотоках широко распространены кольчатые черви (Annelida), особенно олигохеты (Oligocheta) и пиявки (Hirudinea), встречаются круглые черви (Nematoda) и плоские черви (Platyhelminthes). Наиболее детально синтез ЖК изучен у круглого червя - *Caenorhabditis elegans*, который в генетических и биохимических исследованиях используется как модельный объект. *C. elegans* обладает большим разнообразием ферментов: Δ^9 -стеароил-КоА-десатураза, Δ^{12} -десатураза, которая, как правило, встречается только у растений и цианобактерий, ω^3 , Δ^6 и Δ^5 -десатуразы, которые позволяют синтезировать абсолютно незаменимые для большинства животных линолевую и α -линоленовую ЖК, а также физиологически ценные ПНЖК семейства n-3 - 20:5n-3 и 22:6n-3 (Лось, 2014). Кроме данного вида существуют и другие свободноживущие нематоды, синтезирующие длинноцепочечные ПНЖК *de novo*, например, *Turbatrix acetii*, *Panagrellus redivivus* (Schlechtriem et al., 2004, Hundt et al., 2015). Тем не менее,

способность синтезировать ПНЖК *de novo* животными является скорее исключением, чем правилом.

Представители кольчатых червей, олигохеты, имеют разнообразный состав ЖК: короткоцепочечные НЖК, разветвлённые НЖК и МНЖК, длинноцепочечные НЖК, МНЖК и ПНЖК (Bell et al., 1994; Goedkoop et al., 2000). Содержание 20:5n-3 может достигать 22% от суммы ЖК, в то время как содержание 22:6n-3, как правило, невелико (Bell et al., 1994). Вероятно, ещё одной характерной особенностью ЖК состава олигохет является высокое содержание 20:1n-9. Олигохеты из озера Эркен содержали 3.5% этой ЖК (Goedkoop et al., 2000), а её содержание в олигохетах из реки Аллан (Шотландия) достигало 10% (Bell et al., 1994).

Жирнокислотный состав пресноводных пиявок к настоящему времени малоизучен или не изучен совсем. В доступной литературе имеются сведения только о ЖК составе пиявок, используемых в медицине. Жирнокислотный состав пресноводных свободноживущих плоских червей также малоизучен. Известно лишь, что фосфолипиды планарии *Dugesia anceps* были богаты 18:1, 16:0, 22:5n-3 и 20:4n-6, а содержание физиологически ценных для животных ЭПК и ДГК было невысоким и составляло около 2% и 1 %, соответственно (Politi et al., 1992).

Таким образом, жирнокислотный состав водных беспозвоночных весьма разнообразен. Для некоторых таксонов, например, для моллюсков, уже обнаружены маркерные кислоты, которые используются при изучении трофических взаимодействий в водных экосистемах. Существуют ли ЖК-маркеры для других таксонов ещё предстоит узнать.

Планктонные и бентосные беспозвоночные являются основным кормовым объектом и, следовательно, основным источником физиологически ценных ЭПК и ДГК для рыб. Содержание этих ЖК в беспозвоночных сильно варьирует. Некоторые таксоны содержат лишь одну из двух необходимых кислот. В настоящее время факторы, влияющие на жирнокислотный состав и, в частности,

на содержание физиологически ценных ПНЖК водных беспозвоночных, до конца не определены.

1.1.4. Жирные кислоты пресноводных и морских рыб

Пути синтеза жирных кислот у позвоночных и беспозвоночных животных подобны. Поскольку общая схема синтеза ЖК у беспозвоночных описана в предыдущем разделе, то в этом разделе остановимся лишь на некоторых ключевых моментах и особенностях синтеза ЖК у рыб. Позвоночные рыбы, как и большинство беспозвоночных животных, не содержат $\Delta 12$ и $\Delta 15$ ($\omega 3$) десатуразы, и поэтому не способны синтезировать ЛК и АЛК (см. список сокращений). Эти кислоты являются незаменимыми ЖК для рыб и поступают к ним из пищи. Затем, из полученных ЛК и АЛК с разной эффективностью могут быть синтезированы длинноцепочечные ПНЖК, а именно $20:4n-6$, $20:5n-3$ и $22:6n-3$. В отличие от АРК, ЭПК и ДГК, являющихся биохимически активными и физиологически ценными веществами, ЛК и АЛК самостоятельно не играют важной метаболической роли у позвоночных, в том числе рыб (Sargent et al., 2002; Tocher, 2003; Bell, Tocher, 2009). Основная часть АЛК в рыбах расходуется на синтез ЭПК и ДГК или катаболизируется для получения энергии (Bell et al., 2001; Bell, Dick, 2004).

В отличие от беспозвоночных животных, у рыб, как и у некоторых микроорганизмов, обнаружены дополнительные десатуразы $\Delta 4$ и $\Delta 8$, участвующие в синтезе длинноцепочечных ПНЖК (Рисунок 1.7). $\Delta 4$ десатураза позволяет напрямую в обход пути Шпрехера синтезировать $22:5n-6$ и $22:6n-3$ из $22:4n-6$ и $22:5n-3$, соответственно (Monroig et al., 2013; Lim et al., 2014). Этот фермент обнаружен у некоторых морских рыб, например, *Siganus canaliculatus* (Li et al., 2010), *Solea senegalensis* (Morais et al., 2012, 2015), *Chirostoma estor* (Fonseca-Madrigal et al., 2014) и *Channa striata* (Kuah et al., 2015). Кроме того, у рыб обнаружена $\Delta 8$ десатураза, позволяющая синтезировать $20:3n-6$ и $20:4n-3$ из $20:2n-6$ и $20:3n-3$, соответственно (Park et al., 2009; Monroig, Tocher, 2011).

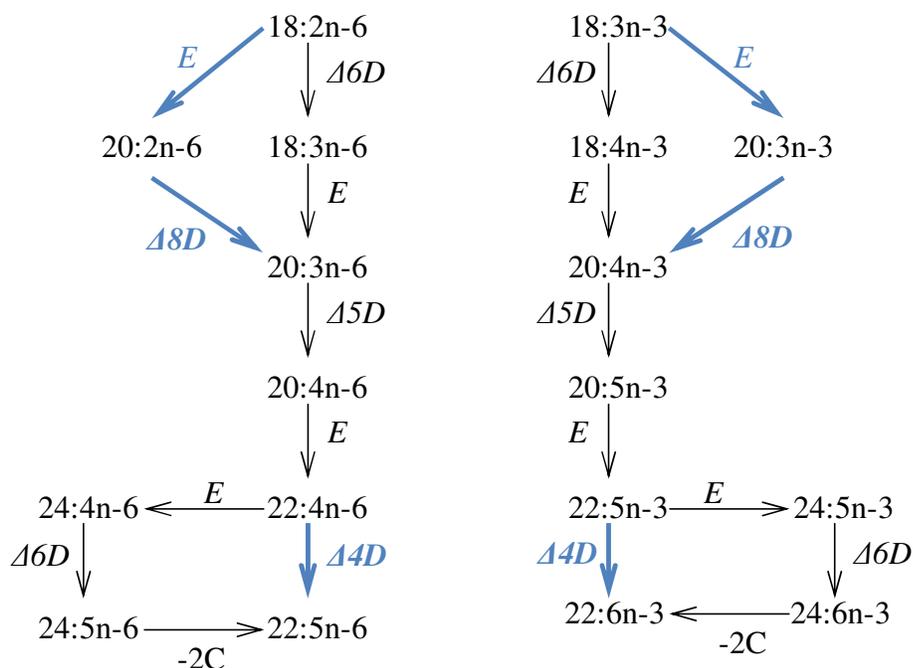


Рисунок 1.7. Пути биосинтеза C20 и C22 ПНЖК семейств n-3 и n-6 из C18 предшественников у рыб. На стрелках обозначены соответствующие ферменты: ΔxD – десатураза, специфичная к положению от карбоксильного конца, E – элонгаза, $-2C$ – пероксисомальный комплекс, ответственный за β -окисление. Альтернативные пути выделены синим цветом (по Park et al., 2009; Bell, Tocher, 2009; Scholefield et al., 2015).

Благодаря открытию $\Delta 8$ десатуразы, 20:2n-6 и 20:3n-3 перестали считаться тупиковыми кислотами, именуемыми в иностранной литературе как “dead-end products” (Nixson et al., 2017), из которых дальнейший синтез ПНЖК был невозможен. $\Delta 6$ десатураза необходима для синтеза 18:3n-6 и 18:4n-3 из незаменимых ЛК и АЛК, соответственно, а также 24:5n-6 и 24:6n-3 из 24:4n-6 и 24:5n-3, соответственно (Рисунок 1.7). Этот фермент известен давно и обнаружен во многих видах рыб, например, в *Gadus morhua* (Tocher et al., 2006), *Dicentrarchus labrax* (Santigosa et al., 2011), *Sparus aurata* (Zheng et al., 2004), *Rachycentron canadum* (Zheng et al., 2009).

В настоящее время есть основания полагать, что $\Delta 4$, $\Delta 8$ и $\Delta 6$ десатуразы не являются отдельными ферментами (Brenna et al., 2014). Существует один фермент - десатураза FADS2 (Fatty Acid Desaturase 2), который в разных условиях проявляет $\Delta 8$, $\Delta 4$ или $\Delta 6$ десатуразную активность (Park et al., 2009; 2015; Monroig et al., 2011). Другой фермент - десатураза FADS1 (Fatty Acid Desaturase 1) проявляет $\Delta 5$ десатуразную активность, необходимую для синтеза АРК и ЭПК из $20:3n-6$ и $20:4n-3$, соответственно (Рисунок 1.7). Дополнительно, у рыб был обнаружен бифункциональный фермент с $\Delta 6/\Delta 5$ десатуразной активностью (Hastings et al., 2001; Li et al., 2010).

Эффективность синтеза длинноцепочечных ПНЖК из предшественников у рыб значительно варьирует. В экспериментальных работах, в том числе, с использованием радиоизотопных меток было обнаружено, что синтез ПНЖК в печени у пресноводных рыб более эффективен, чем у морских (Henderson, Tocher, 1987; Tocher et al., 2001; Sargent et al., 2002; Tocher, 2003, 2010; Geay et al., 2015). У пресноводных рыб, в отличие от морских рыб и других водных животных, обнаруживают высокое содержание разнообразных С20 и С22 ПНЖК ($20:2n-6$, $20:3n-6$, $22:2n-6$, $22:4n-6$, $22:5n-6$, $20:3n-3$, $20:4n-3$, $22:4n-3$, $22:5n-3$ и др.). Эти ЖК являются промежуточными продуктами в синтезе АРК, ЭПК и ДГК (Hixson et al., 2014а, б; Geay et al., 2015; Kuah et al., 2015; Jaya-Ram et al., 2016). Наличие таких промежуточных ЖК, особенно в печени рыб, косвенно свидетельствует об активном синтезе ПНЖК у данных животных (Jaya-Ram et al., 2016). В экспериментальной работе было показано, что в пресноводных рыбах (*Oncorhynchus mykiss*) с неактивным синтезом ПНЖК вследствие потребления пищи, обогащённой $n-3$ ПНЖК, синтез ДГК из АЛК и ЭПК возобновляется при использовании корма, обеднённого ДГК (Buzzi et al., 1996). У морских рыб, как правило, наблюдают очень низкую активность ферментов элонгаз, специфичных к С18 и С20 ЖК и $\Delta 5$ десатуразы (Ghioni et al., 1999; Tocher, Ghioni, 1999; Bell, Tocher, 2009). Низкую активность ферментов в основном связывают с наличием

высокого содержания конечных продуктов (ЭПК и ДГК) в пище морских рыб, которые ингибируют собственный синтез этих ЖК (Thomassen et al., 2012; Glencross et al., 2015). Экспрессия генов *elovl2*, *fadsd5* и *fadsd6a*, кодирующих десатуразы и элонгазы, участвующие в синтезе n-3 и n-6 ПНЖК, зависит от ЖК состава пищи (Thomassen et al., 2012; Glencross et al., 2015; Xue et al., 2015). Высокое содержание предшественников - 18:2n-6 и 18:3n-3 и низкое содержание конечных продуктов - 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 в пище стимулирует экспрессию генов и работу десатураз и элонгаз в печени рыб (Jordal et al., 2005; Glencross et al., 2015; Xue et al., 2015; Nixson et al., 2017). В итоге, у рыб, получающих достаточное количество длинноцепочечных ПНЖК напрямую из пищи, способность синтезировать эти кислоты из С18 ПНЖК гораздо ниже, чем у рыб, рацион которых богат С18 ПНЖК и беден С20 и С22 ПНЖК (Sargent et al. 1999). Недавно было обнаружено, что на экспрессию генов, участвующих в синтезе ПНЖК, влияет транскрипционный фактор, а именно, связывающий стерол-регуляторный белок (SREBP1), который отрицательно коррелировал с количеством длинноцепочечных ПНЖК (Betancor et al., 2014).

Жирнокислотный состав рыб, как и других животных, состоит из потреблённых ЖК, отражающих спектр питания рыб, и из ЖК собственного синтеза (Henderson, Tocher, 1987; Williams et al., 2014). Среди насыщенных ЖК, как правило, доминируют 16:0, 18:0 и 14:0 (Henderson, Tocher, 1987; Kocatepe, Turan, 2012; Cladis et al., 2014). Содержание МНЖК, С16 и С18 ПНЖК может сильно варьировать в зависимости от спектров питания. Например, у морских планктофагов, наряду с 18:1n-9, которая доминирует у всех рыб, обнаруживают высокое содержание маркеров морских копепод 20:1n-11, 22:1n-9 и 22:1n-11 (Falk-Petersen et al., 2002; Мурзина и др., 2012a; Pethybridge et al., 2014). Среди С16 и С18 ПНЖК в основном присутствуют маркеры зелёных водорослей (например, 18:2n-6, 18:3n-3, 16:2n-6 и 16:3n-3), цианобактерий (18:2n-6, 18:3n-3) и динофитовых и криптофитовых водорослей (18:4n-3) (Henderson, Tocher, 1987;

Cladis et al., 2014; Немова и др., 2015a). Процентное содержание С16 ПНЖК в рыбе гораздо ниже содержания С18 ПНЖК (Henderson, Tocher, 1987; Cladis et al., 2014). Среди длинноцепочечных ПНЖК (С20 и С22) в основном преобладают 22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6 (Kocatepe, Turan, 2012; Cladis et al., 2014; Williams et al., 2017). При этом содержание 20:4n-6, как правило, существенно ниже содержания 22:6n-3 и 20:5n-3 (Ahlgren et al., 2009; Cladis et al., 2014; Williams et al., 2017). А соотношение 22:6n-3 к 20:5n-3 у большинства рыб колеблется в пределах 1:1 - 2:1 (Fonseca-Madrigal et al., 2012). Хотя обнаружены и исключения из правил. В двух видах морских хрящевых рыб: китовой акуле *Rhincodon typus* и скате *Manta alfredi*, обитающих недалеко от Австралии, содержание 20:4n-6 в несколько раз превышало содержание 20:5n-3 и 22:6n-3, что, вероятно, было связано с особенностями их питания (Couturier et al., 2013). У костистой пресноводной рыбы *Chirostoma estor*, обнаруженной лишь в нескольких мексиканских озёрах, соотношение 22:6n-3/20:5n-3 достигало 20:1 (Martínez-Palacios et al., 2006; Fonseca-Madrigal et al., 2012).

Процентное содержание и концентрация жирных кислот у рыб зависит от многих факторов. Следует подробно рассмотреть ключевые факторы. Как уже отмечалось выше, пресноводные и морские рыбы существенно отличаются по ЖК составу. В целом, в пресноводных рыбах содержание НЖК, С16 и С18 ПНЖК выше, а содержание С20 и С22 ПНЖК ниже, чем в морских рыбах (Henderson, Tocher, 1987). Кроме того, соотношение n-3/n-6 значительно ниже в пресноводных рыбах по сравнению с морскими (Henderson, Tocher, 1987).

Причина этих эволюционно закреплённых различий, главным образом, кроется в различиях ЖК состава источников пищи морских и пресноводных рыб (например, Sargent et al., 1995; Brett et al., 2009; Tocher, 2010). Основными продуцентами в пелагиали морских экосистем являются динофитовые и диатомовые водоросли (например, Siokou-Frangou et al., 2010; Pethybridge et al., 2014), эффективно синтезирующие длинноцепочечные n-3 ПНЖК (Dijkman,

Kromkamp, 2006; Kelly, Scheibling, 2012), а первичными консументами – веслоногие ракообразные (например, Sommer, Sommer, 2006; Paulsen et al., 2014; Pethybridge et al., 2014), эффективно аккумулирующие эти ПНЖК, включая ДГК, из пищи (Kattner, Hagen, 2009; Ahlgren et al., 2009; Ravet et al., 2010; Paulsen et al., 2014). Морские рыбы не испытывают дефицит в n-3 ПНЖК, и поэтому утратили способность их синтезировать. Когда в морских экосистемах произошло замещение веслоногих на усконогих ракообразных с более низким содержанием ДГК, тогда было обнаружено снижение скорости роста сельди (Paulsen et al., 2014). Очевидно, пелагические морские рыбы не приспособлены к пище, обеднённой n-3 ПНЖК. Однако глубоководные виды рыб, например, люмпен пятнистый, обитают в условиях дефицита пищи и отличаются высокой эффективностью её переваривания и усвоения (Мурзина и др., 2012а). Эти рыбы имеют специфический состав ЖК, а именно, высокое содержание 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7, который отражает питание глубоководными декаподами и полихетами также богатыми этими кислотами вследствие питания бактериями и осевшим фитопланктоном (Мурзина и др., 2012а). В свою очередь в пресноводных экосистемах наряду с диатомеями зачастую доминируют цианобактерии и зелёные микроводоросли (Kilham, Hecky, 1988; Watson et al., 1997) богатые С16 и С18 ПНЖК (Petkov, Garcia, 2007; Gugger et al. 2002), в том числе семейства n-6, а зоопланктон представлен не только веслоногими, но и ветвистоусыми ракообразными (de Bernardi et al., 1987; Sommer, Sommer, 2006), не накапливающими С22 ПНЖК (Persson, Vrede, 2006; Ahlgren et al., 2009; Ravet et al., 2010; Sauvanet et al., 2013). Кроме того, в рационе пресноводных рыб большую долю могут составлять наземные беспозвоночные, а иногда даже позвоночные животные, богатые не n-3, а n-6 ПНЖК (Wipfli, Baxter 2010; Lisi et al., 2014). Анадромные рыбы, обитающие в пресноводных и морских экосистемах в разные периоды жизни, демонстрируют варьирование их ЖК состава. В мышечной ткани *Oncorhynchus tshawytscha* и *O. kisutch* после перехода на питание морскими

объектами ЖК состав рыб сместился в сторону ЖК состава пищи: незначительно уменьшилась доля насыщенных ЖК (14:0 и 18:0), в 1.2-1.6 раза уменьшилась доля МНЖК (16:1 и 18:1n-9) и в 1.4-1.6 раза увеличилась доля длинноцепочечных ПНЖК (22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6) (Daly et al., 2010). Однако анадромные рыбы претерпевают не связанное с пищей изменение ЖК состава и содержания. Известно, что у молоди лосося происходит повышение процентного содержания АРК, ЭПК и ДГК в период подготовки рыб к скату в море (Pavlov et al., 2009; Мурзина и др., 2012а). О’Neill с коллегами обобщили данные по ЖК составу диких и аквакультурных рыб. Одни и те же виды рыб, в основном относящиеся к отряду Окунеобразных, например, *Seriola lalandi*, *Dicentrarchus labrax*, *Perca flavescens* и т.д., выращиваемые в аквакультуре на искусственных кормах и обитающие в естественных экосистемах, сильно различались по содержанию ПНЖК (О’Neill et al., 2015). Рыбы из другого отряда, Лососеобразных (*Thymallus thymallus*, *Salvelinus alpinus* и *Oncorhynchus mykiss*), выращенные в аквакультуре и дикие формы различались в несколько раз по значениям соотношений n-3/n-6 и ДГК/АРК (Yang, Dick, 1994; Ahlgren et al., 1999). С другой стороны, в рыбах из аквакультуры, потребляющих растительные масла, в которых отсутствуют С20 и С22 ПНЖК, была обнаружена высокая вариабельность содержания С20 и С22 ПНЖК (Leaver et al., 2011). Эта вариабельность зависела от популяции рыб и проявляла высокую степень наследования, т.е. была генетически обусловленной. Однако, в целом, именно рацион оказывает существенное влияние на пропорции и абсолютное содержание ЖК в рыбах.

Трофические уровни и позиции рыб тоже отражаются на их ЖК составе. По данным Ahlgren с коллегами (2009) бентоядные рыбы имеют высокие значения соотношений n-3/n-6 и 22:6n-3/20:4n-6, рыбоядные рыбы – средние, а травоядно-всеядные – низкие, но сильно варьирующие. Некоторые авторы, например, Williams с коллегами (2014) утверждают, что трофический уровень является самым важным фактором, определяющим содержание ПНЖК в рыбах. На

примере тринадцати видов рыб эти авторы обнаружили, что абсолютное содержание ПНЖК в рыбоядных рыбах достоверно выше, чем в рыбах, питающихся беспозвоночными (Williams et al., 2014). Вклад факторов в изменение содержания ЖК может различаться у рыб разных трофических уровней. По мнению Ahlgren с коллегами (2009), количество, качество и в целом ЖК состав пищи является основным механизмом, контролирующим содержание ПНЖК у травоядно-всеядных рыб, в то время как у рыбоядных рыб основным фактором является таксономическая принадлежность. Gomes с коллегами (2016) тоже обнаружили более высокую вариабельность ЖК состава во всеядных рыбах (*Astyanax fasciatus*) по сравнению с хищными рыбами (*Hoplias malabaricus*). Логичным объяснением обнаруженной стабильности ЖК состава рыбоядных рыб и высокой вариабельности травоядно-всеядных рыб может быть то, что и ЖК состав добычи, которой питаются рыбоядные рыбы, очевидно, более стабилен, чем ЖК состав пищи травоядно-всеядных рыб.

Экологические факторы, например, температура и минерализация воды оказывают влияние на содержание ЖК в рыбе. Преимущественную роль обычно отводят температуре (Laurel et al., 2012; Ma et al., 2015). Рыбы, являясь эктотермными позвоночными, испытывают сильное влияние температуры окружающей среды на рост, развитие, формирование пола, метаболизм и иммунитет (Logue et al., 2000). Влияние температуры воды проявляется и на клеточном уровне. Жирные кислоты выполняют структурную функцию в мембранах, обеспечивая оптимальную текучесть мембран. Согласно гипотезе гомеовискозной адаптации для обеспечения оптимальной текучести мембран при изменении температуры окружающей среды изменяется процентное содержание ЖК в мембранах клеток (Farkas et al., 1984; Maazouzi et al., 2008; Smyntek et al., 2008; Brett et al., 2009; Koussoroplis et al., 2013). Поддержание оптимальной текучести мембран при снижении температуры происходит за счёт увеличения в липидах мембран процентного содержания ненасыщенных ЖК и

короткоцепочечных насыщенных ЖК с относительно низкими температурами плавления. Встраивание одной двойной связи в 18:0 снижает температуру плавления этой молекулы с 60°C до 0°C, а встраивание второй двойной связи снижает температуру плавления ещё на ~15°C (Stillwell, Wassal, 2003). Дальнейшее увеличение ненасыщенности молекулы C18 приводит к небольшому увеличению температуры плавления (Stillwell, Wassal, 2003). Однако именно длинноцепочечные ПНЖК, в частности ДГК, связывают с функцией поддержания оптимальной текучести мембран (Arts, Kohler, 2009). Предполагается, что при понижении температуры окружающей среды встраивание ДГК в места локализации мембраносвязанных ферментов быстро стабилизирует липидно-белковые взаимодействия в мембранах жизненно важных органах (Мурзина и др., 2012а). Текучесть мембран зависит не только от температуры плавления входящих в её состав жирных кислот, но и от строения гидрофильной части молекулы и положения жирнокислотного остатка в молекуле (*sn*-1 или *sn*-2) ненасыщенной ЖК, т.е. целиком от пространственной конфигурации молекулы (Brooks et al., 2002). Многие авторы отмечают увеличение доли различных фосфолипидов с кислотами 16:1/22:6, 18:1/22:6, и 18:1/20:5 в *sn*-1/*sn*-2 положениях, соответственно (Dey et al. 1993; Fodor et al. 1995; Brooks et al. 2002). В разных фосфолипидах ЖК состав по-разному может меняться в ответ на снижение температуры. Logue с коллегами (2000) сравнили жирнокислотный состав мозга тепловодных (тропических) и холодноводных (антарктических) рыб. У последних содержание ненасыщенных ЖК в составе фосфотидилхолина и фосфотидилэтаноламина было выше на 11% и 16%, соответственно (Logue et al., 2000). Увеличение ненасыщенных ЖК в фосфотидилхолине обеспечивалось увеличением доли ПНЖК, главным образом, С20 и С22, а в фосфотидилэтанолаmine – увеличением МНЖК (Logue et al., 2000). Примеров с увеличением доли ПНЖК в рыбах в ответ на снижение температуры воды довольно много. У нильской тиляпии (*Oreochromis niloticus*), выращенной при 16°C, процентное содержание ПНЖК,

особенно длинноцепочечных, было существенно выше, чем в тилапии, выращенной при 20°C и 25°C (Zenebe et al., 2003). Однако, абсолютное содержание общих ЖК в рыбах было гораздо ниже при низкой температуре, что, возможно, вызвано увеличением трат липидов, в первую очередь насыщенных и моноеновых, на поддержание метаболизма в неблагоприятных условиях (Zenebe et al., 2003). Ma с коллегами (2015) в 40-дневном эксперименте продемонстрировали увеличение доли ПНЖК, особенно ДГК, и уменьшение доли насыщенных ЖК в мышцах тилапии *O. niloticus* при низких температурах воды. Кроме того, авторы обнаружили увеличение активности экспрессии определённых генов, указывающее на активацию биосинтеза МНЖК при низких температурах (Ma et al., 2015). Назарова с коллегами (2009) связывает сезонные изменения процентного содержания ПНЖК в мышцах форели (доля ПНЖК в мышечной ткани форели, выловленной в декабре, была выше, чем в форели, выловленной в августе) с гомеовискозной адаптацией мембран этих рыб. Напротив, в личинках трески, выращиваемых в температурном диапазоне 0-8°C, значительных изменений в ЖК составе обнаружено не было (Laurel et al., 2012). Реакция у рыб на изменение температуры воды сильно варьирует как между видами, так и внутри одного вида. Одни популяции проявляют более высокую адаптивную способность, чем другие (Laurel et al., 2012). Поэтому изменение ЖК состава в ответ на изменение температуры обнаруживают далеко не у всех видов и популяций рыб.

Адаптации к изменению солёности заключаются в физиологических изменениях, направленных на поддержание осморегуляции и ионного баланса между внешней и внутренней средами (Laiz-Carrión et al., 2004; Fonseca-Madrigal et al., 2012). Многие адаптационные процессы затрагивают структуру мембран. Поэтому способность организма к адаптации во многом определяется пластичностью ЖК метаболизма и зависит от конкретного вида или даже популяции. Изучение влияния солёности на состав ЖК у рыб, в основном,

проводилось на примере лососевых (Fonseca-Madrigal et al., 2012). Пик продукции длинноцепочечных ПНЖК происходит сразу после перемещения рыб из пресной в солёную воду, а затем наблюдается затухание синтеза до минимального уровня (Tocher et al., 2002). В целом результаты по адаптации рыб к солёности, полученные разными авторами на разных видах рыб, весьма противоречивы. Например, снижение солёности вызывало увеличение процентного содержания ЭПК и АРК в морской рыбе *Mugil cephalus* (Kheriji et al., 2003), но уменьшение процентного содержания ЭПК и ДГК в других морских рыбах – *Lateolabrax japonicus* и *Dicentrarchus labrax* (Xu et al., 2010; Hunt et al., 2011). В обзоре Vagner и Santigosa (2011) также подчеркивается неоднозначность влияния солёности на $\Delta 6$ десатуразную активность у костистых рыб. Экспрессия генов $\Delta 6$ десатуразы в печени *Siganus canaliculatus* и *Pagrus major* была выше при меньшей солёности (10-15‰), чем при более высокой (32-33‰) (Li et al., 2008; Sarkar et al., 2011). В тоже время активность синтеза ПНЖК в гепатоцитах и энтероцитах *Chirostoma estor* была выше при солёности 15‰, чем при более низкой солёности 5‰ (Fonseca-Madrigal et al., 2012). При этом у *C. estor*, выращенных в пресной воде, данная ферментативная активность была ничтожно мала, что крайне необычно для пресноводных рыб.

В течение жизни у рыб наблюдаются количественные и качественные изменения ЖК состава сезонного характера и связанные со стадиями развития (например, Мурзина и др., 2009; 2012б; Назарова и др., 2012; Немова и др., 2015б; Pavlov et al., 2009; Murillo et al., 2014). Длительный период голода в течение зимы характерен для многих рыб и является неотъемлемой частью жизненного цикла. В период голода интенсивно расходуются триацилглицерины (ТАГ) висцеральной и внутренней жировой ткани, липиды мышечной ткани и печени расходуются значительно меньше (Henderson, Tocher, 1987). Изменение процентного содержания ЖК при этом может сильно варьировать и быть видоспецифичным. Например, у радужной форели из висцеральной жировой ткани катаболизируются

преимущественно насыщенные ЖК, из печени – мононенасыщенные (16:1n-9, 18:1n-9 и 20:1n-9), а из мышечной ткани – мононенасыщенные и ПНЖК семейства n-6. ПНЖК семейства n-3, особенно 22:6n-3, избирательно удерживаются во всех типах тканей (Henderson, Tocher, 1987). В тканях антарктических рыб в первую очередь катаболизируются мононенасыщенные ЖК в составе ТАГ (Мурзина и др., 2012a). Абсолютное содержание общих ЖК в период голода падает в несколько раз. Различия в ЖК составе ТАГ сардин (*Sardina pilchardus*), анчоусов (*Engraulis encrasicolus*) и шпротов (*Sprattus sprattus*), обитающих в одном регионе Средиземного моря, объяснялись сезонной вариацией (37%, PERM-ANOVA), и в меньшей степени межвидовыми различиями (18%, PERM-ANOVA) (Pethybridge et al., 2014). Сезонная вариация ЖК состава включала изменения спектров питания рыб и физиологические изменения, связанные с нерестом (Pethybridge et al., 2014).

Половые различия в ЖК составе рыб появляются ещё до полового созревания. У радужной форели неполовозрелые самки эффективнее самцов накапливали липиды, что проявлялось в более высоком абсолютном содержании суммарных ЖК в мышцах самок. Кроме того, самки отличались от самцов более высоким процентом физиологически ценных n-3 ПНЖК, а именно, 20:5n-3 и 22:6n-3, и более низким процентом 20:4n-6. В целом относительное и абсолютное содержание ПНЖК было выше в самках (Manor et al., 2015). Такие различия могли быть обусловлены разницей в метаболизме. У самок процессы синтеза ЖК и их окисления происходили более эффективно в мышечной ткани, в то время как у самцов – в печени (Manor et al., 2015). Напротив, у другого вида рыб - *Diplodus sargus* самцы интенсивнее накапливали липиды, что, вероятно, вызвано более активным поведением самцов во время нереста. Однако процентное содержание физиологически ценной ДГК у самок было в 2 раза выше, чем у самцов (Pérez et al., 2007). На преднерестовой и нерестовой стадиях развития у самцов и самок, как правило, происходит накопление липидов. Возрастает количество 16:0, 18:1n-9, 20:5n-3 и 22:6n-3 в гонадах (Pérez et al., 2007). Накопление ДГК в гонадах было

обнаружено и в других видах рыб (Bell et al., 1996; Pustowka et al., 2000). После нереста наблюдается резкое падение общего содержания липидов в мышечной массе. У самцов *Diplodus sargus* содержание липидов снижалось сильнее, чем у самок (Pérez et al., 2007). Во всех исследованных органах *Diplodus sargus* (гонадах, печени и мышцах) происходило падение абсолютного содержания 20:5n-3 и 22:6n-3, в то время как содержание 20:4n-6 увеличивалось. Процентное содержание ПНЖК в мышечной ткани также значительно изменилось после нереста. Независимо от пола в 2 раза упало содержание ДГК, в 6 раз возросло содержание АРК, а процентное содержание ЭПК существенно не изменилось (Pérez et al., 2007).

Физиологические особенности накопления жира тоже оказывают существенное влияние на процентное содержание ЖК рыб. Жирная рыба, накапливающая жиры непосредственно в мышечной ткани, богата, главным образом, триацилглицеринами, тощая рыба содержит, в основном, полярные липиды (ПЛ) (Henderson, Tocher, 1987). По содержанию насыщенных ЖК (16:0, 18:0, 14:0) ТАГ практически не отличаются от ПЛ (Henderson, Tocher, 1987; Gomes et al., 2016). Однако, основную долю ТАГ составляют МНЖК (18:1n-9, 16:1n-7, 18:1n-7), в то время как в ПЛ доминируют ПНЖК (22:6n-3, 20:5n-3, 20:4n-6) (Henderson, Tocher, 1987; Gomes et al., 2016). В результате, процентное содержание ЖК в жирной и тощей рыбе сильно различается. Принимая во внимание большую стабильность ЖК состава ПЛ по сравнению с ТАГ (Gomes et al., 2016), в тощей рыбе ЖК состав, вероятно, более консервативен, чем в жирной.

Жирнокислотную вариабельность разных органов и тканей рыб в данном обзоре мы рассматривать не будем, поскольку для изучения спектров питания и оценки пищевой ценности рыб в отношении ПНЖК наиболее часто используется только мышечная ткань (например, Hiraoka et al., 2014).

Подводя итог данной главе можно выделить следующее. Рыбы, в отличие от других гидробионтов, не имеют ярко выраженных особенностей ЖК состава

зависящих от таксономической принадлежности, т.е. не имеют специфических маркеров. Процентное содержание ЖК у рыб подвержено влиянию многих факторов, например, рациона, трофического уровня, стадии развития, пола, сезона, способа накопления жира, ряда экологических факторов и т.д. Из всех гидробионтов рыба является наиболее ценным источником n-3 ПНЖК, поскольку независимо от таксона доминирующими кислотами среди ПНЖК являются именно ЭПК и ДГК. Роль этих ЖК для здоровья человека рассмотрим в следующей главе.

1.2. Незаменимые ПНЖК в физиологии и метаболизме рыб и человека

1.2.1. Значение ПНЖК для физиологического состояния рыб. Содержание n-3 и n-6 ПНЖК в пищевых объектах рыб как важная характеристика их качества

Традиционно в ихтиологии для быстрой и приблизительной оценки состояния рыб используются физиологические параметры (индексы), базирующиеся на соотношениях линейных размеров и веса рыб (Jakob et al., 1996; Froese, 2006). Для более точной оценки состояния здоровья рыб и прогноза продуктивности популяций совместно с традиционными индексами используют биохимические показатели, например, состав и содержание липидов, включая жирные кислоты и стерины, аминокислоты, макро- и микроэлементы (Arts, Kohler, 2009). Из всех этих важных параметров мы рассмотрим только жирные кислоты.

Среди жирных кислот физиологически ценными для рыб признаны длинноцепочечные ПНЖК семейства n-3, а именно, ЭПК и ДГК, и семейства n-6, а именно, АРК (Koven, 2003; Tocher, 2010). Как и все остальные жирные кислоты ПНЖК могут служить источником энергии в клетках, если потребляемое количество этих кислот превосходит необходимое и достаточное (Tocher, 2003). Однако есть и исключение из этого правила: ДГК, главным образом, аккумулируется и не расходуется на энергетические цели, тем более, что является

неподходящим субстратом для β -окисления (Sargent et al., 2002). Большая часть ПНЖК в составе фосфолипидов используется для построения клеточных мембран, формируя основу липидного бислоя. ДГК как раз является приоритетной кислотой, выполняющей строительную функцию во всех мембранах, но в особенности в мембранах клеток нервных тканей (Feller, 2008; Wassell, Stillwell, 2008). Уникальной функцией обладают две ПНЖК, а именно 20:4n-6 и 20:5n-3. Из АРК и ЭПК путём ферментативного окисления производятся гормоноподобные биологически активные вещества – эйкозаноиды (Simopoulos, 1991, 2000; Schmitz, Ecker, 2008). Эйкозаноиды производятся практически всеми тканями и служат для регуляции работы сердечно-сосудистой системы, свёртывания крови, иммунного ответа, воспалительных процессов, работы репродуктивных органов, участвуют в метаморфозе рыб (Schmitz, Ecker, 2008). Отсутствие АРК, ЭПК и ДГК в пище рыб в течение длительного времени приводит к появлению различных патологий: миокардита (воспаление сердечной мышцы), ожирения печени и кишечника, эрозии плавников, жаберного кровотечения, искривления позвоночника, снижения репродуктивного потенциала и т.д. (Sargent et al., 2002; Glencross, 2009). На уровне популяции отмечается снижение скорости роста и увеличение смертности у рыб (Glencross, 2009). Предупреждение развития перечисленных патологий путём введения в рацион различных ЖК позволяет обнаружить ЖК, которые являются незаменимыми (эссенциальными) для конкретных видов рыб. John Castel в 70-х годах прошлого века обнаружил и детально описал симптомы дефицита ПНЖК у рыб, и произвёл количественную оценку их потребностей в ПНЖК (Tocher, 2010). С тех пор разными авторами опубликовано много работ с оценкой потребностей ПНЖК у разных видов морских и пресноводных рыб (Tocher, 2010). Была предложена идея двух-порогового лимита ПНЖК у рыб. Первый порог – минимальное количество ПНЖК, необходимое для профилактики развития патологий. Второй порог – оптимальное количество ПНЖК, требуемое для

улучшения ростовых характеристик и выживаемости рыб. Далеко не все исследователи признают наличие двух порогов (Tocher, 2010).

Потребности рыб в тех или иных ЖК сильно варьируют. Для пресноводных и диадромных (проходных) рыб, способных синтезировать длинноцепочечные ПНЖК из С18 ПНЖК, эссенциальными ЖК считаются 18:2n-6 и 18:3n-3, достаточное содержание которых в пище обеспечивает оптимальное развитие рыб. Достаточным считается содержание ~1% (0.4-2.0%) эссенциальных ПНЖК от сухой массы пищи (Tocher, 2010). По потребностям в этих ПНЖК пресноводных рыб разделяют на 3 группы. Холодноводные виды, включающие лососевых, которые требовательны к наличию в пище 18:3n-3; тепловодные виды, например, тиляпия, которым необходима 18:2n-6; и рыбы, например, *Ictalurus punctatus* и *Cyprinus carpio*, в рационе которых должны присутствовать обе ПНЖК (Tocher, 2010). Дополнительное включение длинноцепочечных n-3 ПНЖК в рацион пресноводных рыб улучшает показатели их роста (Santha, Gatlin, 1991). Yang и Dick (1994) в экспериментальных условиях показали, что пресноводные рыбы (*Salvelinus alpinus* и *Oncorhynchus mykiss*), получающие 18:2n-6 и 18:3n-3 с пищей, эффективно синтезируют АРК и ДГК. Тем не менее оба вида при потреблении пищи, обогащённой АРК и ДГК, росли лучше, чем при отсутствии этих ЖК в пище (Yang, Dick, 1994). Ahlgren с коллегами (2009) обнаружили связь потребности в ПНЖК с типом питания пресноводных рыб. Наиболее требовательны к высокому содержанию n-3 ПНЖК оказались хищники-бентофаги, имеющие самые высокие значения соотношений n-3/n-6 и ДГК/АРК. Хищники-рыбояды оказались менее требовательны к содержанию данных ЖК в пище, а травоядно-всеядные рыбы рассматривались как самые нетребовательные (Ahlgren et al., 2009). При этом была обнаружена высокая вариабельность ЖК состава травоядно-всеядных рыб внутри одного вида (*Oreochromis niloticus*), указывающая на их способность адаптироваться к изменению качества пищи. Напротив, хищники, представители одного вида (*Clarias gariepinus*), обитающие в

разных озёрах, демонстрировали стабильность ЖК состава, что, возможно, указывает на большую значимость качества пищи для хищных рыб (Ahlgren et al., 2009). Разницу в потребностях разных видов рыб в ПНЖК необходимо учитывать при разработке кормов для аквакультуры (Bell et al., 1994; Ahlgren et al., 2009). Избыток n-3 ПНЖК в пище пресноводных рыб, вероятно, способен приводить к негативным последствиям, вплоть до развития патологий (Bell et al., 1994). Такой дифференцированный подход к разработке кормов позволит более эффективно расходовать ресурсы природных экосистем, учитывая, что источником n-3 ПНЖК для аквакультуры служат морские экосистемы.

В отличие от пресноводных рыб, все морские рыбы требовательны к содержанию С20 и С22 ПНЖК в пище. В их рационе должны присутствовать длинноцепочечные ЭПК и ДГК, которые и считаются эссенциальными для морских рыб (Koven, 2003; Arts, Kohler, 2009; Tocher, 2010). Потребности морских рыб в ЭПК и ДГК варьируют. Для таких видов, как *Psetta maxima*, *Pagrus major*, *Dicentrarchus labrax*, *Sciaenops ocellatus* и *Sebastes schlegeli* достаточно около 1% ЭПК+ДГК от сухой массы корма, в то время как для видов *Rhabdosargus sarba*, *Pseudocaranx dentex* и *Pleuronectes ferrugineus* требуется повышенное содержание ЭПК+ДГК, составляющее до 2.5% от сухой массы корма (Tocher, 2010). Количественные данные по потребностям морских и пресноводных рыб в АРК (ПНЖК семейства n-6) немногочисленны (Bell, Sargent, 2003; Tocher, 2010). Количество эссенциальных ПНЖК, необходимых для оптимального роста рыб, может варьировать в зависимости от соотношения отдельных ПНЖК. Например, при соотношении ДГК/ЭПК в пище = 1.0, потребность в этих ЖК составляла 0.9%, а при соотношении = 0.5, потребность в ДГК и ЭПК возрастала до 1.9% (Tocher, 2010). То есть, потребности в ПНЖК снижаются при увеличении соотношения ДГК/ЭПК в пище. В целом эти данные свидетельствуют о большей ценности ДГК для исследованных рыб, чем ЭПК, что подтверждается многими авторами

(Kalogeropoulos et al., 1992; Watanabe, 1993; Ibeas et al., 1994; Rodriguez et al., 1998; Hamre et al., 2002).

В течение жизни рыб потребности в ПНЖК меняются (Sargent et al., 2002). На личиночной стадии потребности в ЭПК и ДГК выше, чем на более поздних стадиях развития рыб, хотя таких сравнительных работ было проведено немного (Tocher, 2010; Немова и др., 2015б). Кроме того, у личинок морских рыб потребности в ДГК гораздо выше, чем в ЭПК, что связывают с активным ростом и развитием органов зрения и нервной системы (Sargent et al., 2002). Содержание АРК в пище личинок рыб морского окуня (*Sparus aurata*), составляющее 1-1.5% от сухой массы корма, значительно увеличило скорость роста личинок и их стрессоустойчивость (Koven et al., 2001). Напротив, добавление АРК в корм желтохвостой камбалы (*Pleuronectes ferrugineus*) привело к снижению скорости роста, увеличению смертности и ухудшению пигментации (Ishizaki et al., 1998). Снижение содержания n-3 ПНЖК и увеличение АРК в рационе камбалообразных на личиночной стадии развития привело к нарушениям метаморфоза, а именно, неправильной пигментации и замедлению миграции глаза (Villalta et al., 2005; Hamre, Harboe 2008а, б). Lund с соавторами (2008) также связали нарушение пигментации у личинок камбалы *Solea solea* с повышенным содержанием АРК в рационе этих рыб. Авторы предположили, что такое влияние АРК на метаморфоз камбалообразных вызвано не самой ЖК, а образованными из АРК простагландинами PGE2 (Lund et al., 2008). Однако взрослым рыбам камбалообразных АРК необходима, так как эйкозаноиды, образованные из АРК, обеспечивают синхронизацию нереста (Sargent et al., 1997). Накопление АРК в отдельных органах, например, в жабрах и почках у палтуса, и в молоках у морского окуня, вероятно, объясняется специфической физиологической ролью этой ПНЖК (Castell et al., 1994; Bell et al., 1996).

Недостаток ПНЖК в пище рыб вызывает изменение в синтезе ЖК, что приводит к появлению специфических ЖК в тканях рыб, которые могут служить

маркерами дефицита ПНЖК (Tocher, 2010). Одной из таких кислот является 20:3n-9. При отсутствии в пище 18:2n-6 и 18:3n-3, а также АРК, ЭПК и ДГК субстратом для $\Delta 6$ десатуразы становится 18:1n-9. Синтезированная 18:2n-9 подвергается действию ферментов элонгаз и затем из 20:2n-9 под действием $\Delta 5$ десатуразы образуется 20:3n-9 (Tocher, 2010). Однако, так как в рыбе даже при дефиците эссенциальных ПНЖК в небольших количествах они всё равно присутствуют, то было предложено маркером дефицита ПНЖК использовать соотношение 20:3n-9/ДГК (Castell et al., 1972а, б). Например, при значениях соотношения = 0.4 в фосфолипидах радужной форели, рыба испытывала дефицит в n-3 ПНЖК (Tocher, 2010). В полярных липидах печени *Coregonus lavaretus maraena* при сильном недостатке ПНЖК в корме соотношение 20:3n-9/ДГК достигало 2.6 (Tocher, 2010). Этот маркер применяется только в отношении пресноводных рыб, у которых активны $\Delta 5$ и $\Delta 6$ десатуразы (Tocher, 2010). В морских рыбах синтез 20:3n-9 невозможен, но некоторые авторы обнаруживают повышенное содержание 18:2n-9 и 20:2n-9 при дефиците ПНЖК в пище (Tocher, et al., 1988; Kalogeropoulos et al., 1992; Tocher, 2010).

Итак, некоторые n-3 и n-6 ПНЖК, а именно ЭПК, ДГК и АРК необходимы для нормального роста и развития рыб. Эти ПНЖК играют важную роль во многих процессах у рыб и являются предшественниками в синтезе гормоноподобных веществ, эйкозаноидов. Эффективность собственного синтеза данных ПНЖК у рыб сильно варьирует. В целом основным источником ЭПК, ДГК и АРК для рыб является пища.

1.2.2. Значение ПНЖК для здоровья человека и основные источники этих веществ

Все жирные кислоты, присутствующие в питании человека можно разделить на четыре основные группы: насыщенные (НЖК), моновенасыщенные (МНЖК), полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) и транс-жирные кислоты.

Количество транс-жирных кислот в питании человека было незначительным, и основным источником этих ЖК были продукты (мясо, молоко, жир) из жвачных животных (Da Silva et al., 2015). После введения в пищевую промышленность гидрогенирования растительных масел, доля транс-жирных кислот в питании человека сильно выросла. Помимо роста транс-ЖК в диете современного человека увеличилось и потребление НЖК, n-6 ПНЖК и жира в целом (Simopoulos, 1999). Основные n-6 ПНЖК рациона человека это 20:4n-6, главным источником которой служит мясо животных, и 18:2n-6, поступающая к нам из растительных масел, семян и орехов. Среди ПНЖК семейства n-3 в рационе человека доминируют 20:5n-3, 22:6n-3 и 18:3n-3. Основным источником ЭПК и ДГК для человека служит рыба и морепродукты (Gladyshev et al., 2009). АЛА поступает к человеку из растительных масел, семян, орехов и зелёных частей растений.

Жирные кислоты в организме человека выполняют несколько функций, одна из которых структурно-функциональная. Мембрана клеток представляет собой бислой фосфолипидов с белковыми включениями. Фосфолипиды состоят из полярной части (“головки”) и двух неполярных молекул ЖК, которые присоединяются к фосфолипиду в положение *sn*-1 и *sn*-2. Как правило, в положении *sn*-1 находятся НЖК или МНЖК, например, стеариновая или олеиновая (18:0, 18:1n-9), а в положении *sn*-2 находятся ПНЖК. Состав ЖК мембран клеток разных органов и тканей сильно варьирует. В сетчатке глаза человека 90% всех ЖК составляют всего 5 кислот: ДГК (20-25%), 16:0 (18-22%), 18:0 (15-20%), 18:1n-9 (16-19%) и АРК (9-12%) (Van Kuijk, Buck, 1992; Lauritzen et al., 2001). В клетках серого вещества коры головного мозга здорового человека доминируют 18:1n-9 (19%), 18:0 (19%), 16:0 (17%), ДГК (13.5%) и АРК (9%) (McNamara, Carlson, 2006). В фосфолипидах сердца человека преобладают АРК (22-24%), ЛК (18-20%), 16:0 (15%), 18:0 (14%), в то время как содержание ДГК достигает лишь 5% (Rocquelin et al., 1985). В печени основную долю составляют НЖК (16:0 и 18:0), а из ПНЖК преобладают ЛК (17%), АРК (8%) и ДГК (3%)

(Гладышев, 2012). Жировая ткань человека состоит, в основном, из МНЖК и НЖК: 18:1n-9 (44%), 16:0 (22%), ЛА (14%), 16:1n-7 (7%) (Hodson et al., 2008).

Метаболизм целого организма во многом определяется процессами и скоростью этих процессов, ассоциированными с мембранами (Hulbert et al., 2005). Свойства мембран во многом определяются их ЖК составом (Basan, 2006; Mason et al., 2016). Мембраны, содержащие ПНЖК, более проницаемы для ионов Na^+ , K^+ , H^+ , что приводит к более быстрому обмену веществ (Hulbert et al. 2005; Betancor et al., 2015). Однако, мембраны с высоким содержанием ПНЖК в большей степени подвержены действию окислительных агентов вызывая окислительное повреждение органелл и клетки в целом (Pamplona, 2011; Zimmiak, 2011; Naudi et al., 2013; Brenna, Carlson, 2014). Механизмов для защиты от окисления ПНЖК в организме животных и человека весьма много. Витамин Е является акцептором радикалов и действует как ограничитель перекисного окисления липидов; пероксисомная каталаза предотвращает самоокисление ПНЖК; глутатион пероксидаза - селен содержащий фермент, разрушающий перекись водорода и действующий даже при низких концентрациях перекиси; супероксид дисмутаза удаляет свободные радикалы (Henderson, Tocher, 1987). Ткани человека, в которых скорость передачи сигналов и активность мембран имеют важное значение отличаются от других тканей высоким содержанием ДГК (Рисунок 1.8). Такими тканями, в первую очередь, являются нервные, например, кора головного мозга и сетчатка глаза, фоторецепторы которой характеризуются высокой скоростью передачи сигналов (Hulbert et al., 2005; German et al., 2006; Calder, 2016).

В попытках найти преимущества молекулы ДГК в функционировании мембран по сравнению с очень близкими по строению молекулами 22:5n-6 и 22:5n-3, а также ЭПК и АЛА были проведены многочисленные экспериментальные работы (Crawford et al., 1999). Предположительно, более компактное пространственное строение липидов этерифицированных ДГК способствует более эффективному липид-белковому взаимодействию внутри

мембраны, что обеспечивает высокую эффективность восприятия светового сигнала и проведения нервного импульса (Crawford et al., 1999; SanGiovanni, Chew, 2005).

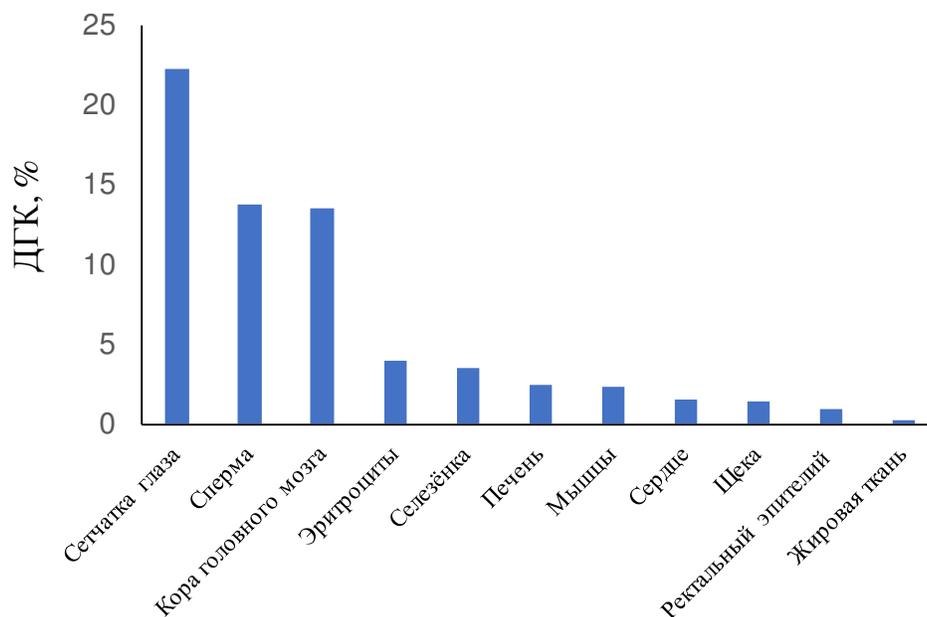


Рисунок 1.8. Содержание ДГК (% от общих ЖК) в разных органах и тканях человека (по Arterburn et al., 2006; Calder, 2016).

Напротив, для регуляции работы мембран некоторых других тканей необходима ЭПК, а не ДГК. Например, в эндотелии сосудов, ЭПК стабилизирует мембраны при возрастании температуры и увеличении количества холестерина тем самым снижая воспалительный процесс и улучшая работу эндотелия (Mason et al., 2016). ДГК уменьшает толщину мембран, увеличивает их текучесть и усиливает агрегацию холестерина в мембранах эндотелия сосудов (Mason et al., 2016).

Ещё одна функция, выполняемая ЖК в организме человека, это энергетическая. В качестве источников энергии в основном используются НЖК и МНЖК, которые в составе триацилглицеринов аккумулируются в белой жировой ткани человека (Qin et al., 2016). Помимо белой жировой ткани в организме

человека присутствует бурая жировая ткань. В отличие от белой жировой ткани, в клетках которой находится одна большая жировая капля и небольшое количество митохондрий, клетки бурого жира богаты митохондриями, а многочисленные жировые капли ассоциированы с ними (Seale, 2015; Bartelt, Heeren, 2014; Betz, Enerback, 2015). У новорожденных детей содержание бурого жира гораздо выше, чем у взрослого человека (Bartelt, Heeren, 2014). Местоположение бурого жира во многом определяется его функциями: быстрое сжигание глюкозы и липидов для производства тепла обеспечивает защиту жизненно важных органов младенца (Lidell et al., 2014; Qin et al., 2016). Однако предполагается, что это не единственная функция бурого жира. В буром жире аккумулируется большое количество ДГК, которое, вероятно, используется как пул для обеспечения роста и развития мозга в течение первых месяцев жизни младенцев (Cunnane et al., 2000).

Особенная роль в организме человека принадлежит двум ПНЖК, а именно АРК и ЭПК. Эти ПНЖК являются предшественниками в синтезе гормоноподобных веществ - эйкозаноидов (Simopoulos, 1991, 2000, 2010; SanGiovanni, Chew, 2005). Синтез эйкозаноидов начинается с отщепления АРК или ЭПК от фосфолипидов мембран с помощью фермента фосфолипазы А2 (Tassoni et al., 2008). Этот фермент не специфичен к определённому семейству ПНЖК. Поэтому та ПНЖК, АРК или ЭПК, которая находится в избытке в мембранах, в большей степени будет использоваться в синтезе эйкозаноидов. Из АРК и ЭПК синтезируются три типа эйкозаноидов – простагландины, тромбоксаны и лейкотриены (Tapiero et al., 2002; Simopoulos, 2010). Простагландины и тромбоксаны синтезируются под действием фермента циклооксигеназы (СОХ), а лейкотриены – под действием фермента липоксигеназы (ЛОХ). Эйкозаноиды, синтезированные из АРК и ЭПК отличаются по своей структуре и свойствам. Из АРК синтезируются простагландины и тромбоксаны второй серии, и лейкотриены четвёртой серии. Простагландины второй серии способствуют развитию воспалительного процесса и индуцируют боль;

тромбоксаны второй серии вызывают сужение кровеносных сосудов, усиливают агрегацию тромбоцитов, что в конечном счёте приводит к повышению артериального давления, образованию тромбов и закупорке сосудов; лейкотриены четвёртой серии вызывают спазмы бронхов и усиливают секрецию слизи (Гладышев, 2012; Tapiero et al., 2002; Simopoulos, 2010). Из ЭПК синтезируются простагландины и тромбоксаны третьей серии, и лейкотриены пятой серии, обладающие противоположными свойствами, такими как, расширение кровеносных сосудов и бронхов, снижение кровеносного давления, подавление воспалительного процесса (Simopoulos, 1991; Tapiero et al., 2002; SanGiovanni, Chew, 2005; Schmitz, Ecker, 2008). Дополнительно, из ЭПК и ДГК под действием фермента LOX синтезируются противовоспалительные медиаторы, а именно, резолвины и нейропротектины (Janssen, Kiliaan, 2014). Эти медиаторы выполняют важные функции. Например, нейропротектин D1 ингибирует воспалительные процессы и предотвращает разрушение клеток пигментного эпителия сетчатки глаза (Bazan, 2006). Кроме того, ЭПК и ДГК замедляют синтез эйкозаноидов из АРК и в целом снижают синтез эйкозаноидов (De Caterina, 2011).

Таким образом, из всех ЖК можно выделить две ПНЖК, а именно ЭПК и ДГК, которые обладают высокой физиологической ценностью и играют ключевую роль в обеспечении здоровья человека. Многочисленные медицинские исследования демонстрируют важное значение ЭПК и ДГК для профилактики и лечения разнообразных болезней человека. Ряд медицинских и эпидемиологических исследований показал высокую эффективность профилактики и лечения сердечно-сосудистых заболеваний препаратами, содержащими n-3 ПНЖК (ЭПК+ДГК) (Rice et al., 2016). Американские исследования, проведённые на более чем 22 000 людей, выявили, что еженедельное потребление n-3 ПНЖК снижает риск внезапной остановки сердца на 52% (Albert et al., 1998). Положительная связь между приёмом n-3 ПНЖК и снижением развития сердечно-сосудистых заболеваний была обнаружена в

исследовании, охватившем около 85 000 женщин (Hu et al., 2002). В последние годы появились работы, демонстрирующие отсутствие положительного эффекта от приёма n-3 ПНЖК при сердечно-сосудистых заболеваниях (Kromhout et al., 2010; Rauch et al., 2010; Strand et al., 2013). Объясняется это, главным образом, применением в последние годы высокоэффективных препаратов, на фоне которых эффект от n-3 ПНЖК становится незаметным (Rice et al., 2016).

К настоящему времени проведено много исследований по влиянию n-3 ПНЖК на когнитивные способности людей разных возрастов. Результаты этих исследований весьма противоречивы (Joffre et al., 2014). Положительное влияние приёма n-3 ПНЖК женщинами в течение беременности на улучшение внимательности детей, способность решать задачи и улучшение зрения было обнаружено одними авторами (Uauy et al., 1990; Colombo et al., 2004; Judge et al., 2007; Jiao et al., 2014), но опровергнуто другими (Tofail et al., 2006; Dunstan et al., 2008; Makrides et al., 2010). Подобные противоречивые результаты были получены и на других возрастных группах детей (Joffre et al., 2014). Наиболее устойчивые положительные результаты зарегистрированы на пожилых людях, в период снижения когнитивных способностей или деменции (Joffre et al., 2014). Например, в клиническом исследовании, проведённом в 90-х годах прошлого века, было обнаружено положительное влияние ежедневного потребления 380 мг ЭПК+ДГК на когнитивные способности пожилых людей в возрасте 70-89 лет (Givens, 2015). Эпидемиологические и клинические исследования подтверждают, что потребление n-3 ПНЖК препятствует снижению когнитивных способностей у пожилых людей (Dangour et al., 2010; Yurko-Mauro et al., 2010; Dacks et al., 2013). Однако при уже имеющихся серьёзных нейродегенеративных заболеваниях, например, болезни Альцгеймера, приём n-3 ПНЖК не оказывает существенного положительного воздействия (Joffre et al., 2014).

Положительное воздействие n-3 ПНЖК зарегистрировано при лечении депрессий (Hulbert et al., 2005; Rondanelli et al., 2011; Givens, 2015),

воспалительных процессов (Calder, 2009; Fetterman, Zdanowicz, 2009; Figueras et al., 2011), в том числе артрита (Wall et al., 2010), сахарного диабета (Hulbert et al., 2005; Hellmann et al., 2011), а также злокачественных опухолевых новообразований (Cabanès et al., 2003; Astorg, 2004; Leitzmann et al., 2004). Например, ЭПК и ДГК ингибируют рост и вызывают апоптоз клеток опухолевых новообразований молочной железы (Wu et al., 2005) и улучшают состояние здоровья людей, страдающих от рака лёгких (Murphy et al., 2011). ЭПК, ДГК и 22:5n-3 препятствуют пролиферации и вызывают апоптоз клеток колоректальной карциномы, при этом самое сильное влияние оказывает 22:5n-3 (Morin et al., 2013). Высокое содержание n-3 ПНЖК (>3 г/сутки) в пище людей, страдающих ожирением, препятствует развитию печёночного стеатоза (накопление жира в гепатоцитах) и инсулиновой резистентности, которая часто развивается на фоне ожирения (Buettner et al., 2006; De Caterina, 2011). Кроме того, у пациентов, принимающих n-3 ПНЖК наблюдали усиление транскрипции генов, участвующих в β-окислении липидов, что приводило к ослаблению синтеза липидов и усилению их окисления (Buettner et al., 2006; Siriwardhana et al., 2012).

Учреждения здравоохранения различных стран мира разработали нормы потребления ЭПК+ДГК для профилактики развития сердечно-сосудистых и прочих заболеваний (Таблица 1.3). Наиболее часто для диетологических и других расчётов используют норму, рекомендованную Всемирной организацией здравоохранения, составляющей 500-1000 мг ЭПК+ДГК в сутки (Givens, 2015). Хотя, по отчётам Комитета Великобритании по питанию и Комитета Великобритании по токсичности (Scientific Advisory Committee On Nutrition и Committee On Toxicity) лечебный эффект при заболеваниях сердечно-сосудистой системы, а именно, снижение концентрации ТАГ в плазме крови, снижение артериального давления и тромбообразования оказывает ежедневное потребление 1500-2000 мг длинноцепочечных n-3 ПНЖК (Givens, Gibbs, 2008).

Таблица 1.3.

Нормы потребления ЭПК+ДГК человеком (мг/сутки) для профилактики сердечно-сосудистых заболеваний, установленные национальными и международными организациями (по Givens, Gibbs, 2008).

Страна	ЭПК+ДГК, мг	Организация
Великобритания	200	Департамент здравоохранения (Department of Health)
Великобритания	450	Комитет по питанию и комитет по токсичности (Scientific Advisory Committee on Nutrition; Committee on Toxicity)
США	270	Медицинский институт (Institute of Medicine)
Бельгия	680	Бельгийский совет по здравоохранению (Belgian Health Council)
	500-1000	Всемирная организация здравоохранения и пищевая и сельскохозяйственная организация (World Health Organization; Food and Agriculture Organization)
	500	Международное общество по изучению жирных кислот и липидов (International Society for the Study of Fatty Acids and Lipids)

Однако в большинстве индустриально развитых стран основу питания составляет мясная продукция, выращенная на искусственных кормах, богатых n-6 ПНЖК (Гладышев, 2012; Simopoulos, 2000). В рационе населения многих европейских стран источником ПНЖК (60-80%) служат растительные и животные жиры, мясная продукция и злаковые, а общее потребление насыщенных ЖК превышает норму, рекомендованную Всемирной организацией здравоохранения (Eilander et al., 2015). В то время как потребление ЭПК+ДГК во многих странах значительно ниже рекомендованной нормы (Таблица 1.4).

Национальными медицинскими организациями также подчёркивается важность соблюдения норм потребления ПНЖК семейства n-6. Соотношение n-6/n-3 в пище человека не должно превышать 3:1 (Davis, Kris-Etherton, 2003).

Таблица 1.4.

Потребление ЭПК+ДГК (мг/сутки на одного человека) населением некоторых стран и регионов (по Givens, 2015).

Страна	Потребление ЭПК+ДГК, мг/сутки	Категория населения
Великобритания	244	Взрослые, 19-64 года
Великобритания	109	Женщины, 19-24 года
Бельгия	209	Женщины, 18-39 лет
Бельгия	75	Дети, 4-6.5 лет
Франция	344	Женщины, 45-63 года
Австралия	143	Взрослые
Северная Америка	200	Взрослые
Центральная Европа	250	Взрослые
Северная Европа	590	Взрослые
Япония	950	Взрослые

Однако соотношение $n-6/n-3$ в рационе людей, населяющих индустриально развитые страны, в несколько раз превышает рекомендованное и достигает 15:1 – 25:1 (Simopoulos, 2000, 2008, 2010; Wall et al., 2010). Тенденция к увеличению соотношения $n-6/n-3$ в рационе человека продолжается до сих пор. Например, в Европе потребление $18:2n-6$ за последние двадцать лет возросло на 50 % (Wall et al., 2010). При этом смертность от сердечно-сосудистых заболеваний в Европе занимает первое место. По эпидемиологическим данным 2015 года в целом средняя смертность от сердечно-сосудистых заболеваний в Европе составила 45% от общей смертности населения (Townsend et al., 2015). В России по данным на 2009 год смертность от сердечно-сосудистых заболеваний составляла 55% (Гладышев, 2012). Многие исследователи указывают на прямую связь между потреблением $n-3$ ПНЖК и снижением смертности от сердечно-сосудистых заболеваний (Гладышев, 2012; Simopoulos, 2000; De Caterina, 2011). Например, по данным Simopoulos (2000) у населения Европы и США содержание ЭПК в фосфолипидах тромбоцитов в 3 раза ниже, чем у жителей Японии и в 16 раз ниже, чем у жителей Гренландии, в то время как смертность от сердечно-сосудистых заболеваний в 4 и 6 раз выше, чем у жителей Японии и Гренландии,

соответственно. Население европейских стран различается по потреблению рыбы, а также по показателям смертности от сердечно-сосудистых заболеваний (Таблица 1.5). В странах, с высоким потреблением рыбы смертность от сердечно-сосудистых заболеваний в среднем в 3 раза ниже, чем в странах с низким потреблением рыбы (Таблица 1.5).

Таблица 1.5

Смертность от сердечно-сосудистых заболеваний (тыс. на 100 000 человек) и потребление рыбы (кг/человек/год) в разных странах Европы (на основании данных организации пищевой и сельскохозяйственной промышленности (Food and Agriculture Organization, FAO), 2016 и Townsend et al., 2015).

Страны	Смертность	Потребление рыбы	Страны	Смертность	Потребление рыбы
Кыргызстан	2531	2-5	Швейцария	598	10-20
Таджикистан	2252	< 2	Эстония	1492	10-20
Туркменистан	3048	2-5	Среднее	1415±234	
Узбекистан	2717	< 2	Англия	574	20-30
Среднее	2637±167		Бельгия	610	20-30
Болгария	2302	5-10	Дания	567	20-30
Венгрия	1567	5-10	Израиль	468	20-30
Казахстан	1218	5-10	Ирландия	783	20-30
Польша	1262	5-10	Италия	684	20-30
Румыния	2047	5-10	Латвия	1874	20-30
Словакия	1806	5-10	Нидерланды	565	20-30
Турция	1040	5-10	Россия	2338	20-30
Чехия	1285	5-10	Среднее	940±226	
Среднее	1566±158		Испания	513	30-60
Австрия	849	10-20	Исландия	738	>60
Беларусь	2175	10-20	Литва	1803	30-60
Германия	839	10-20	Норвегия	570	30-60
Греция	876	10-20	Португалия	607	30-60
Республика	2452	10-20	Финляндия	775	30-60
Молдова			Франция	449	30-60
Словения	923	10-20	Швеция	706	30-60
Украина	2609	10-20	Среднее	770±153	
Хорватия	1342	10-20			

Основным пищевым источником длинноцепочечных n-3 ПНЖК для человека являются водные экосистемы, и в первую очередь рыба (Gladyshev et al., 2009; Betancor et al., 2016). Абсолютное содержание ЭПК и ДГК сильно варьирует в зависимости от вида рыб и её физиологического состояния (см. Главу 1.1.4.). Различные виды рыб могут различаться по содержанию ЭПК+ДГК в сотни раз (Gladyshev et al., 2018). На основании абсолютного содержания ЭПК и ДГК в отдельных видах рыб можно рассчитать порцию рыбы, в которой содержится суточная норма ЭПК и ДГК для человека (Таблица 1.6). Приведённые порции рыб ориентировочные, поскольку человек, как правило, не питается сырой рыбой, а кулинарная обработка может оказать влияние на содержание ЭПК+ДГК в готовом продукте. К наиболее ценным видам рыб в отношении n-3 ПНЖК можно отнести сайру, сардины, скумбрию, сёмгу и сельдь, которых нужно потреблять менее 100 граммов в день для получения суточной нормы ЭПК+ДГК (Таблица 1.6). Однако, многие промысловые виды рыб, например, лещ, окунь, судак, небогаты n-3 ПНЖК, и потребляя их практически невозможно удовлетворить суточную потребность человека в этих физиологически ценных веществах.

Таблица 1.6.

Порция основных промысловых рыб (грамм сырой массы) содержащая 1 грамм ЭПК+ДГК. Расчёт порций проведён на основании абсолютного содержания ЭПК и ДГК в рыбах.

Вид	Порция, гр.	Источник
Сайра (<i>Cololabis saira</i>)	28	Cheung et al., 2016
Паляя боганидская (<i>Salvelinus boganidae</i>)	31	Гладышев и др., 2018
Сардина (<i>Sardinops sagax</i>)	39	Huynh, Kitts, 2009
Скумбрия (<i>Scomber scombrus</i>)	53	Joordens et al., 2014
Сёмга (<i>Salmo salar</i>)	83	Kitson et al., 2009
Сельдь (<i>Clupea harengus</i>)	84	Gladyshev et al., 2007; Huynh, Kitts, 2009; Joordens et al., 2014
Кета (<i>Oncorhynchus keta</i>)	100	Henriques et al., 2014
Кижуч (<i>Oncorhynchus kisutch</i>)	120	Cladis et al., 2014; Neff et al., 2014б;
Мойва (<i>Mallotus villosus</i>)	122	Huynh, Kitts, 2009
Ставрида (<i>Trachurus trachurus</i>)	133	Chuang et a., 2012
Чавыча (<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>)	144	Cladis et al., 2014; Neff et al., 2014б
Горбуша (<i>Oncorhynchus gorbusha</i>)	155	Huynh, Kitts, 2009; Gladyshev et al., 2006; Henriques et al., 2014

Нерка (<i>Oncorhynchus nerka</i>)	166	Gladyshev et al., 2012a; Cladis et al., 2014; Henriques et al., 2014
Тугун (<i>Coregonus tugun</i>)	173	Гладышев и др., 2018
Микижа (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	177	Heissenberger et al., 2010; Cladis et al., 2014; Neff et al., 2014b
Кумжа (<i>Salmo trutta</i>)	227	Heissenberger et al., 2010
Чир (<i>Coregonus nasus</i>)	236	Гладышев и др., 2018
Голец арктический (<i>Salvelinus alpinus</i>)	244	Heissenberger et al., 2010
Корюшка (<i>Osmerus mordax</i>)	289	Cladis et al., 2014
Тунец (<i>Thunnus tonggol</i>)	290	Sahari et al., 2014
Сиг (<i>Coregonus albula</i>)	291	Гладышев и др., 2018
Ряпушка (<i>Coregonus sardinella</i>)	297	Гладышев и др., 2018
Елец (<i>Leuciscus leuciscus baikalensis</i>)	301	Gladyshev et al., 2018
Хек (<i>Merluccius productus</i>)	318	Huynh, Kitts, 2009; Cladis et al., 2014
Ленок (<i>Brachymystax lenok</i>)	330	Гладышев и др., 2018
Налим (<i>Lota lota</i>)	339	Ahlgren et al., 1994; Vasconi et al. 2015; Wang et al., 2016
Хариус европейский (<i>Thymallus thymallus</i>)	344	Ahlgren et al., 1994
Минтай (<i>Theragra chalcogramma</i>)	347	Huynh, Kitts, 2009; Cladis et al., 2014
Хариус сибирский (<i>Thymallus arcticus</i>)	384	Sushchik et al., 2006; Sushchik et al., 2007
Сиг (<i>Coregonus lavaretus</i>)	388	Гладышев и др., 2018
Уклейка (<i>Alburnus alburnus</i>)	405	Vasconi et al., 2015
Треска атлантическая (<i>Gadus morhua</i>)	413	Joordens et al., 2014
Щука (<i>Esox lucius</i>)	422	Ahlgren et al., 1994; Vasconi et al. 2015; Neff et al., 2014b; Gladyshev et al., 2018
Камбала морская (<i>Pleuronectes platessa</i>)	426	Joordens et al., 2014
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i>)	431	Ahlgren et al., 1994; Vasconi et al. 2015; Gladyshev et al., 2018
Треска тихоокеанская (<i>Gadus macrocephalus</i>)	510	Cladis et al., 2014
Таймень (<i>Hucho taimen</i>)	515	Гладышев и др., 2018
Палтус (<i>Paralichthys californicus</i>)	610	Cladis et al., 2014
Окунь речной (<i>Perca fluviatilis</i>)	694	Ahlgren et al., 1994; Vasconi et al. 2015; Joordens et al., 2014; Gladyshev et al., 2018
Карась (<i>Carassius carassius</i>)	704	Ahlgren et al., 1994; Vasconi et al. 2015
Пикша (<i>Melanogrammus aeglefinus</i>)	724	Cladis et al., 2014
Камбала красная (<i>Glyptocephalus cynoglossus</i>)	725	Cladis et al., 2014
Судак (<i>Sander lucioperca</i>)	735	Ahlgren et al., 1994; Gladyshev et al., 2014; Joordens et al., 2014
Густера (<i>Blicca bjoerkna</i>)	800	Ahlgren et al., 1994; Гладышев и др., 2010; Joordens et al., 2014
Окунь морской (<i>Myxeroperca microlepis</i>)	833	Cladis et al., 2014
Пыжьян (<i>Coregonus pidschian</i>)	885	Gladyshev et al., 2018
Лещ (<i>Abramis brama</i>)	1000	Ahlgren et al., 1994; Joordens et al., 2014; Gladyshev et al., 2018

Рост численности населения Земли происходит с высокой скоростью и составляет 1.4% в год. По данным ООН и FAO в 2012 году численность человечества составила 7 миллиардов, а к 2050 году может превысить 9 миллиардов (FAO, 2009). Возникает вопрос, способны ли водные экосистемы обеспечивать население Земли, а также всех животных суши, необходимым

количеством n-3 ПНЖК? Уже сейчас промысловый вылов рыб и морепродуктов достиг своих пределов около 100×10^6 тонн в год (Pauly et al., 2002), из которых более 85% приходится на продукты морских экосистем и около 15% – на продукты континентальных водоёмов и водотоков (FAO, 2016). При этом по данным FAO среднее потребление рыбы и морепродуктов, включая аквакультуру, на душу населения составляет 20.1 кг в год (данные на 2014 год) (FAO, 2016). Среднее содержание ЭПК+ДГК в биомассе рыб и беспозвоночных составляет 2 мг/г сырого веса (Gladyshev et al., 2009). Следовательно, человек в среднем потребляет 0.11 граммов ЭПК+ДГК в сутки, что в 10 раз меньше существующей рекомендованной нормы. Очевидно, что уже сейчас человечество испытывает острый дефицит в этих физиологически ценных веществах.

Для снижения дефицита ЭПК+ДГК в питании человека существует несколько путей, а именно, аквакультура, биотехнология микроорганизмов и генная инженерия.

Аквакультура производит 44% (73.8×10^6 тонн в год, данные на 2014 год) всех рыбных продуктов на рынке (FAO, 2016; Betancor et al., 2016). Например, практически вся имеющаяся в продаже сёмга (*Salmo salar*) выращена в аквакультуре (Betancor et al., 2016). Последние несколько лет около 20% от промыслового улова рыб используется для производства кормов для аквакультуры и рыбьего жира (FAO, 2016). Основная доля рыбьего жира, а именно, 75% расходуется на корм рыбам в аквакультуре и лишь 22% на питание человека (FAO, 2016; Tocher, 2015). Увеличение объёма аквакультуры могло повлечь за собой и увеличение доли расходов промыслового улова на поддержание аквакультуры и, соответственно, снижение доли улова, которую будет потреблять человек. Однако, разработка новых сбалансированных кормов, специализированных под потребности разных видов рыб, способна снизить расход морепродуктов на аквакультуру (Tocher, 2015). За последние несколько лет (с 2009 года) объёмы продукции аквакультуры выросли на 40%, при этом потребление

морепродуктов аквакультурой осталось на прежнем уровне (FAO, 2016; Tocher, 2015). Хорошо известно, что замещение рыбьего жира на растительные масла в кормах для рыб приводят к снижению содержания ЭПК+ДГК в биомассе рыб (Wijekoon et al., 2014). Кроме того, дефицит n-3 ПНЖК у рыб вызывает развитие различных заболеваний, что дополнительно осложняет содержание аквакультуры (Benítez-Santana et al., 2007). Новые оптимизированные корма со сбалансированным составом, содержащие минимальное, но достаточное для нормального роста и развития рыб количество ЭПК и ДГК, позволяют получать высококачественную рыбную продукцию (Sales, Glencross, 2011; Turchini et al., 2009, 2011). Например, абсолютное содержание ЭПК+ДГК в лососевых рыбах, выращенных в аквакультуре, значительно превосходит таковое в дикой рыбе (Henriques et al., 2014; Tocher, 2015). Несмотря на современные разработки в данной области, остаётся нерешённым вопрос о загрязнении природных водных экосистем аквакультурой. Размещаясь на базе морей, озёр, рек и водохранилищ, предприятия аквакультуры оказывают негативное влияние на дикую рыбу, остающуюся до сих пор основным источником n-3 ПНЖК для человека (De Silva, 2012; Gladyshev et al., 2013).

Промышленное культивирование микроорганизмов, включая генетически модифицированные штаммы, синтезирующие n-3 ПНЖК, может оказаться экономически выгодным и обеспечивать часть населения Земли физиологически ценными веществами (Cao et al., 2012). Однако, далеко не все микроорганизмы, синтезирующие n-3 ПНЖК, подходят для промышленного использования. Бактерии, вероятно, являются неподходящим объектом, поскольку они не накапливают ТАГ (Sijtsma, De Swaaf, 2004). Использовать фотоавтотрофные микроорганизмы, являющиеся основными продуцентами ЭПК и ДГК в природе, для промышленного производства этих веществ экономически невыгодно (Ward, Singh, 2005; Sijtsma, De Swaaf, 2004; Mendes et al., 2009). Для поддержания оптимальной скорости роста плотность культуры таких микроорганизмов должна

быть достаточно низкой, что ведёт к низкому производству биомассы, при высоких затратах на культивирование. В небольших объёмах культивирование микроводорослей встречается в аквакультуре. Например, микроводоросли *Isochrysis*, *Chaetoceros*, *Nannochloropsis*, *Phaeodactylum* и *Pavlova* культивируют для обогащения n-3 ПНЖК зоопланктона и личинок рыб (Ward, Singh, 2005; Khozin-Goldberg et al., 2011). Культивирование гетеротрофных микроводорослей, в отличие от автотрофных, позволяет производить n-3 ПНЖК более эффективно и высококачественно (Sijtsma, De Swaaf, 2004; Mendes et al., 2009). Например, производство ДГК с помощью облигатных гетеротрофных морских динофитовых водорослей (*Cryptothecodinium cohnii*) может достигать 1-1.5 г/л в сутки (Ward, Singh, 2005). ДГК, произведённая динофитами, в основном используется для обогащения искусственных молочных смесей для младенцев и производства пищевых добавок – желатиновых капсул (Sijtsma, De Swaaf, 2004; Ward, Singh, 2005). Самыми продуктивными микроорганизмами в отношении ДГК являются траустохитриды рода *Schizochytrium*, которые производят около 10 г/л в сутки этой ЖК (Ward, Singh, 2005). ДГК, произведённая траустохитридами, применяется 1) в пищевых добавках для человека; 2) в кормах для сельскохозяйственных животных, в основном кур, для обогащения мяса и яиц птиц физиологически ценной ДГК; 3) в аквакультуре, для увеличения содержания ДГК в коловратках и ракообразных, используемых в питании личинок рыб (Raghukumar, 2008). Другая физиологически ценная ПНЖК, ЭПК, не производится микроорганизмами в промышленных масштабах, поскольку эффективность её производства низкая. Например, самые продуктивные диатомовые водоросли *Nitzschia laevis* при гетеротрофном способе питания способны производить лишь 0.175 г/л в сутки этой ПНЖК (Ward, Singh, 2005). В целом производство ЭПК и ДГК микроорганизмами дорогостоящее (Damude, Kinney, 2007). В настоящее время промышленное производство n-3 ПНЖК микроорганизмами вносит очень

маленький вклад в общее производство этих ПНЖК (Sijtsma, De Swaaf, 2004; Rubio-Rodriguez et al., 2010).

На сегодняшний день самым перспективным путём снижения дефицита ЭПК и ДГК в рационе человека можно считать производство генно-модифицированных масленичных растений, синтезирующих длинноцепочечные n-3 ПНЖК. Первым объектом генной модификации были растения рода *Arabidopsis*. После удачных экспериментов была выбрана масличная культура рыжик, *Camelina sativa*, которая легко поддаётся трансгенным манипуляциям методом инфильтрации с помощью бактерий *Agrobacterium* (Napier et al., 2014). Кроме того, *C. sativa* богата АЛК (около 45% от общих ЖК в целом растении и около 30% в семенах) (Betancor et al., 2015; Usher et al., 2015), из которой синтезируются ЭПК и затем ДГК. Путём подбора оптимального сочетания ферментов (десатураз и элонгаз) были получены растения, семена которых содержали 20-30% длинноцепочечных n-3 ПНЖК, в основном ЭПК, от общей суммы ЖК (Napier et al., 2014; Ruiz-Lopez et al., 2014). В 2014 году был произведён первый экспериментальный полевой посев трансгенных семян *C. sativa*, с генами, необходимыми для синтеза ЭПК и ДГК приблизительно в равных пропорциях (Usher et al., 2015). В собранных семенах содержание ЭПК+ДГК в среднем составило около 15% (Usher et al., 2015). Первый полевой посев показал стабильность ЖК состава получаемых семян и стандартные ростовые характеристики трансгенных растений в поле, продемонстрировав возможность получать в промышленном масштабе ЭПК и ДГК из трансгенных растений. Масла семян *C. sativa* уже были апробированы в аквакультуре на *S. salar*. Ростовые характеристики рыб и пищевая ценность рыб для человека были сопоставимыми при использовании кормовых смесей, на основе рыбьего жира и масла трансгенной *C. sativa*, содержащей 20% ЭПК и 0% ДГК от общей суммы ЖК (Betancor et al., 2015a). Несмотря на отсутствие ДГК в корме, содержание ДГК в мышечной массе рыб составляло 8%, что было в 2 раза ниже, чем у рыб,

выращиваемых на рыбьем жире (Betancor et al., 2015a). Повышенное содержание 22:5n-3 и ДГК в печени и кишечнике рыб свидетельствовало о наличии активного синтеза ДГК в рыбах (Betancor et al., 2015b). Эксперименты, проведённые другой группой учёных с использованием кормовых смесей на основе рыбьего жира и масла *C. sativa*, содержащего ЭПК и ДГК в равных пропорциях, показали, что пищевая ценность рыб *S. salar*, выращенных на растительном масле была выше (Nixson et al., 2014b). Процентное содержание ЭПК и ДГК, а также соотношение n-3/n-6 было практически одинаковым в мышцах рыб при обеих диетах, однако общее содержание липидов было выше в рыбах, потребляющих корм на основе растительного масла (Nixson et al., 2014b).

Итак, длинноцепочечные n-3 ПНЖК, а именно ЭПК и ДГК, играют важную роль для нормального функционирования сердечно-сосудистой и нервной систем человека, а также метаболизма в целом. Позвоночные животные, включая человека, не способны синтезировать эти ПНЖК в достаточных количествах и поэтому должны получать их из пищи (Gerster, 1998; Plourde, Cunnane, 2007). Ключевым источником ЭПК и ДГК для животных служат водные экосистемы. Основную долю этих ПНЖК человек получает, потребляя рыбу и другие морепродукты. Однако в целом человечество испытывает дефицит этих физиологически ценных веществ. В настоящее время ведутся работы по поиску альтернативных источников ЭПК и ДГК.

ГЛАВА 2. РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Сбор проб биологических объектов

Отдельные виды клadoцер и копепод, а также сестон для изучения влияния температуры окружающей среды на ЖК состав гидробионтов были отобраны в 1-3 повторностях летом и ранней осенью с 2007 по 2013 гг. из 10 озёр и 3 водохранилищ (Глава 3. Таблица 3.1 и 3.2). Пробы сестона брались на глубинах обитания отобранных видов зоопланктона: в пелагиали с помощью батометра

Рутнера, в литорали с помощью пластмассового ведра. Зоопланктон из пелагиали отбирался с помощью сети Джели (диаметр входного отверстия 25 см, размер ячеи 130 мкм) вертикальным подъёмом сети с глубины к поверхности водоёма. Зоопланктон из литоральной зоны водоёмов отбирали процеживанием достаточного (50-100 л) объёма воды, зачерпнутой ведром, через планктонную сеть с размером ячеи 130 мкм.

Бентосные беспозвоночные для изучения влияния таксономической принадлежности на ЖК состав были собраны в период с 2004 по 2014 г. из 23 водных экосистем. Суммарно было собрано 247 проб, включивших 68 видов пресноводных бентосных беспозвоночных (Глава 3, Таблица 3.8 и 3.9). Беспозвоночные отбирались в разные сезоны в период их доминирования или массового развития. Каждая проба включала 1-20 экземпляров разного размера одного вида зообентоса. В реках зообентос отбирался в литорали с помощью пробоотборника Сарбера (Surber-type kick-bottom sampler) или сачка. В водохранилищах и озёрах зообентос отбирался с помощью дночерпателей Петерсена или Экмана-Берджи, скребка Дулькейта или сачка. В пробоотборнике, скребке Дулькейта и сачках использовался капроновый газ с ячейей 200 мкм.

Разноногие ракообразные (Amphipoda) одного вида *Gammarus lacustris* были собраны в июле 2014 г. в четырёх озёрах: оз. Светлое, оз. Аникино, оз. Шира и оз. Шунет, в июле 2015 г. в шести озёрах: оз. Светлое, оз. Аникино, оз. Шира, оз. Шунет, оз. Красненькое и оз. Фыркал, в июле 2016 г. в трёх озёрах: оз. Матарак, оз. Утичьё-1 и оз. Утичьё-3 и в июле 2017 г. в двух озёрах: оз. Утичьё-3 и оз. Собачье. Озеро Светлое находится в горах Западного Саяна (хребет Ергаки), оз. Аникино – в Тюменской области, оз. Собачье является одним из озёр Норильской группы Норило-Пясинского бассейна, остальные озера расположены в степи Хакасии (см. Табл. 3.8). Для ЖК анализа были собраны пробы гаммарусов трёх размерных групп: мелкие (0.2-0.5 мм); средние (0.6-0.8 мм); и крупные (0.9-1.2 мм). Каждая проба мелких гаммарусов включала 3-21 экземпляров; средних – 3-7

экземпляров, и крупных – 1-3 экземпляров. Число повторностей проб *G. lacustris* всех размерных групп колебалось от 1 до 4, в основном 3. Общее число проб (*n*) *G. lacustris* для анализа ЖК было следующее: из оз. Светлое *n*=18, оз. Фыркал *n*=8, оз. Аникино *n*=16, оз. Красненькое *n*=10, оз. Шира *n*=16, оз. Шунет *n*=18, оз. Матарак *n*=7, оз. Утичьё-1 *n*=9, оз. Утичьё-3 *n*=7 и оз. Собачье *n*=6. Все животные были собраны в литоральной зоне исследуемых озёр с помощью сачка. Общее число проб (*n*) *G. lacustris* для анализа общего органического углерода и азота было следующее: из оз. Светлое *n*=6, оз. Фыркал *n*=1, оз. Аникино *n*=7, оз. Красненькое *n*=3, оз. Шира *n*=6, оз. Шунет *n*=6 оз. Матарак *n*=7, оз. Утичьё-1 *n*=7, оз. Утичьё-3 *n*=7 и оз. Собачье *n*=6. Общее число проб (*n*) *G. lacustris* для определения влажности было следующее: из оз. Светлое *n*=19, оз. Фыркал *n*=1, оз. Аникино *n*=13, оз. Красненькое *n*=3, оз. Шира *n*=16, оз. Шунет *n*=18 оз. Матарак *n*=4, оз. Утичьё-1 *n*=4, оз. Утичьё-3 *n*=4 и оз. Собачье *n*=6.

Двустворчатые моллюски собирались в верхней части Каневского водохранилища (50°20'СШ, 30°36'ВД), расположенного на р. Днепр (Украина) в окрестностях г. Киев 9 и 16 июня 2010 г. и на трёх станциях (1 – 58°04'09"СШ, 38°17'17"ВД; 2 – 58°03'12"СШ, 38°18'16"ВД; 3 – 58°02'41"СШ, 38°17'43"ВД) Рыбинского водохранилища, расположенного на р. Волга в окрестностях пос. Борок с июня по сентябрь 2007-2009 гг. Каждая проба моллюсков для анализа их ЖК состава содержала мышечную ткань 8-10 особей одного вида. Дополнительно для анализа ЖК состава были собраны потенциальные источники пищи моллюсков – сестон и седименты.

Анадромная нерка (*Oncorhynchus nerka*) в возрасте 2+ и 3+ (смолты, 9 проб разного пола) и 5+ и 6+ (взрослые особи, 5 самок и 5 самцов) была выловлена в оз. Курильское (51°27'СШ, 157°05'ВД) в июне-августе 2008 г. Жилая нерка в возрасте 5+ и 6+ (7 особей) была выловлена в оз. Кроноцкое (54°47'СШ, 160°13'ВД) в марте и августе 2010 г. Оба озера расположены на полуострове Камчатка. Для ЖК

анализа была использована мышечная ткань под спинным плавником весом 0.5-1.0 г. В оз. Курильское также были собраны пробы зоопланктона для ЖК анализа.

Головастики лягушек были собраны в 4 небольших прудах (“А”, “В”, “F” и “G”), расположенных на территории Национального леса Шони на юге штата Иллинойс (США) (37°15'СШ, 89°21'ЗД). Пруды “А” и “В” полностью, а “F” и “G” частично были затенены лесным пологом. С помощью рыболовного сачка из пруда “А” были отловлены головастики *Pseudacris crucifer* Wied-Neuwied из пруда “В” – *Lithobates clamitans* Latrielle, из пруда “F” - *L. clamitans* и *Lithobates catesbeianus* Shaw и из пруда “G” - *L. clamitans* и *P. crucifer*. Содержимое кишечника было извлечено из переднего отдела кишечника у крупных видов *L. catesbeianus* (240.1 ± 14.2 мг сырого веса) и *L. clamitans* (143.6 ± 4.0 мг), или целиком из всего кишечника у мелкого вида *P. crucifer* (79.3 ± 1.6 мг). Пробы содержимого кишечника были использованы для изучения их ЖК составов. Для ЖК анализа были собраны пробы мышечной ткани головастиков (70-300 мг сырого веса) из основания хвоста и пробы потенциальных источников пищи головастиков, а именно, водных насекомых, зоопланктона, фитопланктона, перифитона и донных осадков. Водные насекомые были собраны фильтрацией воды через сито с размером пор 595 мкм и выбраны с сита пинцетом. Пробы зоопланктона были собраны фильтрацией 30 л воды через капроновый газ с размером пор 106 мкм и затем осаждением на стекловолокнистых фильтрах, предварительно прокалённых при температуре 450°C в течение 3 часов (Whatman GF/F, размер пор 0.7 мкм) вакуумной фильтрацией. Из части фильтрата (150–250 мл), оставшегося при пропускании воды через газ с размером пор 106 мкм, были сформированы пробы фитопланктона осаждением на стекловолокнистые фильтры (Whatman GF/F). Пробы донных осадков и пробы перифитона, собранного соскребанием с различных погружённых в воду субстратов, были также сконцентрированы на стекловолокнистых фильтрах (Whatman GF/F).

Дополнительно были собраны пробы зоопланктона и водных насекомых для идентификации доминирующих таксонов.

На озере Чистое (бассейн Горьковского водохранилища, Ярославская обл., 57°43' с.ш., 40°33' в.д.) были собраны пробы птиц (серая цапля) и рыб (густера) с июня по август 2008 г. Площадь озера составляла 4.5 км², средняя глубина – 1 м, максимальная глубина – около 2 м. Серые цапли гнездились на вершинах высоких (15–20 м) сосен на расстоянии ~30 м от уреза воды. Один раз в месяц одновременно отбирали по три пробы мышечной ткани серой цапли и густеры, обитающей в озере вблизи поселения птиц. Всего было собрано по 9 проб мышечной ткани птиц и рыб. У рыб мышцы вырезали под спинным плавником, у птиц – часть грудной мышцы. Отбор проб выполнили д.б.н. А. В. Крылов и М. И. Малин.

Таким образом, для последующих анализов использовались пробы из 35 водоёмов (озёр, водохранилищ и прудов) и 8 рек, расположенных на территории 6 стран: России (Красноярский край, Камчатский край, Республика Коми, Республика Хакасия, Тюменская и Ярославская области), Беларуси, Украины, Польши, Германии, США (Рисунок 2.1). Сбор проб выполнили автор, д.б.н. Н. Н. Сущик, д.б.н. О. П. Дубовская, д.б.н, профессор А. А. Протасов, к.б.н. Е. В. Лепская, к.б.н. Е. Г. Пряничникова, к.б.н. Ж. Ф. Бусева, к.б.н. Е. Б. Фефилова, к.б.н. М. А. Батурина, к.б.н. Т. А. Шарапова, к.б.н. Л. А. Глущенко, к.б.н. И. В. Зуев, А. В. Агеев, М. Р. Уайлс, С. Д. Петерсон, К. Дж. Регестер.

В 2008 году были собраны и проанализированы консервы тихоокеанской сайры (*Cololabis saira*), балтийских шпрот (*Sprattus sprattus*) и тихоокеанской сельди (*Clupea harengus*) одного производителя из пяти супермаркетов г. Красноярска. Консервы шпрот и сельди приобретались в трёх супермаркетах в трёх повторностях. Консервы сайры были приобретены в двух супермаркетах, в трёх повторностях. Следовательно, суммарно было отобрано и проанализировано по 9 проб шпрот и сельди и 6 проб сайры. Все консервы были с добавлением

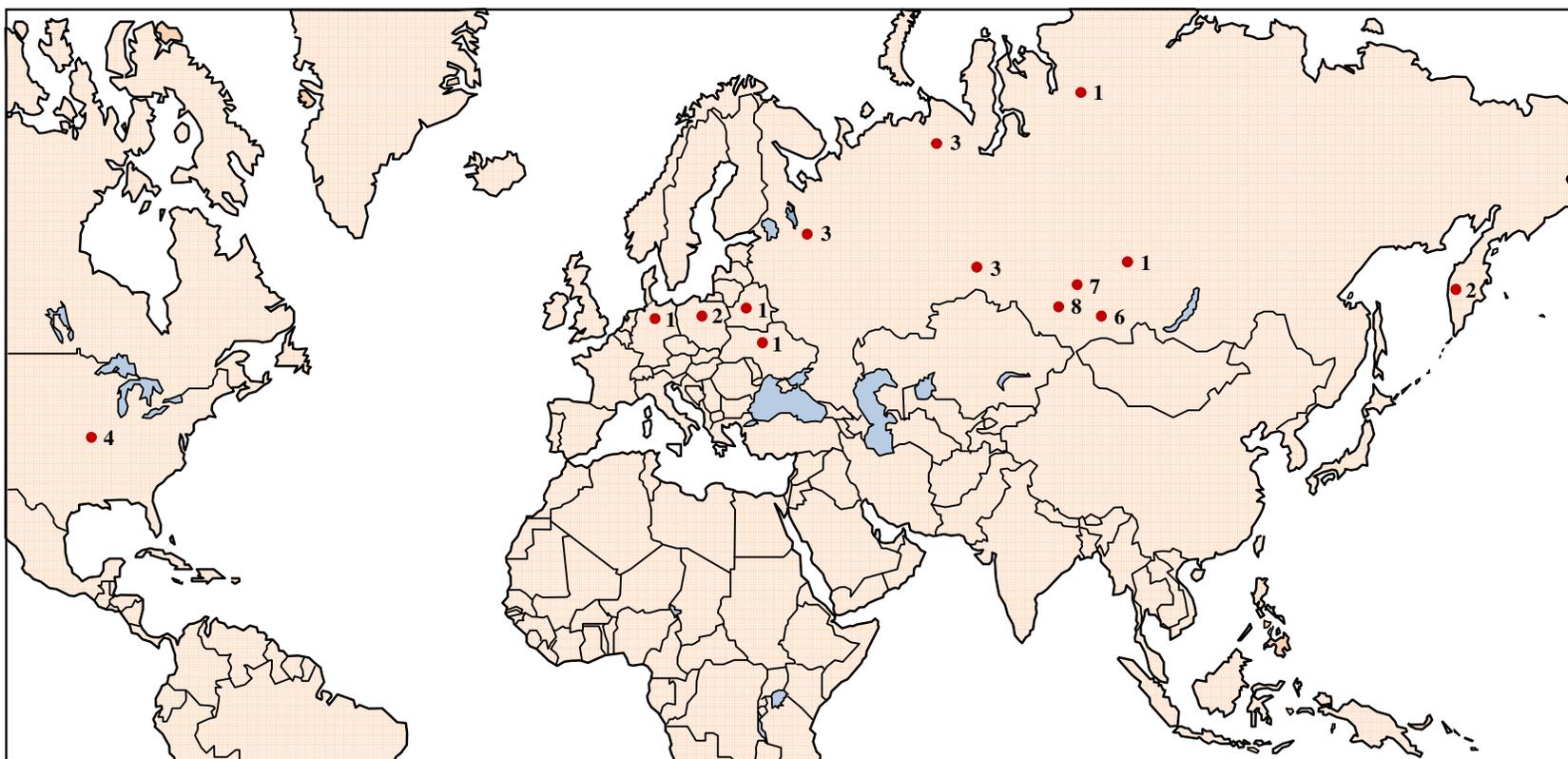


Рисунок 2.1. Карта района сбора проб. Цифрами обозначено количество водных объектов, в которых были собраны пробы.

подсолнечного масла. В 2016 году были собраны и проанализированы консервы сайры натуральной и сайры натуральной с добавлением масла 14 производителей в четырёх повторностях (общее число проб =56). Консервы приобретались в разных супермаркетах г. Красноярска. Из каждой банки консервов было взято по 0.3-0.5 грамма предварительно гомогенизированной сырой массы для анализа состава и содержания ЖК, и по 10-15 граммов – для определения влажности образцов.

Печень сельскохозяйственных животных, а именно, кур, свиней и коров была приобретена в магазинах г. Красноярска. В магазинах печень хранилась при температуре -8 °С не более 7 суток. Приобретённая печень была разморожена при температуре 4 °С. Куски сырой печени массой около 10 г были гомогенизированы. Из гомогенизированной массы было взято 1-2 г для анализа состава и содержания ЖК. Оставшаяся масса печени была подвержена кулинарной обработке в этот же день. Из готового к употреблению продукта было взято около 1-2 г для ЖК анализа. Кулинарную обработку проводили д.т.н. Губаненко Г. А. и Речкина Е. А.

2.2. Водохранилище Бугач

Водохранилище образовано на р. Бугач, вторичном притоке р. Енисей. Находится вдхр. Бугач в степной местности, частично занятой пастбищами и полями, на окраине г. Красноярска. В него впадают ручьи Пяткова и Каракуша, сток осуществляется через переливную плотину. Площадь поверхности вдхр. Бугач около 32 га, максимальная глубина – 7 м, средняя глубина – 2 м. Глубина на станции отбора проб составляла 4.5 м. Стратификация на станции отбора проб отсутствовала. Площадь водосбора – 116 км². Коэффициент водообмена составляет около 2.3 объёма в год, что соответствует времени удерживания около 160 суток. Водохранилище используется в рекреационных целях. Весной в 2007 и 2008 гг. в пелагиале доминировали диатомовые водоросли (*Stephanodiscus* sp.), которые в июне сменились цианобактериями (*Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn.

et Kom.), вызвавшими «цветение» водоёма. В течение коротких периодов доминировали эвгленовые (*Trachelomonas* sp.) и динофитовые водоросли (*Peridinium* sp.). Зоопланктон был представлен науплиями, копеподами и взрослыми особями *Cyclops vicinus* Uljanine и коловратками родов *Polyarthra*, *Brachionus* и *Asplanchna*.

2.3. Описание эксперимента с *Daphnia galeata*

Эксперименты на *Daphnia galeata* (Cladocera) при контролируемой диете проводились с целью апробации метода изотопного анализа отдельных веществ направленного на изучение трофических взаимодействий в водных экосистемах.

2.3.1. Культивирование организмов

Исходная культура клона *Daphnia galeata*, выделенная из водохранилища Бугач в 2001 г., поддерживалась в водопроводной воде, освобождённой от хлора отстаиванием в течение 7 дней. Дафнии содержались при температуре 20-26 °С. Питались дафнии зелёными микроводорослями *Chlorella vulgaris* (коллекция Института Биофизики СО РАН). В эксперименте *C. vulgaris* и *Cryptomonas* sp. (коллекция Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) применялись как корм для *D. galeata*. Культивирование *C. vulgaris* и *Cryptomonas* sp. проводили при температуре 18-22 °С и освещении 6 кЛк (режим свет : темнота 16 : 8 ч). *C. vulgaris* выращивали на среде Тамия в 1-л колбах с использованием барботажа воздухом. *Cryptomonas* sp. культивировался на WC среде в 250-мл колбах без аэрации. Культивирование водорослей проводила к.б.н. Е. С. Кравчук.

2.3.2. Подготовка кормовой смеси

Водоросли из культур сгущались и отделялись от среды центрифугированием. Условия центрифугирования: для *C. vulgaris* – 6 минут при 4000 об/мин, для *Cryptomonas* sp. – 8 минут при 1000 об/мин.

Сконцентрированные водоросли хранились в небольшом объёме воды при температуре +4 °С. Аликвота концентрированных водорослей разбавлялась обесхлоренной водопроводной водой до достижения концентрации ≈ 1 мг/л органического углерода. Для получения заданной концентрации процесс разбавления контролировался измерением DCMU-флуоресценции (с использованием гербицида диурона – DCMU, см. ниже гл. 2.11.1) хлорофилла (Gaevsky et al., 2005) на флуориметре ФЛ-303 (Сибирский Федеральный университет, Красноярск, Россия) со световыми фильтрами, пропускающими 410 и 540 нм. Перед экспериментом для каждой культуры водорослей были построены калибровочные кривые для DCMU-флуоресценции в зависимости от содержания органического углерода измеренного с помощью элементного анализатора (Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200, ThermoQuest, Италия). Оценку содержания органического углерода и построение калибровочных кривых выполняла к.б.н. А. А. Колмакова Измерение DCMU-флуоресценции хлорофилла выполняла к.б.н. О. В. Барсукова (Анищенко).

2.3.3. Протокол эксперимента

Эксперименты проводились при комнатном освещении (цикл свет : темнота 16 : 8 ч) и температуре 18-22 °С, и состояли из двух этапов. Первый этап заключался в адаптации исходной культуры дафний к заданному корму. Адаптация проводилась, чтобы избежать искажения сигналов $\delta^{13}\text{C}$, которое могло происходить вследствие неполной замены пула ЖК в дафниях за время эксперимента (Вес et al. 2011). Этап адаптации занимал 7 суток, поскольку для дафний и других видов зоопланктона требуется ~1 неделя для полного обновления их пула ЖК (Taipale et al., 2009; Gladyshev et al., 2010). Во время адаптации дафнии выдерживались в шести 3-х литровых стеклянных лабораторных сосудах с кормовой суспензией. В каждом сосуде находилось 339 ± 34 экз., 33.2 ± 1.7 мг (сырой вес) *D. galeata* разных возрастов и размеров для моделирования природной

популяции. Ежедневно 10% среды в каждом сосуде заменялось свежей порцией воды, содержащей кормовую суспензию с концентрацией углерода ≈ 1 мг/л.

После завершения адаптационного периода все животные из каждого 3-х литрового сосуда были перемещены в 1 литровые сосуды со свежеприготовленной порцией кормовой суспензии. Шесть 1 литровых сосудов были помещены в “планктонное колесо” (диаметр 38 см, 0.2 об/мин, Gladyshev et al., 1993) для обеспечения однородности условий, а именно, предотвращения осаждения водорослей и скопления животных у стенок (Рисунок 2.2). Ежедневно 50% среды в каждом 1 литровом сосуде заменялась новой порцией кормовой суспензии. За время эксперимента было выполнено 2 серии описанных выше двухэтапных экспериментов. В первой серии в 5 сосудах кормом была *C. vulgaris*, а в одном сосуде кормом выступал *Cryptomonas* sp. Во второй серии в 5 сосудах кормом был *Cryptomonas* sp., а в 1 сосуде – *C. vulgaris*. В дальнейшем *D. galeata*, питающаяся *C. vulgaris*, будет обозначаться как *Daphnia* (Chl), а *D. galeata*, питающаяся *Cryptomonas* sp., будет обозначаться как *Daphnia* (Cry).

Пробы водорослей для последующих анализов ЖК и ИАОВ брались на разных этапах эксперимента непосредственно из накопительных культур, из которых готовилась кормовая смесь. В итоге было взято 9 проб *C. vulgaris*: 3 пробы в конце первой серии (10-й день), 3 пробы на 7-ой день второй серии и по 1-й пробе на 8-й, 9-й и 10-й день второй серии; и 6 проб *Cryptomonas* sp.: 3 пробы в 1-й день второй серии, и по 1-й пробе на 7-й, 8-й и 9-й день второй серии. В конце эксперимента все выращенные дафнии были взяты на анализ ЖК и ИАОВ: в первой серии – 5 проб *Daphnia* (Chl) (проба *Daphnia* (Cry) была утеряна из-за технической ошибки), и во второй серии – 1 проба *Daphnia* (Chl) и 5 проб *Daphnia* (Cry). В итоге число проб *Daphnia* (Chl) = 6, а число проб *Daphnia* (Cry) = 5.

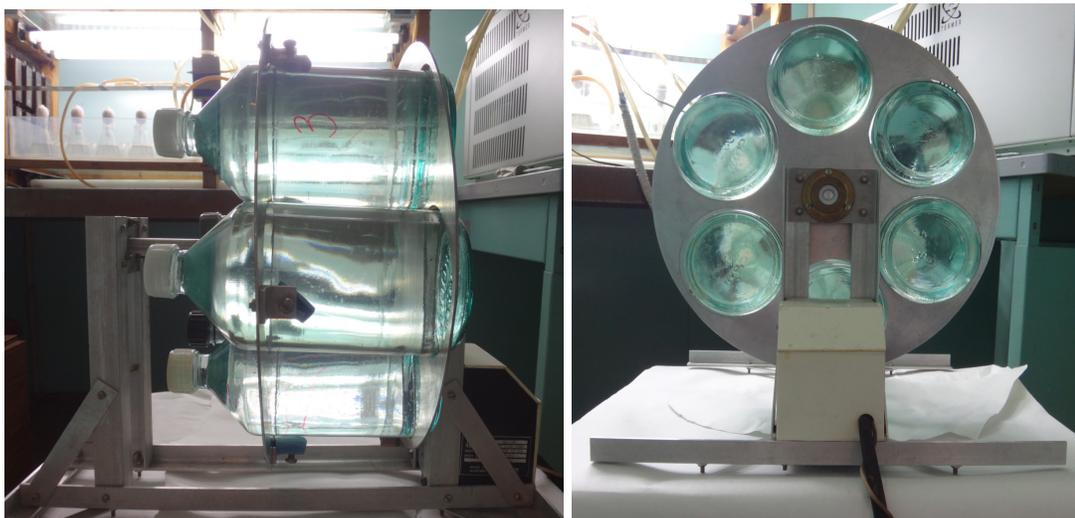


Рисунок 2.2. Экспериментальная установка «планктонное колесо».

2.4. Подготовка проб для анализа жирных кислот

2.4.1. Подготовка проб сестона и донных осадков

Собранные пробы воды фильтровались через капроновый газ с размером ячеек 130 мкм. Донные осадки собирались с помощью шприца или пластикового литрового сосуда опущенного на дно водоёма. Верхний слой донных осадков взмучивался и аккуратно собирался в ёмкости. Для ЖК анализа проб сестона было профильтровано 300-3000 мл воды, а для ЖК анализа проб донных осадков – 50-100 мл взмученных осадков сквозь мембранные фильтры (Владипор, № МФА-ОС1, г. Мытищи) с размером пор 0.45 мкм. Предварительно фильтры были трижды прокипячены в дистиллированной воде в течение 5-10 мин. Перед фильтрацией фильтры были покрыты слоем $BaSO_4$, для удобства снятия осадка с фильтров. Фильтры были подсушены при температуре 25 °С в течение 30 минут, затем слои $BaSO_4$ с содержащимися на них частицами сестона отделены от фильтров и помещены в стеклянные бюксы со смесью хлороформ-метанол (2:1 по объёму). Бюксы с пробами хранились при температуре -20°С до последующего биохимического анализа.

2.4.2. Подготовка проб беспозвоночных

Сконцентрированные пробы зоопланктона, либо бентосных животных с места отбора проб транспортировали в лабораторию в течение 1-4 часов при постоянной температуре, соответствующей температуре среды обитания. В лаборатории животные были незамедлительно рассортированы по видам или родам под стереомикроскопом. Для анализов отбирались только доминирующие или массовые в данный период полевого сезона виды беспозвоночных. После сортировки живые животные были помещены в ёмкости со специально подготовленной водопроводной водой или с профильтрованной (размер пор = 80 мкм) водой из местообитания животных на 3-24 часа для опорожнения кишечника. Затем животные одного вида были сконцентрированы на капроновом газе (в случае мелких организмов, например, кладоцер и копепод), и подсушены фильтровальной бумагой для удаления излишка воды с поверхности тел. Одна часть биомассы животных (3-2000 мг, в зависимости от размеров изучаемых животных) была помещена в бюксы со смесью хлороформ-метанол (2:1 по объёму) и содержалась при температуре -20°C до последующего биохимического анализа.

2.4.3. Подготовка проб рыб

Для анализа ЖК использовали мышечную ткань рыб. Образцы массой 0.5-2 грамма были высечены из дорсальной мышцы под спинным плавником. Мышечная ткань была помещена в бюксы со смесью хлороформ-метанол (2:1 по объёму) и содержалась при температуре -20°C до последующего биохимического анализа.

2.5. Подготовка проб для измерения влажности, определения общего органического углерода и азота и их стабильных изотопов

Часть биомассы животных (2-2000 мг) была высушена до постоянного веса при температуре 70°C. Взвешивание осуществлялось на аналитических весах с точностью 0.1 мг. Высушенные образцы хранились в эксикаторах при комнатной температуре до последующего анализа.

2.6. Анализ общего содержания углерода и азота

Измерение общего органического углерода и азота в биологических образцах проводили на элементном анализаторе Flash EA 1112 NCSoil/MAS 200 (ThermoQuest, Италия). Калибровочные кривые для элементного анализатора были построены с использованием аспарагиновой кислоты и стандартных эталонных образцов почв (ThermoQuest, Италия). Анализ общего органического углерода выполняла к.б.н. А. А. Колмакова

2.7. Анализ жирных кислот

Перед биохимической обработкой в пробы, хранившиеся при температуре -20°C, был добавлен фиксированный объём внутреннего стандарта в виде раствора C19:0 в хлороформе, с определённой концентрацией. Затем пробы гомогенизировали в фарфоровой ступке с добавлением стеклянных бус. Липиды трижды экстрагировали из проб хлороформом-метанолом (2:1). Полученные экстракты осушали пропусканием через слой безводного Na₂SO₄. Растворители выпаривали на роторном вакуумном испарителе при температуре 37 °C. Затем проводили метилирование ЖК методом кислотного метанолиза. Для этого в грушевидную колбу с сухими липидами добавляли с избытком смесь метанола : серной кислоты (50:1 по объёму) и кипятили на водяной бане при температуре 85 °C в течение 2 часов с использованием обратных холодильников. Затем в полученную смесь добавляли двойной объём дистиллированной воды (1 мл) и 2 мл гексана, смесь интенсивно встряхивали в течение 2-3 мин. После этого метиловые эфиры ЖК были растворены в более лёгкой неполярной фракции – в

гексане, а вода с примесями находилась в нижней части колбы. С помощью делительной воронки неполярная фракция с метиловыми эфирами ЖК была отделена от полярной. Полученные растворы метиловых эфиров ЖК, растворённых в гексане, осушали пропусканием через слой безводного Na_2SO_4 . Гексан выпаривали на роторном вакуумном испарителе при температуре 37 °С.

Анализ метиловых эфиров ЖК проводили на газожидкостном хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (ГЖХ-МС, модель 6890/5975С, "AgilentTechnologies", США). Условия анализа следующие: несущий газ - гелий, ввод с делением потока, капиллярная колонка высокой полярности HP-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0.25 мм, и фазой полиэтиленгликоля, модифицированного нитротерефталевой кислотой толщиной 0.25 μm . Применяли следующий температурный режим: подъем от 100 до 190 °С со скоростью 3 °С/мин, затем 5 мин изотермально, второй подъем температуры от 190 до 230 °С со скоростью 10 °С/мин и 20 мин изотермально. Температура ввода (инжектора) 250 °С, температура детектора 280 °С; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45-450 атомных единиц.

Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли сравнением полученных масс-спектров с масс-спектрами, имеющимися в базах данных Agilent (Wiley, NIST), а также сравнением времен удерживания с таковыми стандартов (Sigma, США). Относительное содержание ЖК определяли, как отношение площади пика определённой ЖК к сумме площадей всех ЖК. Абсолютное содержание ЖК рассчитывали через площадь пика $\text{C}_{19:0}$, которая соответствовала известному количеству этой ЖК, добавленной перед биохимическими процедурами.

2.7.1. Получение диметилдисульфидных производных

Для определения положения двойных связей в мононенасыщенных ЖК проводили дериватизацию этих ЖК с образованием диметилдисульфидных

производных моноенов (Christie, 2003). Для этого к метиловым эфирам жирных кислот (1 мг) добавляли 0.2 мл диметилдисульфида и 0.05 мл раствора йода в этиловом эфире (60 мг/мл). Через 24 часа к смеси добавляли 5 мл гексана. Затем смесь промывали раствором тиосульфата натрия до исчезновения йодистой окраски. Гексан, с растворёнными в нём диметилдисульфидными производными ЖК, осушали пропусканием через слой безводного Na_2SO_4 и выпаривали на роторном вакуумном испарителе при температуре 37 °С. Полученные производные анализировали на газожидкостном хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (ГЖХ-МС, модель 6890/5975С, "AgilentTechnologies", США). Условия анализа прежние.

2.7.2. Получение диметилноксазолиновых производных

Для определения положения двойных связей в полиненасыщенных ЖК проводили дериватизацию этих ЖК с образованием диметилноксазолиновых производных полиенов (Christie, 2003). Для этого к омыленным липидам добавляли 0.2 мл 2-амино-2-метил-1-пропанола, затем колбу заполняли инертным газом гелием или аргоном, плотно закрывали и содержали при 170-190 °С в течение 1.5 часов. Затем к смеси добавляли 2 мл дистиллированной воды, подкисляли несколькими каплями соляной кислоты и экстрагировали диметилноксазолиновые производные ЖК смесью гексана : ацетона (96:4 по объёму). При необходимости растворители выпаривали на роторном вакуумном испарителе при температуре 37 °С. Полученные производные анализировали на газожидкостном хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (ГЖХ-МС, модель 6890/5975С, "AgilentTechnologies", США). Условия анализа прежние.

2.7.3. Омыление липидов

К экстрагированным из биомассы сухим липидам (2-3 капли) добавляли 1.5 мл гидроксида натрия, растворённого в метаноле (8 г/л), и затем кипятили на

водяной бане при температуре 90 °С в течение 10 мин. Для удаления неомыляемых компонентов смесь отмывали гексаном. Затем смесь подкисляли соляной кислотой и экстрагировали свободные ЖК гексаном. Экстракт осушали пропусканием через слой безводного Na₂SO₄. Гексан выпаривали на роторном вакуумном испарителе при температуре 37 °С. Анализ состава и содержания жирных кислот всех образцов выполнил автор.

2.8. Изотопный анализ отдельных жирных кислот (ИАОВ)

Условия газохроматографического анализа для метиловых эфиров жирных кислот были такими же, как при стандартном анализе ЖК методом ГЖХ-МС, описанном выше. Анализ метиловых эфиров проводился на газовом хроматографе Trace GC Ultra (Thermo Electron Corporation), сопряжённым с изотопным масс-спектрометром Delta V Plus (Thermo Fisher Scientific Corporation) через интерфейс типа III с использованием колонки Thermo DB-FFAP (длина - 50 м, внутренний диаметр - 0.25 мм, толщина неподвижной фазы - 0.25 μм). Условия изотопного анализа следующие: энергия ионизации электронов 100 эВ, коллектор Фарадея с чашками, настроенными на ионы массой 44, 45 и 46, температура реактора GuO/NiO - 940 °С. Ввод проб в режиме деления потока, при температуре 250 °С, газ-носитель - гелий, постоянная скорость потока – 1 мл/мин, градиент подъёма температуры термостата от 160 до 230 °С. Изотопные значения пиков, получаемых в процессе сжигания отдельных компонентов, разделённых на хроматографе, рассчитывались по пикам референтного газа CO₂ с известным изотопным составом, вводимого непосредственно в изотопный спектрометр трижды перед началом и в конце записи каждой пробы. В качестве вторичного референтного материала использовали смесь алканов с известным изотопным составом (C15, C20 и C25, Chiron, Норвегия). Ввод этой смеси производился через каждые 2-3 пробы для контроля точности показаний прибора при определении изотопных соотношений. Изотопные соотношения рассчитывались общепринятым

способом. Анализ изотопного содержания отдельных ЖК выполняли автор, д.б.н. Н. Н. Сущик и д.б.н. Г. С. Калачева.

2.9. Анализ стабильных изотопов азота и углерода

Пробы анализировались с помощью изотопного масс-спектрометра Delta V Plus (Thermo Fisher Scientific Corporation) сопряжённого с элементным анализатором (Flash EA 1112 Series, Thermo Electron Corporation, США) (Gladyshev et al., 2012б). Газ носитель – гелий класса 6.0. В качестве референтных газов использовали N₂ (класс 5.5, 99.9995%) и CO₂ (класс 4.5, 99.995). Значения стабильных изотопов были выражены в промилле, для углерода – относительно Pee Dee Belemnite выделенного из морских окаменелостей мелового периода *Belemnitella americana* – стандартного образца для оценки $\delta^{13}\text{C}$, и для азота – относительно атмосферного N₂. Точность измерений проверялась через каждые 12 проб с помощью стандарта USGS40 Международного агентства по атомной энергии (L-глутаминовая кислота $\delta^{15}\text{N} = -4.5\text{‰}$, $\delta^{13}\text{C}=26.39\text{‰}$). Аналитическая воспроизводимость для углерода составляла $\pm 0.2\%$, а для азота – $\pm 0.3\%$. Анализ содержания стабильных изотопов азота и углерода в образцах выполняли автор, д.б.н. Н. Н. Сущик и д.б.н. Г. С. Калачева.

2.10. Обработка проб гидробионтов

2.10.1 Обработка проб фитопланктона

Пробы фитопланктона обрабатывались двумя способами.

1. Из отобранных проб воды 0.5-3.0 л было профильтровано через мембранные фильтры (Владипор, № МФА-ОС2, г. Мытищи) с размером пор 0.8 мкм. Затем фильтры были помещены в стеклянные бюксы с фильтратом и раствором Люголя для фиксации водорослей. Идентификация, счёт и измерение линейных размеров водорослей проводилось в камере Фукса-Розенталя под микроскопом.
2. Из отобранных проб воды 0.5 л было помещено в стеклянные цилиндры.

Фиксировали водоросли добавлением раствора Люголя. В течение 15 дней цилиндры находились в тёмном месте. Затем с помощью сифона, погружённого в середину столба жидкости, было удалено 450 мл воды. Фитопланктон, содержащийся в оставшихся 50 мл воды, был идентифицирован и измерен в камере Нажотта под микроскопом (Olympus CX21, Shinjuku, Токио, Япония).

Идентификацию водорослей и камеральную обработку проб выполняла к.б.н. Е. С. Кравчук.

2.10.2. Обработка проб зоопланктона

Пробы зоопланктона отбирались фильтрацией определённого количества воды (нескольких десятков или сотен литров) через капроновый газ, с размером пор 75-130 мкм. Сконцентрированный зоопланктон помещался в стеклянные флаконы и фиксировался 4% формалином. Определение, подсчёт и измерение линейных размеров, необходимых для расчёта массы животных, проводили в камере Богорова под стереомикроскопом, для видовой идентификации использовали микроскоп (Axioskop 40, Carl Zeiss и PZO, Польша). Идентификацию видов зоопланктона и камеральную обработку проб выполняла д.б.н. О. П. Дубовская.

2.10.3. Обработка проб зообентоса

Пробы донных осадков, содержащие зообентос, промывались озёрной водой через промывалку, помещались в плотные полиэтиленовые пакеты с небольшим объёмом воды и транспортировались в лабораторию. Затем бентосные животные извлекались из пробы пинцетом и помещались в стеклянные бюксы, содержащие этанол. Идентификацию и подсчёт бентосных животных проводили под стереомикроскопом. Биомассу животных определяли весовым методом. Идентификацию видов зообентоса и камеральную обработку проб выполняли к.б.н. С. П. Шулепина, к.б.н. Т. А. Шарапова, к.б.н. Е. Г. Пряничникова, д.б.н.,

профессор А. А. Протасов и А. В. Агеев.

2.11. Расчёт эффективности переноса ПНЖК и углерода по трофическим цепям

2.11.1. Расчёт первичной продукции

Первичная продукция (ПП) была рассчитана по концентрации хлорофилла а (Хл а), оценённого по его флуоресценции (Gladyshev et al., 2011). Флуоресценция (длина волны = 685 нм) была измерена на флуориметре ФЛ-303, произведённом в Красноярском государственном университете. Флуориметр оснащён барабаном со сменными светофильтрами, пропускающими волны с длиной 410 ± 20 , 510 ± 20 и 540 ± 10 нм для дифференциальной оценки флуоресценции трёх доминирующих групп фитопланктона. Максимальный уровень флуоресценции (Фл_м) регистрировался после добавления ингибитора фотосинтеза диурона (DCMU - 3-(3,4-дихлорфенил)-1,1-диметилмочевина) и возбуждения широким спектром (400-620 нм) с интенсивностью света 120 Вт/м^2 . Первичная продукция ($\text{мг O}_2/\text{м}^2 \text{ ч}$) фитопланктона рассчитывалась по формуле:

$$\begin{aligned} \text{ПП} = & (\text{АЧ}^{\text{Cyan}} : \text{I}_{\text{пов}}) \cdot \text{C}_{\text{Хл а}}^{\text{Cyan}} \cdot \text{I}'_{\text{пов}} + (\text{АЧ}^{\text{Bac+Din}} : \text{I}_{\text{пов}}) \cdot \text{C}_{\text{Хл а}}^{\text{Bac+Din}} \cdot \text{I}'_{\text{пов}} + \\ & (\text{АЧ}^{\text{Chlor+Eugl}} : \text{I}_{\text{пов}}) \cdot \text{C}_{\text{Хл а}}^{\text{Chlor+Eugl}} \cdot \text{I}'_{\text{пов}}, \end{aligned} \quad (1)$$

где $\text{C}_{\text{Хл а}}^{\text{Cyan}}$, $\text{C}_{\text{Хл а}}^{\text{Bac+Din}}$ и $\text{C}_{\text{Хл а}}^{\text{Chlor+Eugl}}$ – концентрация Хл а Cyanophyta, Bacillariophyta + Dinophyta и Chlorophyta + Eugleniphyta, соответственно. АЧ – часовое ассимиляционное число, а $\text{АЧ}^{\text{Cyan}} : \text{I}_{\text{пов}}$, $\text{АЧ}^{\text{Bac+Din}} : \text{I}_{\text{пов}}$ и $\text{АЧ}^{\text{Chlor+Eugl}} : \text{I}_{\text{пов}}$ – показатели энергетической эффективности Хл а этих таксонов ($\text{мг O}_2 \cdot \text{м}^2$)/($\text{мг Хл а} \cdot \text{МДж}$), $\text{I}'_{\text{пов}}$ – фотосинтетически активная радиация ($\text{МДж}/(\text{м}^2 \cdot \text{ч})$), поступающая на водную поверхность во время измерения концентрации Хл а. Показатели энергетической эффективности Хл а были рассчитаны по продуктивности групп фитопланктона, измеренные экспериментально скляночным методом в кислородной модификации при 6 часовой экспозиции в

исследуемом водоёме (вдхр. Бугач) (Колмаков и др., 2005). Экспериментальные значения для Cyanophyta = 9.6, для Bacillariophyta и Dinophyta = 10.7 и для Chlorophyta и Euglenophyta = 17.1 (мг O₂ · м²)/(мг Хл а · МДж) (Колмаков и др., 2005) были использованы в уравнении 1. Для пересчёта мг O₂ в мг С был использован коэффициент – 0.32 (Алимов, 1989). Расчёт концентрации Хл а трёх групп фитопланктона для уравнения 1 был выполнен согласно Gaevskiy et al. (2005). Концентрация Хл а (мг/м³) была умножена на глубину водохранилища: 4.5 м с мая по июль и на 3.5 м с августа по сентябрь. Данные солнечной радиации были любезно предоставлены ФГБУ «Среднесибирским управлением по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды». Для расчета фотосинтетически активной радиации солнечная радиация умножалась на переводной коэффициент = 0.46. Измерение флуоресценции хлорофилла а выполнила к.б.н. О. В. Барсукова (Анищенко). Расчёт первичной продукции выполнил д.б.н., профессор М. И. Гладышев.

2.11.2. Расчёт вторичной продукции

Продукция зоопланктона была рассчитана с помощью регрессионной модели Stockwell и Johannsson (1997). При температуре воды выше 10°C использовали уравнение:

$$P_{з/п} = 10^{(-0.23 \log(M) - 0.73)} \cdot 1.12MN,$$

где $P_{з/п}$ – суточная продукция (мкг сухого веса/м²), M – средний сухой вес особи вида / группы (мкг), N – численность (количество экземпляров под м²).

При температуре воды ниже 10°C использовали уравнение:

$$P_{з/п} = 10^{(-0.26 \log(M) - 1.363)} \cdot 1.09MN,$$

Для пересчёта сухого веса в углерод был использован коэффициент – 0.43 (углерод составляет 43% от сухого вещества зоопланктона) (Алимов, 1989). Расчёт продукции зоопланктона выполнила д.б.н. О. П. Дубовская.

2.11.3. Расчёт продукции ПНЖК

Для расчёта продукции ПНЖК первичная и вторичная продукция (г С/м² в сутки) в каждую дату отбора проб была умножена на соотношение ПНЖК/С (мг/г) в sestone и зоопланктоне, соответственно. При расчёте ПНЖК/С в зоопланктоне использовали прямое измерение общего содержания углерода в пробах зоопланктона. Расчёт продукции был проведён для двух групп: группа С18-С22 ПНЖК n-3, включившая суммарное содержание 18:3n-3, 18:4n-3, 20:3n-3, 20:4n-3, 20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3 и группа С16 ПНЖК, включившая 16:2n-4, 16:3n-4, 16:4n-1, 16:2n-6, 16:3n-3 и 16:4n-3. Эффективность переноса веществ по трофическим цепям была рассчитана, как частное первичной и вторичной продукции этих веществ. Расчёт продукции ПНЖК выполнил д.б.н., профессор М. И. Гладышев.

2.12. Расчет трофической позиции консументов

Трофическая позиция (ТП) консументов рассчитывалась по формуле

$$ТП_x = (\delta^{15}N_x - \delta^{15}N_0) / \Delta\delta^{15}N + ТП_0,$$

где $\delta^{15}N_x$ – изотопное значение азота в консументе, для которого определяют ТП, $\Delta\delta^{15}N$ – константа фракционирования, равная 3.4‰, $\delta^{15}N_0$ – изотопное значение азота в травоядном консументе, которому присваивается ТП₀, равное 2.

Консументу, имеющему самое низкое значение $\delta^{15}N$, присваивается ТП₀ (Gladyshev et al., 2012b).

2.13. Статистический анализ данных

Кластерный, корреляционный, канонический корреспондентный, многомерный дискриминантный анализы, а также расчёты стандартных статистических показателей, например, стандартной ошибки среднего,

минимальные, максимальные значения, медианы и проценти́ли были выполнены с помощью пакета STATISTICA 9 (StatSoft Inc., Талса, Оклахома, США). Для обнаружения различий между средними двух выборок использовали критерий Стьюдента (t-тест), T-тест Вилкоксона, U-тест Манна-Уитни и тест Фишера. В случае большого числа выборок использовали тест Фишера LSD *post hoc*, тест Тьюки HSD *post hoc* и тест Краскела-Уоллиса (дисперсионный анализ ANOVA). Проверка на нормальность распределения данных была выполнена с помощью теста Колмогорова-Смирнова. Корреляционные графы были построены на основании коэффициентов корреляции между жирными кислотами. Статистическая обработка данных была выполнена автором и д.б.н., профессором М. И. Гладышевым.

ГЛАВА 3. РОЛЬ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ЖК СОСТАВА ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Водные беспозвоночные являются основным кормовым объектом для рыб, и, следовательно, основным источником физиологически ценных ПНЖК. Жирнокислотный состав водных беспозвоночных может зависеть от ряда факторов: таксономической принадлежности, стадии развития и экологических условий, таких как спектр питания, температура и солёность воды, конкуренция и др.

Роль филогенетического фактора долгое время недооценивалась. Однако, в последнее десятилетие ряд авторов отмечает существенное влияние таксономической принадлежности животных на их жирнокислотный состав (Kraffe et al., 2008; Lau et al., 2012). Среди экологических факторов, влияющих на ЖК состав водных организмов, одним из основных считается температура воды. Согласно гипотезе о гомеовискозной адаптации (Farkas et al., 1984), снижение температуры окружающей среды приводит к увеличению доли ненасыщенных ЖК с более низкой температурой плавления для поддержания оптимальной текучести мембран (Stillwell, Wassall, 2003; Brett et al., 2009; Koussoroplis et al., 2013). Однако, роль физиологически ценных ПНЖК, а именно ЭПК и ДГК, в гомеовискозной адаптации изучена недостаточно. Изменение солёности воды тоже оказывает влияние на ЖК состав водных животных, вызывая изменение соотношений процентного содержания ПНЖК семейств n-3 и n-6 (Фокина и др., 2010; Sarker et al., 2011; Fonseca-Madriqal et al., 2012). Тем не менее, вклад каждого из факторов в формирование ЖК состава различных видов гидробионтов в природных условиях остаётся неизученным.

В данной главе представлены результаты исследований влияния филогенетического и некоторых экологических факторов на жирнокислотный состав планктонных и бентосных беспозвоночных.

3.1. Влияние температуры воды и таксономической принадлежности планктонных беспозвоночных на их жирнокислотный состав

Для изучения влияния температуры воды и таксономической принадлежности планктонных животных на их жирнокислотный состав были собраны пробы нескольких видов кладоцер и копепод, а также пробы сестона – потенциального источника пищи этих беспозвоночных – в водоёмах, существенно различающихся по температуре. Водоёмы были расположены в двух холодных регионах - горный массив Ергаки и Большеземельская тундра, и в двух тёплых регионах умеренной климатической зоны – Европа: Республика Беларусь, Польша и Германия, и Южная Сибирь: Республика Хакасия и Красноярский край. Подробное описание мест отбора проб приведено в Таблице 3.1. Список видов зоопланктона, отобранных в исследуемых водоёмах, представлен в Таблице 3.2. Отбор, консервация и химическая обработка проб производились стандартными методами, как описано в Главе 2.

Таблица 3.1.

Описание района работ и объектов исследования. Площадь водного зеркала (A , км²), средняя глубина ($h_{\text{ср}}$, м), максимальная глубина ($h_{\text{макс}}$, м), средняя прозрачность по диску Секки (S , м), рН, температура воды (t , °С) в период отбора проб, доминирующие таксоны фитопланктона (Фито: Cya – Cyanophyta, Eug – Euglenophyta, Chl – Chlorophyta, Bac – Bacillariophyta, Din – Dinophyta), количество проб сестона (n), описание проб зоопланктона (N-количество проб, v-количество видов, t- таксон: Cl-Cladocera, Co -Copepoda), период отбора проб (м/г = месяц/год), цитируемая литература (источник).

Регион, водоём	Координаты	A	$h_{\text{ср}}$	$h_{\text{макс}}$	S	рН	t	Фито	n	N/v/t	м/г	Источник
Россия, Красноярский край												
Вдхр. Бугач	56°03' СШ 92°43' ВД	0.32	2	7	1	8.8	16-25	Cya Eug Chl	4	4/2/Cl, Co	8-9/07-08	[1]
Временный водоём	56°00' СШ 92°44' ВД	$0.5 \cdot 10^{-6}$	1.1	1.1		н. д.	24	н. д.	1	1/1/Cl	7/13	[2]
Россия, Республика Хакассия												
Оз. Шира	54°30' СШ 90°14' ВД	34.5	11.2	23.3	3.5	8.5	21-22	Cya	7	3/1/Co	6-7/08	[6, 7]
Оз. Шунет	54°36' СШ 90°20' ВД	0.47	н. д.	6.2	2	8.3	22	Cya Bac	3	3/1/Co	6-7/08	[6, 8]
Республика Беларусь												
Оз. Обстерно	55°37' СШ 27°27' ВД	9.9	5.3	12	3.65	7.6	22-30	Cya Bac	6	14/4/Cl, Co	7/10	[12, 13]
Германия												
Оз. Штехлин	53°10' СШ 13°02' ВД	4.3	23	69	3	8.6	19	Bac Chr	0	1/1/Cl	7/13	[14, 15]
Польша												
Оз. Майч Вельки	53°46' СШ 21°26' ВД	1.6	6.0	16.4	4.0	7.0	21	Bac Din Cya	0	2/2/Cl, Co	6/13	[16]
Мезокозмы	53°46' СШ 21°26' ВД	$0.6 \cdot 10^{-6}$	0.5	0.5		7.0	16-22	Bac Chl Cya	11	18/5/Cl, Co	6-8/13	[2]
Россия, горный массив Ергаки												
Оз. Ойское	52°50' СШ 93°15' ВД	0.6	6	25	4.5	7.1	10-15	Bac	16	13/4/Cl, Co	6-9/10-12	[3, 4]
Оз. Каровое	52°49' СШ 93°20' ВД	0.1	3	9	>9.0	7.1	12	Chl Bac	0	2/2/Cl, Co	8/12	[4, 5]
Россия, Большеземельская тундра												
Оз. Большой Харбей	67°33' СШ 62°53' ВД	21.3	4.6	18.5	2.7	6.4	10-14	Bac Cya	3	8/7/Cl, Co	7-8/10-12	[2, 9, 10]
Оз. Головка	67°36' СШ 62°55' ВД	3.1	1.8	12.0	1.0	8.0	10	Cya Bac	3	4/2/Co	7-8/10	[2, 9, 10]
Оз. Дваозера	67°36' СШ 62°54' ВД	0.2	~1	н. д.	н. д.	н. д.	13	Cya	0	2/2/Cl, Co	7/12	[10, 11]

н. д. – нет данных

[1] – Gladyshev et al., 2010, [2] – наши неопубликованные данные, [3] – Зуев и др., 2012, [4] – личн. сообщ. Анищенко О. В., [5] – Глушенко и др., 2009, [6] – Tolomeev et al., 2010, [7] – Задереев и др., 2014, [8] – личн. сообщ. Задереева Е. С. [9] – Fefilova et al., 2013, [10] – личн. сообщ. Кравчук Е. С., [11] – Gladyshev et al., 2011a, [12] – Razlutskiy, 2000, [13] – Семенченко, Суценя, 2014, [14] – Padišák et al., 1997, [15] – Kirilin et al., 2012, [16] – Gliwicz et al., 1981.

Таблица 3.2.

Список видов (таксонов) зоопланктона отобранных в тепловодных (Т) и холодноводных (Х) водоёмах. *n* – число проб.

Вид (таксон)	<i>n</i>	Водоём
Cladocera		
<i>Bythotrephes arcticus</i> Lilljeborg	1	Оз. Дваозера (Х)
<i>Daphnia galeata</i> Sars	2	Оз. Ойское (Х), лаб. культура ИБФ СО РАН (Т)
<i>Daphnia longiremis</i> Sars	1	Оз. Большой Харбей (Х)
<i>Sida crystallina</i> O.F.Müller	1	Оз. Большой Харбей (Х)
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	4	Оз. Ойское (Х), Оз. Большой Харбей (Х)
<i>Daphnia longispina</i> O.F.Müller	2	Оз. Каровое (Х),
<i>Ceriodaphnia pulchella+quadrangula</i>	4	Оз. Майч Вельки (Т), Мезокоосмы (Т)
<i>Daphnia magna</i> Straus	5	Мезокоосмы (Т)
<i>Daphnia pulex</i> Leydig	1	Временный водоём (Т)
<i>Daphnia pulicaria</i> Forbes	5	Мезокоосмы (Т)
<i>Diaphanosoma brachiurum</i> Lievin	7	Оз. Обстерно (Т), Мезокоосмы (Т)
<i>Leptodora kindtii</i> Focke	4	Вдхр. Бугач (Т), оз. Штехлин (Т)
<i>Simocephalus vetulus</i> O.F.Müller	1	Оз. Обстерно (Т)
Copepoda		
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> Wierzejski	1	Оз. Каровое (Х)
<i>Arctodiaptomus</i> sp.	6	Оз. Ойское (Х)
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	1	Оз. Большой Харбей (Х)
<i>Morarina duthiei</i> T. Scott & A. Scott	1	Оз. Большой Харбей (Х)
<i>Heterocope borealis</i> Fischer	1	Оз. Дваозера (Х)
<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars	2	Оз. Головка (Х), Оз. Большой Харбей (Х)
Copepoda	6	Оз. Головка (Х), Оз. Большой Харбей (Х), Оз. Обстерно (Т)
Cyclopinae	6	Оз. Ойское (Х), Оз. Майч Вельки (Т), Мезокоосмы (Т)
<i>Arctodiaptomus salinus</i> Daday	6	Оз. Шира (Т), Оз. Шунет (Т)
<i>Cyclops</i> sp.	4	Оз. Обстерно (Т)
<i>Cyclops vicinus</i> Ulyanin	1	Вдхр. Бугач (Т)
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg	3	Оз. Обстерно (Т)

Сестон, основу которого составляет фитопланктон, является источником пищи для зоопланктона. В экспериментальных работах было обнаружено, что жирнокислотный состав планктонных животных зависит от жирнокислотного состава потреблённой пищи (Weers et al. 1997, Brett et al. 2006). В то же время, имеющиеся в литературе данные о селективности питания многих видов беспозвоночных дают основания предполагать, что различия в ЖК составе сестона не приведут к существенным различиям в ЖК составе зоопланктона. Тем не менее, мы сравнили ЖК составы сестона из исследованных водоёмов. В сестоне из тепловодных озёр содержание 18:1n-7, 18:3n-6, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:5n-6 и 22:6n-3 было выше, а содержание 12:0, 14:0, 15:0, 18:1n-9 и 18:2n-6 было ниже, чем в холодноводных озёрах (Таблица 3.3). Различий в содержании 16:0, 18:0, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:0 и 22:0 в сестоне из тепловодных и холодноводных озёр обнаружено не было. Общее содержание взвешенного

органического вещества в сестоне из двух типов водоёмов было практически одинаковое (Таблица 3.3). Обнаруженное нами более высокое содержание короткоцепочечных ЖК в сестоне из холодноводных озёр согласуется с теорией гомеовискозной адаптации.

Таблица 3.3.

Среднее содержание (мг/г углерода \pm SE) количественно значимых ЖК в сестоне из тепловодных (число проб, $n=32$) и холодноводных (число проб, $n=22$) озёр и содержание общего органического углерода (С, мг/л). D_{K-S} – тест на определение нормального распределения Колмогорова-Смирнова; в случае нормального распределения данные выделены жирным шрифтом. Различия средних рассчитаны по t -тесту Стьюдента и U -тесту Манна-Уитни; P – достоверность различий (достоверные различия выделены жирным шрифтом).

ЖК	Теплые	D_{K-S}	Холодные	D_{K-S}	$t(U)$	P
12:0	0.4	0.304	1.8	0.273	(69)	0.0000
14:0	2.8	0.297	4.4 \pm 0.7	0.214	(146)	0.0250
15:0	0.5 \pm 0.1	0.260	0.8 \pm 0.1	0.213	2.37	0.0224
16:0	11.8 \pm 1.7	0.250	13.8	0.284	(202)	0.3538
16:1n-7	4.5 \pm 0.5	0.221	5.0 \pm 0.5	0.136	1.12	0.2680
18:0	6.9 \pm 1.2	0.258	5.5 \pm 0.8	0.189	0.94	0.3526
18:1n-9	4.4	0.370	7.7 \pm 1.7	0.261	(143)	0.0208
18:1n-7	2.1 \pm 0.3	0.129	1.3 \pm 0.2	0.257	2.27	0.0283
18:2n-6	2.0 \pm 0.4	0.236	3.5	0.275	(130)	0.0089
18:3n-6	0.3 \pm 0.0	0.173	0.1 \pm 0.0	0.116	4.44	0.0000
18:3n-3	2.9 \pm 0.6	0.256	3.0	0.287	(199)	0.3185
18:4n-3	1.9 \pm 0.4	0.220	2.6 \pm 0.4	0.185	1.19	0.2391
20:0	0.3 \pm 0.0	0.202	0.4 \pm 0.1	0.191	0.81	0.4223
20:4n-6	1.1 \pm 0.2	0.154	0.2 \pm 0.0	0.111	5.09	0.0000
20:5n-3	2.7 \pm 0.3	0.166	1.3 \pm 0.1	0.159	3.75	0.0005
22:0	0.8 \pm 0.1	0.128	0.9 \pm 0.2	0.219	0.63	0.5338
22:5n-6	0.4 \pm 0.1	0.233	0.1 \pm 0.0	0.175	2.25	0.0298
22:6n-3	1.2 \pm 0.2	0.191	0.8 \pm 0.1	0.172	1.49	0.1430
С	2.5	0.342	2.4	0.400	(204)	0.3787

Температура плавления короткоцепочечных насыщенных ЖК ниже, чем длинноцепочечных, поэтому увеличение доли первых в липидах мембран способствует поддержанию их текучести при понижении температуры окружающей среды. Влияние температуры воды на процентное содержание жирных кислот в водорослях хорошо изучено (Сущик и др., 1999; Guschina,

Harwood, 2009). В частности, Dodson с соавторами (2014) на лабораторных культурах диатомовых водорослей обнаружили снижение содержания 14:0 в *sn-1* положении галактолипидов мембран при повышении температуры. В исследованных нами озёрах также наблюдалось более низкое содержание 14:0 в сестоне из тепловодных озёр.

Для обнаружения влияния температуры на ЖК состав зоопланктона был проведён многомерный дискриминантный анализ процентного содержания ЖК в видах зоопланктона (Таблица 3.4, Рисунок 3.1). Обе дискриминантные функции были большие и статистически достоверные. Первый дискриминантный корень выявил различия между копеподами и кладоцерами (Таблица 3.4, Рисунок 3.1). Переменные, обеспечившие основной вклад в различия по первому корню, были 20:4n-6, 18:1n-7 (вакценовая кислота), 22:6n-3 и 22:5n-6 (докозапентаеновая кислота) (Таблица 3.4). Процентное содержание 20:4n-6 и 18:1n-7 было выше в кладоцерах, а 22:6n-3 и 22:5n-6 – в копеподах (Таблица 3.5). По второму дискриминантному корню были обнаружены различия между кладоцерами из тепловодных и холодноводных водоёмов (Таблица 3.4, Рисунок 3.1). Основной вклад в данные различия внесли насыщенные жирные кислоты 20:0, 18:0 и 14:0 и 18:4n-3 (стеаридоновая кислота) (Таблица 3.4). Процентное содержание 14:0 и 18:4n-3 было достоверно выше в кладоцерах из холодноводных водоёмов, а процентное содержание 20:0 и 18:0 было достоверно выше в кладоцерах из тепловодных водоёмов. Кроме того, по второму корню очевидна тенденция к разделению копепод по ЖК составу на холодноводные и тепловодные, аналогично кладоцерам. Действительно, в копеподах из тёплых водоёмов, содержание 14:0 и 18:4n-3 было достоверно ниже, а содержание 18:0 и 18:1n-7 было достоверно выше, чем в холодноводных популяциях (Таблица 3.5). По количественному содержанию (мг/г углерода) не для всех жирных кислот были обнаружены закономерности, найденные для их процентного содержания, что, вероятно, вызвано различиями в содержании воды и углерода в исследуемых видах (Таблица 3.5). Однако гипотеза гомеовискозной адаптации, как растений, так и животных, базируется

на изменениях именно процентного содержания жирных кислот (Farkas et al., 1984; Guschina, Harwood, 2009).

Таблица 3.4.

Результаты многомерного дискриминантного анализа процентного содержания жирных кислот в кладоцерах и копеподах из тепловодных (Т) и холодноводных (Х) водоёмов. Жирные кислоты 14:1n-5, ai15:0, 20:1n-9 и 22:0 были исключены из анализа, поскольку значения F для этих кислот были недостоверные.

Предмет анализа: параметр, животное, ЖК	Корень 1	Корень 2
Канонический R	0.975	0.887
χ -квадрат	338	162
Степени свободы	90	58
P	0.000000	0.000000
Канонические средние		
Кладоцера (Т)	4.755	1.315
Кладоцера (Х)	2.915	-4.491
Копепода (Т)	-4.701	0.803
Копепода (Х)	-3.841	-0.377
Коэффициенты структурных факторов		
12:0	0.048	-0.048
i14:0	0.047	-0.041
14:0	-0.037	-0.327
i15:0	0.031	-0.198
15:0	0.049	0.004
16:0	0.089	0.088
16:1n-9	0.040	-0.069
16:1n-7	0.065	0.053
16:1n-6	0.064	-0.203
16:2n-4	-0.018	-0.203
16:4n-3	0.011	-0.169
ai17:0	-0.056	-0.015
i17:0	0.055	0.080
17:0	-0.009	0.103
18:0	0.059	0.162
18:1n-9	0.088	0.037
18:1n-7	0.120	0.141
18:2n-6	0.025	0.095
18:3n-3	-0.018	-0.091
18:4n-3	-0.042	-0.249
18:5n-3	-0.039	-0.130
20:0	0.047	0.229
20:2n-6	-0.223	0.082
20:4n-6	0.209	0.087
20:4n-3	-0.096	0.017
20:5n-3	0.100	-0.173
22:1n-11	-0.059	0.166
22:5n-3	-0.187	0.099
22:5n-6	-0.273	0.061
22:6n-3	-0.421	0.102

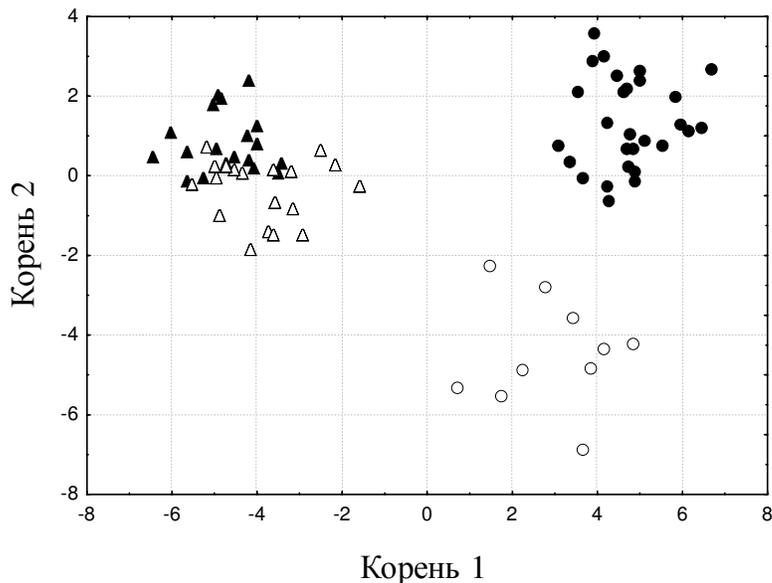


Рисунок 3.1. Результаты многомерного дискриминантного анализа процентного содержания ЖК в кладоцерах и копеподах из тепловодных (Т) и холодноводных (Х) водоёмов. Кружки закрашенные - кладоцеры Т, кружки пустые - кладоцеры Х, треугольники закрашенные - копеподы Т, треугольники пустые - копеподы Х.

Очевидно, обнаруженное более высокое содержание 14:0 и низкое содержание 18:0 в кладоцерах и копеподах из холодноводных местообитаний объясняется гомеовискозной адаптацией мембран животных к низким температурам. Более высокое содержание 14:0 в животных из холодноводных водоёмов может обеспечиваться за счёт синтеза этой ЖК животными *de novo* и/или за счёт поступления 14:0 с пищей, тем более что сестон из холодноводных местообитаний был богат этой ЖК (Таблица 3.3). Способность животных эффективно синтезировать стеарионовую кислоту весьма сомнительна, поэтому, вероятно, зоопланктон, обитающий в холодноводных водоёмах, селективно потреблял микроводоросли, богатые 18:4n-3 и аккумулировал данную ЖК в биомассе. Вакценовая кислота, содержание которой было выше в зоопланктоне и в сестоне из тепловодных водоёмов, не синтезируется животными. Основным источником этой ЖК служат бактерии, включая цианобактерий (Napolitano, 1999; Zhukova, Eliseikina, 2012).

Таблица 3.5.

Среднее содержание (% от суммы ЖК \pm SE и мг/г углерода \pm SE) некоторых жирных кислот в кладоцерах и копеподах из тепловодных (Т) и холодноводных (Х) водоёмов. *F*- тест Фишера и его достоверность, *P* (достоверные различия выделены жирным шрифтом), *n* – количество проб; средние, обозначенные одинаковыми буквами достоверно не различались при *P* < 0.05 – тест Фишера *LSD post hoc*. При недостоверных значениях ANOVA буквы отсутствуют.

Параметр	Кладоцера Т	<i>n</i>	Кладоцера Х	<i>n</i>	Копепода Т	<i>n</i>	Копепода Х	<i>n</i>	F	<i>P</i>
14:0, %	3.0 \pm 0.4 ^A	28	6.3 \pm 0.7 ^B	10	2.8 \pm 0.3 ^A	19	6.1 \pm 0.4 ^B	19	15.9	0.0000
18:0	9.4 \pm 0.8 ^A	28	5.9 \pm 0.5 ^{BC}	10	8.0 \pm 1.2 ^{AB}	19	5.5 \pm 0.5 ^C	19	4.9	0.0036
18:1n-7	6.6 \pm 0.6 ^A	28	4.6 \pm 0.6 ^B	10	4.8 \pm 0.7 ^B	19	2.1 \pm 0.2 ^C	19	12.0	0.0000
18:4n-3*	2.3 ^A	28	6.3 \pm 0.8 ^B	10	3.0 \pm 0.5 ^A	19	5.4 \pm 1.0 ^B	19	6.24	0.0008
20:0	0.5 \pm 0.0 ^A	28	0.2 \pm 0.0 ^B	10	0.4 \pm 0.1 ^C	19	0.4 \pm 0.1 ^C	19	5.9	0.0012
20:4n-6	6.8 \pm 0.5 ^A	28	5.4 \pm 0.7 ^A	10	3.5 \pm 0.5 ^B	19	2.0 \pm 0.2 ^C	19	23.6	0.0000
20:5n-3	10.6 \pm 0.7 ^A	28	13.5 \pm 1.2 ^B	10	8.4 \pm 0.5 ^C	19	8.3 \pm 0.6 ^C	19	7.7	0.0001
22:0	0.9 \pm 0.1 ^A	28	0.5 \pm 0.1 ^B	10	0.8 \pm 0.1 ^{AC}	19	0.6 \pm 0.1 ^{BC}	19	3.8	0.0136
22:5n-6*	0.3 ^A	28	0.3 \pm 0.1 ^A	10	2.2 \pm 0.2 ^B	19	2.5 \pm 0.1 ^B	19	44.4	0.0000
22:5n-3*	0.1 ^A	28	0.1 \pm 0.0 ^A	10	1.7 \pm 0.3 ^B	19	0.7 \pm 0.1 ^C	19	23.4	0.0000
22:6n-3	0.7 \pm 0.1 ^A	28	1.2 \pm 0.3 ^A	10	13.3 \pm 0.9 ^B	19	11.8 \pm 1.1 ^B	19	84.9	0.0000
Влажность, %	92.8 \pm 0.6 ^A	24	92.0 \pm 1.5 ^A	10	85.6 \pm 0.6 ^B	12	84.6 \pm 1.8 ^B	18	12.7	0.0000
С, % сух. вес	43.9 \pm 0.7 ^A	25	47.1 \pm 0.7 ^A	10	48.3 \pm 0.7 ^B	13	53.0 \pm 2.2 ^C	18	9.2	0.0000
14:0*, мг/г С	3.7 \pm 0.6 ^A	24	8.6 \pm 1.5 ^{BC}	9	4.3 \pm 0.9 ^{AB}	10	14.6 ^C	18	8.64	0.0001
18:0	12.2 \pm 1.4	24	7.5 \pm 0.8	9	11.4 \pm 0.7	10	10.0 \pm 1.7	18	1.4	0.2461
18:1n-7	9.1 \pm 0.9 ^A	24	6.0 \pm 0.8 ^B	9	4.0 \pm 0.4 ^B	10	4.0 \pm 0.6 ^B	18	11.1	0.0000
18:4n-3*	3.2 \pm 0.7 ^A	24	9.0 \pm 1.7 ^B	9	3.9 \pm 1.2 ^{AB}	10	14.8 ^B	18	4.4	0.0076
20:0	0.6 \pm 0.1 ^A	24	0.2 \pm 0.0 ^B	9	0.6 \pm 0.0 ^A	10	0.7 \pm 0.1 ^A	18	4.7	0.0052
20:4n-6	9.6 \pm 1.1 ^A	24	6.5 \pm 0.6 ^B	9	5.5 \pm 0.3 ^{BC}	10	3.4 \pm 0.4 ^C	18	11.0	0.0000
20:5n-3	14.2 \pm 1.6	24	17.3 \pm 2.0	9	11.4 \pm 1.4	10	14.9 \pm 1.8	18	1.1	0.3372
22:0	1.2 \pm 0.1 ^A	24	0.6 \pm 0.1 ^B	9	1.3 \pm 0.2 ^A	10	1.0 \pm 0.2 ^{AB}	18	3.1	0.0329
22:5n-6*	0.3 ^A	24	0.5 \pm 0.1 ^A	9	3.6 \pm 0.6 ^B	10	5.0 \pm 0.8 ^B	18	33.5	0.0000
22:5n-3*	0.1 ^A	24	0.1 \pm 0.0 ^A	9	2.5 \pm 0.4 ^B	10	1.2 \pm 0.2 ^C	18	25.8	0.0000
22:6n-3	0.7 \pm 0.2 ^A	24	1.8 \pm 0.5 ^A	9	18.6 \pm 2.3 ^B	10	21.8 \pm 2.7 ^B	18	40.3	0.0000
ΣЖК	130 \pm 12 ^A	25	131 \pm 12 ^A	9	136 \pm 10 ^A	10	210 \pm 36 ^B	18	2.8	0.0496

*ANOVA приведён для логарифмированных данных, т.к. одиночные данные (без \pm SE) имели ненормальное распределение.

Очевидно, более высокое содержание вакценовой кислоты в сестоне и зоопланктоне из тепловодных водоёмов объясняется более высокой биомассой бактерий в водоёмах и более высокой долей бактерий в рационе зоопланктона из этих водоёмов.

Помимо сходной адаптации кладоцер и копепод к разным температурным условиям, мы обнаружили таксон-специфические особенности адаптации. Процентное содержание 20:0 и 22:0 в кладоцерах из тепловодных водоёмов было достоверно выше, чем в кладоцерах из холодноводных водоёмов, тогда как содержание этих кислот в копеподах из двух типов водоёмов достоверно не различалось (Таблица 3.5). Напротив, кладоцеры из двух типов водоёмов не различались по содержанию 20:4n-6, в то время как копеподы из тепловодных водоёмов имели более высокое содержание этой ЖК, чем копеподы из холодноводных водоёмов (Таблица 3.5). Процентное содержание физиологически ценной 20:5n-3 в копеподах не зависело от температуры воды и было ниже, чем в кладоцерах из обоих типов водоёмов (Таблица 3.5). Однако, содержание ЭПК в кладоцерах из холодноводных водоёмов было достоверно выше, чем в кладоцерах из тепловодных водоёмов (Таблица 3.5). Зависимость содержания ЭПК в кладоцерах от температуры воды, вероятно, означает, что ЭПК используется для регуляции текучести мембран при гомеовискозной адаптации этих животных. Способность кладоцер синтезировать ЭПК *de novo* весьма незначительна (например, Goulden, Place, 1990; Weers et al., 1997; Taipale et al., 2011). В эксперименте на лабораторных культурах нами было обнаружено, что кладоцеры *Daphnia galeata*, при отсутствии ЭПК в пище, способны синтезировать лишь небольшой процент ЭПК, около 0.65% (Gladyshev et al., 2016a). Таким образом, очевидно, что исследованные нами разные виды кладоцер получали ЭПК из пищи. Селективное потребление пищи, богатой ЭПК, и аккумуляирование ЭПК кладоцерами даже при низких содержаниях этой ЖК в сестоне обнаружено рядом авторов (Weers et al., 1997; Taipale et al., 2011; Masclaux et al., 2012; Hartwich et al., 2013; Koussoroplis et al., 2013). При высоком содержании ЭПК в пище ($\approx 14\%$), в биомассе *Daphnia galeata* также наблюдалось высокое содержание этой ЖК ($\approx 12\%$). С другой

стороны, высокое содержание ДГК в пище не приводило к накоплению ДГК в биомассе кладацер, что свидетельствует о потребности кладацер именно в ЭПК (Gladyshev et al., 2016a). Действительно, высокое содержание ЭПК во всех кладацерах объясняется важным физиологическим значением ЭПК для данного таксона. В экспериментальных работах была обнаружена положительная связь между содержанием ЭПК в пище и генеративным и соматическим ростом дафний (Becker, Woersma, 2003; Gladyshev et al., 2006; Толмеев и др., 2012). Положительное влияние ПНЖК семейства n-3 на репродуктивные процессы у дафний, например, на долю самок с яйцами, плодовитость и продукцию яиц, было обнаружено многими авторами (Müller-Navarra et al., 2000; Ravet et al., 2003; Becker, Woersma, 2005). Тем не менее, вероятно, что ЭПК в кладацерах используется не только для роста и размножения, но и для поддержания текучести мембран при гомеовискозной адаптации этих животных.

В данной работе для анализа данных мы использовали статистические методы (ANOVA и MDA), которые предполагают разделение зависимых переменных (в данном случае относительное и абсолютное содержание жирных кислот в исследуемых видах зоопланктона) на группы на основе единственного фактора (температуры). Однако, исследованные водные экосистемы различались по многим другим экологическим и географическим факторам (Таблица 3.1), которые могли оказывать влияние на ЖК состав зоопланктона. Вариабельность относительного и абсолютного содержания жирных кислот в тепловодных и холодноводных видах была высокой, что, возможно, вызвано воздействием других неисследованных факторов (Таблица 3.5). Однако, вариабельность жирнокислотного состава между группами зоопланктона, обитающими в тепловодных и холодноводных озёрах, была достоверно выше, чем вариабельность внутри этих групп. Таким образом, обнаруженное нами значительное влияние температуры на абсолютное и относительное содержание ЖК в зоопланктоне подтверждено статистически.

Помимо различий в ЖК составе зоопланктона, вызванных влиянием температуры, были обнаружены таксономические различия ЖК состава между кладацерами и копеподами. Процентное содержание ПНЖК с 22 атомами

углерода, а именно, 22:5n-3, 22:5n-6 и 22:6n-3, было достоверно выше в копеподах, чем в кладоцерах (Таблица 3.5). В то время как содержание ПНЖК с 20 атомами углерода, а именно 20:5n-3 и 20:4n-6, было достоверно выше в кладоцерах, чем в копеподах (Таблица 3.5). Содержание 22:5n-6 и 22:6n-3 в обоих таксонах не зависело от температуры воды, тогда как содержание 20:4n-6 и 22:5n-3 в тепловодных копеподах было достоверно выше, чем в холодноводных (Таблица 3.5). Более высокое процентное содержание 22:5n-3 и 20:4n-6 в копеподах из тепловодных озёр противоречит гомеовискозной адаптации, и, вероятно, не связано с температурой воды. В кладоцерах было обнаружено высокое и относительно инвариантное процентное содержание 20:4n-6 (Таблица 3.5), что может быть связано с важной ролью этой ЖК для данного таксона. Например, известно, что дафниям арахидоновая кислота необходима для размножения (Martin-Creuzburg, 2012). Обнаруженные нами различия в содержании 20:5n-3, 22:5n-6 и 22:6n-3 между кладоцерами и копеподами согласуются с данными других авторов (Persson, Vrede, 2006; Smyntek et al., 2008; Brett et al., 2009; Burns et al., 2011). В целом ПНЖК с 20 и 22 атомами углерода имеют важное физиологическое значение для планктонных животных, но, вероятно, не играют существенной роли для поддержания текучести их клеточных мембран.

Для выявления воздействия различных факторов на ЖК состав организмов, как правило, используется относительное содержание жирных кислот, однако оценка абсолютного содержания физиологически ценных эссенциальных ЖК необходима для решения некоторых экологических задач. Абсолютное содержание физиологически ценных n-3 ПНЖК, а именно ЭПК и ДГК, является одним из основных показателей качества пищи для рыб (Sargent et al., 1999; Tocher, 2003; Zakeri et al., 2011; Trushenski et al., 2012; Emery et al., 2016). Высокое процентное содержание эссенциальных ЖК далеко не всегда означает высокое абсолютное содержание этих ЖК в организмах и, следовательно, их высокую пищевую ценность (Gladyshev et al., 2007, 2012b; Huynh, Kitts, 2009). В основном, исследованные в данной работе виды кладоцер и копепод, содержавшие максимальные абсолютные значения ЭПК и ДГК, не

имели максимальных значений процентного содержания этих ЖК и, наоборот (Таблица 3.6). Основываясь на суммарном абсолютном содержании ЭПК и ДГК в исследованных животных, следует отметить, что пищевая ценность холодноводных копепод для рыб была значительно выше, чем пищевая ценность всех исследованных кладоцер и тепловодных копепод (Таблица 3.5).

Таблица 3.6.

Максимальные (max) и минимальные (min) значения относительного (% от общих ЖК) и абсолютного (мг/г углерода) содержания ЭПК и ДГК в исследованных видах кладоцер и копепод.

Параметр	Значение	Таксон	Водоём	Дата
Относительное содержание				
ЭПК Cladocera				
макс.	21.6	<i>D. magna</i>	Мезокосмы	17.08.13
мин.	2.5	<i>D. pulicaria</i>	Мезокосмы	17.08.13
ЭПК Соперода				
макс.	12.8	<i>H. appendiculata</i>	Оз. Большой Харбей	02.08.12
мин.	3.1	<i>M. duthiei</i>	Оз. Большой Харбей	31.07.10
ДГК Cladocera				
макс.	3.8	<i>C. pulchella+quadrangula</i>	Оз. Майч Вельки	26.06.13
мин.	0.0	<i>D. galeata</i>	Лаб. культура ИБФ СО	25.06.13
		<i>D. pulex</i>	РАН	29.07.13
		<i>D. pulicaria</i>	Временный водоём	17.08.13
		<i>C. pulchella+quadrangula</i>	Мезокосмы	17.08.13
			Мезокосмы	
ДГК Соперода				
макс.	25.7	<i>C. vicinus</i>	Вдхр. Бугач	11.07.07
мин.	3.6	<i>M. duthiei</i>	Оз. Большой Харбей	31.07.10
Абсолютное содержание				
ЭПК Cladocera				
макс.	30.4	<i>D. magna</i>	Мезокосмы	17.08.13
мин.	0.5	<i>L. kindtii</i>	Вдхр. Бугач	06.08.08
ЭПК Соперода				
макс.	37.7	<i>Arctodiaptomus</i> sp.	Оз. Ойское	14.08.11
мин.	5.1	<i>Mesocyclops leuckarti</i> + копеподиты Cyclopinae I-IV	Мезокосмы	17.08.13
ДГК Cladocera				
макс.	4.7	<i>S. crystallina</i>	Оз. Большой Харбей	31.07.12
мин.	0.0	<i>D. galeata</i>	Лаб. культура ИБФ СО	25.06.13
		<i>D. pulex</i>	РАН	29.07.13
		<i>D. pulicaria</i>	Временный водоём	17.08.13
			Мезокосмы	
ДГК Соперода				
макс.	48.2	копеподиты <i>Cyclops</i> I-II + <i>Arctodiaptomus</i> IV-V	Оз. Ойское	24.06.11
мин.	6.8	<i>Arctodiaptomus</i> sp.	Оз. Ойское	22.08.12

Однако, данные различия, главным образом, обеспечиваются высоким содержанием ДГК в копеподах. Минимальное содержание ДГК в копеподах (6.8 мг/г С) было выше максимального содержания этой ЖК в кладоцерах (4.7 мг/г С) (Таблица 3.6.). В то же время значения абсолютных содержаний ЭПК в кладоцерах и копеподах существенно перекрывались. Минимальное содержание ЭПК в копеподах на порядок превышало минимальное содержание ЭПК в кладоцерах, в то время как максимальные значения этой ЖК в двух рассматриваемых таксонах были близки (Таблица 3.6).

По литературным и полученным нами данным (Таблица 3.7) увеличение температуры воды в водоёмах, вызванное, вероятно, потеплением климата, приводит к снижению доли копепод и увеличению доли кладоцер в составе зоопланктона (Hampton et al., 2008; Thompson et al., 2008; Visconti et al., 2008; но: Dupuis, Hann, 2009). Исследованные нами копеподы по сравнению с кладоцерами имели достоверно более высокое абсолютное содержание ДГК. Следовательно, потепление климата может привести к снижению содержания физиологически ценной для рыб ДГК, а значит, и в целом к снижению пищевой ценности зоопланктона – основного кормового объекта планктоядных рыб.

Таблица 3.7.

Относительное содержание (% от суммы кладоцер и копепод) кладоцер и копепод из холодноводных (Х) и тепловодных (Т) озёр.

Озёра	Копеподы, %	Кладоцеры, %
Курильское (Х)	98.9	1.1
Ойское (Х)	87.0	13.0
Каровое (Х)	11.0	89.0
Большой Харбей (Х)	67.1	32.9
Головка (Х)	39.4	60.6
Дваозера (Х)	2.2	97.8
Километровое (Х)	30.2	69.8
Среднее по холодноводным озёрам	48.0	52.0
Обстерно (Т)	23.6	76.4
Нобисто (Т)	8.8	91.2
Горушка (Т)	45.9	54.1
Лукомльское (Т)	26.2	73.8
Среднее по тепловодным озёрам	26.1	73.9

Таким образом, у исследуемых таксонов зоопланктона текучесть мембран при изменении температуры воды регулируется за счёт изменения процентного содержания 18:0, 14:0 и 18:4n-3. У кладоцер в гомеовискозной адаптации также участвуют 20:0, 22:0 и 20:5n-3. Роль длинноцепочечных ПНЖК в гомеовискозной адаптации невелика, и вероятно, переоценивается многими авторами. Согласно полученным данным, содержание ПНЖК с 20 и 22 атомами углерода, в большей степени, зависит от таксономической принадлежности планктонных животных, а не от экологических факторов.

3.2. Влияние таксономической принадлежности бентосных беспозвоночных на их жирнокислотный состав

Бентосные беспозвоночные являются основным кормовым объектом многих рыб (Зуев и др., 2011, Nunn et al., 2012). Как отмечалось выше (см. Глава 1.2.1), для полноценного роста, размножения и функционирования иммунной системы рыбам необходимо потреблять пищу с высоким содержанием n-3 ПНЖК и высоким соотношением n-3/n-6. Бентоядные рыбы особенно требовательны к количеству этих физиологически ценных веществ в пище, поскольку в этих рыбах обнаруживают более высокие значения n-3/n-6, по сравнению с планктоядными и рыбадыдными рыбами (Ahlgren et al., 2009).

Как уже было продемонстрировано на планктонных ракообразных, состав и содержание ЖК, включая ЭПК и ДГК, может зависеть от филогенетического фактора, следствием которого является таксономическое положение (см. Глава 3.1). Следовательно, если филогенетический фактор влияет на состав и содержание n-3 ПНЖК бентосных беспозвоночных, то смена таксономического состава зообентосного сообщества, очевидно, приведёт к изменению качества кормовой базы рыб в этих экосистемах. Изменение видового состава может быть вызвано разными причинами, например, изменением климата, антропогенным загрязнением, эвтрофированием и, наконец, инвазиями чужеродных видов.

Инвазии чужеродных видов зообентоса приводят к вытеснению аборигенных видов, реструктуризации бентосного сообщества и многим

другим последствиям (Molloy et al., 1997; Burlakova et al., 2000; Karatayev et al., 2002). В литературе есть немало примеров, когда аборигенные виды полностью замещаются вселенцами, относящимися к другому таксону (Krisp, Maier, 2005; Gumuliauskaitė, Arbačiauskas, 2008; Karatayev et al., 2009). Количество видов-вселенцев в разных таксонах бентосных беспозвоночных сильно варьирует. Недавние исследования, проведённые в водоёмах умеренной климатической зоны Северной Америки и Европы, позволили выяснить, что наибольший процент инвазивных видов принадлежит к следующим таксонам: Mollusca, Crustacea, Polychaeta, Oligochaeta, Bryozoa и Hirudinea, в то время как аборигенные бентосные животные, в основном, представлены Insecta (Таблица 3.8).

Таблица 3.8.

Число всех видов, число видов инвайдеров, доля видов инвайдеров от общего числа видов (%) в умеренной климатической зоне Северной Америки и Европы (по Karatayev et al., 2009, Arbačiauskas et al., 2011).

Таксон	Северная Америка			Европа		
	Число видов	Инвайдеры	Инвайдеры, %	Число видов	Инвайдеры	Инвайдеры, %
Porifera	27	0	0	14	1	7.1
Cnidaria	8	2	25	17	2	11.8
Turbellaria	200	1	0.5	430	3	0.7
Gastrotricha	100	0	0	151	0	0
Rotifera	610	0	0	1270	0	0
Nematoda	400	0	0	605	0	0
Mollusca						
Gastropoda	659	21	3.2	571	9	1.6
Bivalvia	308	18	5.8	49	6	12.3
Annelida						
Oligochaeta	600	3	0.5	197	6	3.1
Hirudinea	60	0	0	34	2	5.0
Polychaeta	13	0	0	6	1	16.7
Bryozoa	24	1	4.2	20	1	5.0
Arthropoda						
Hydrachnida	1500	0	0	955	1	0.1
Insecta	16226	2	0.01	6880	4	0.06
Crustacea	1448	29	2	1529	40	2.6

Для проверки предположения о влиянии филогенетического фактора на ЖК состав бентосных беспозвоночных были исследованы представители 68 видов зообентоса из разных водоёмов и водотоков (Таблица 3.9).

Таблица 3.9.

Описание района работ и объектов исследования. Площадь водного зеркала (A , км²), средняя глубина (h_{cp} , м), максимальная глубина (h_{max} , м), средняя прозрачность по диску Секки (S , м), рН, минерализация воды (M , мг/л), длина (км), средний расход воды (м³/с), средняя скорость течения (м/с), доминирующие таксоны фитопланктона и фитобентоса (Cya – Cyanophyta, Chl – Chlorophyta, Bac – Bacillariophyta, Eug – Euglenophyta, Chry – Chrysophyta, Cry – Cryptophyta, Din – Dinophyta, Desm – Desmidiaceae, Xan – Xanthophyta), цитируемая литература (источник).

Регион, водоёмы	Координаты	A	h_{av}	h_{max}	S	рН	M	Фитопланктон	Фитобентос	Источник
Красноярский край										
Вдхр. Бугач	56°03' СШ 92°43' ВД	0.32	2	7	1	9.0	325	Cya Bac Chl Eug	Cya Chl Bac	[1, 2, 3]
Горный массив Ергаки										
Оз. Каровое	52°49' СШ 93°21' ВД	0.09	н. д.	7	7	7.9	~10	Chry	Cya Bac	[4, 5]
Оз. Ойское	52°50' СШ 93°14' ВД	0.52	8.3	21	3-5	7.7	17	Bac Desm	Chl Desm	[4, 5]
Оз. Светлое	52°48' СШ 93°25' ВД	0.48	н. д.	24	6-12	7.6	14	Din Chry Bac	Cya Bac Eug Chl	[4]
Оз. Цирковое	52°52' СШ 93°14' ВД	0.02	н. д.	15	н. д.	8.5	8	Chry Xan Cya	н. д.	[6, 7]
Большеземельская тундра										
Оз. Большой Харбей	67°35' СШ 62°53' ВД	21.3	4.6	18.5	2.7	6.4	~20	Bac Cya	н. д.	[8-10]
Оз. Дваозера	67°36' СШ 62°54' ВД	0.04	н. д.	н. д.	н. д.	7.6	~20	н. д.	н. д.	[6, 9]
Тюменская область										
Оз. Андреевское	57°03' СШ 65°45' ВД	16.2	1.5	2.4	0.4-1	7.0	~100-200	Cya Chl Bac	н. д.	[11, 12]
Оз. Аникино	56°06' СШ 69°25' ВД	0.33	1.5	2	0.5-0.8	7.6	~900-1100	Cya Chl Bac	н. д.	[12]
Водоём-охладитель	57°09' СШ 65°38' ВД	0.13	н. д.	н. д.	0.4-0.6	6.8	~200-400	Cya Chl Bac	н. д.	[12]
Ярославская область										
Оз. Плещеево	56°44' СШ 38°48' ВД	51.5	11.2	24.3	1.1-4.3	н. д.	~300	Cya Din Bac	Bac Cya	[13, 14]
Вдхр. Рыбинское	58°03' СШ 38°17' ВД	4550	5.6	30.4	0.9-1.5	7.8	~200	Cya Bac	Chl Bac	[15, 16-19]
Хакассия										
Оз. Ши́ра	54°30' СШ 90°14' ВД	34.5	11.2	23.3	3.5	8.5	~16000	Cya	Bac Chl Cya	[2, 20, 21]
Оз. Шунет	54°36' СШ 90°20' ВД	0.47	н. д.	6.2	2	8.3	~18000	Cya Bac	н. д.	[2, 20]
Оз. Белё	54°40' СШ 90°05' ВД	75	н. д.	48	н. д.	9.6	~12000	Bac Cya Chl	Cya Chl	[22, 23]

Регион, водотоки	Координаты	Длина	Расход воды	Скорость течения	Фитобентос	Источник
Красноярский край						
Р. Енисей	55°58' СШ 92°44' ВД	4803	20164	1-2	Вас Chl	[24]
	55°57' СШ 92°35' ВД					
	56°23' СШ 93°36' ВД					
Р. Ангара	58°23' СШ 97°26' ВД	1779	1902	2-3	Вас Chl Cry	[25, 26]
Р. Кача	56°04' СШ 92°49' ВД	103	4.3	1-2	Вас Chl	[24]
Р. Мана	55°55' СШ 92°27' ВД	533	93	1-2	Вас Chl	[24]
Р. Бугач	56°03' СШ 92°43' ВД	24	н. д.	н. д.	н. д.	[27]
Р. Бирюса	55°55' СШ 91°58' ВД	58	4.6	н. д.	н. д.	[27]
Горный массив Ергаки						
Р. Оя	52°50' СШ 93°14' ВД	254	37.5	н. д.	н. д.	[27]
Р. Нижняя Буйба	52°48' СШ 93°17' ВД	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	

Н. д. – нет данных. [1] – Makhutova et al., 2003; [2] – Gladyshev et al., 2015; [3] – личн. сообщ. Кравчук Е. С.; [4] – Анищенко и др., 2015; [5] – Глущенко и др., 2009; [6] – наши неопубликованные данные; [7] – личн. сообщ. Ивановой Е. А.; [8] – Gladyshev et al., 2011a; [9] – Fefilova et al., 2013; [10] – Фефилова и др., 2012; [11] – Валеева, Санникова, 1994; [12] – личн. сообщ. Т. А. Шариповой; [13] – Буторин, Складенко, 1989; [14] – Зубишина, неопубликованные данные; [15] – Махутова и др., 2012; [16] – Метелёва, Девяткин, 2005; [17] – Литвинов и др., 2001; [18] – Былинкина, 2001; [19] – Корнева, 2015; [20] – Tolomeev et al., 2010; [21] – Горбанёва и др., 2006; [22] – Гусева и др., 2012; [23] – Макеева, Науменко, 2015; [24] – Gladyshev et al., 2016b; [25] – Kuzmin et al., 2014; [26] – личн. сообщ. Глущенко Л. А.; [27] – личн. сообщ. Шулепиной С. П.

Список видов бентосных беспозвоночных и протокол отбора проб (водоём и дата отбора) представлены в Таблице 3.10.

Процентное содержание количественно значимых жирных кислот приведено в Таблицах 3.11 и 3.12. Исследованные таксоны различались по содержанию пищевых маркеров. В Trichoptera было обнаружено высокое содержание ЖК маркеров зелёных микроводорослей (16:3n-3 и 16:4n-3) (Таблица 3.11). Ephemeroptera и Odonata имели высокое содержание 18:1n-7, маркера бактерий, включая цианобактерий (Таблица 3.11). Высокое содержание других бактериальных ЖК (i15:0, ai15:0, 15:0, i17:0, 17:0) было обнаружено в Oligochaeta и *Plumatella emarginata* (Bryozoa) (Таблица 3.11 и 3.12). Во всех изученных таксонах присутствовали ЖК маркеры диатомовых водорослей, а именно, 16:1n-7, 16:2n-4, 16:3n-4 и 16:4n-1 (Таблица 3.11 и 3.12). Содержание этих ЖК в Trichoptera, Ephemeroptera и Diptera было несколько выше, чем в остальных таксонах (Таблица 3.11 и 3.12). *Dytiscus lapponicus* (Coleoptera), Gammaridae и Plecoptera имели высокое процентное содержание олеиновой кислоты (18:1n-9) (Таблица 3.11 и 3.12). Высокое содержание олеиновой кислоты и высокое значение соотношения двух моноеновых ЖК 18:1n-9/18:1n-7, как правило, используются в качестве индикаторов хищничества (Cripps, Atkinson, 2000; Brett et al., 2009). Самые большие значения 18:1n-9/18:1n-7, а именно, 5.8, 4.5 и 4.4, были обнаружены в *D. lapponicus* (Coleoptera), в Gammaridae и в Plecoptera, соответственно (Таблица 3.11 и 3.12). Plecoptera и *Sialis sordida* (Megaloptera) содержали значительные количества одного из маркеров зелёных микроводорослей и цианобактерий - 18:3n-3 (Таблица 3.11 и 3.12). В Coleoptera и Diptera было обнаружено высокое содержание другого маркера этих же продуцентов, 18:2n-6 (Таблица 3.11 и 3.12). С другой стороны, высокое содержание 18:2n-6 и 20:4n-6 в Coleoptera может свидетельствовать о потреблении объектов наземного происхождения этими беспозвоночными. Hirudinea, Mollusca и Oligochaeta были богаты изомерами моноеновой ЖК 20:1, однако в разных таксонах доминировали разные изомеры (Таблица 3.11).

Таблица 3.10.

Протокол отбора проб и содержание эйкозапентаеновой (ЭПК), докозагексаеновой (ДГК) кислот, суммарное абсолютное содержание ЖК (С, мг/г сырого веса) и значения соотношения n-3/n-6 в исследованных видах бентосных беспозвоночных; число проб – N, период отбора проб – месяц/год.

Таксономическая группа	Водоёмы	месяц/год	N	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	С	n-3/n-6
Trichoptera			46	3.1±0.68	0.1±0.02	3.2±0.68	29.9±4.71	3.7±0.46
<i>Ceraclea excisa</i> Morton	КР	6/13	1	9.6	сл.	9.6	68.8	3.0
Leptoceridae	МР	6/13	1	6.6	сл.	6.6	43.8	3.9
<i>Sericostoma personatum</i> Kirby et Spense	МР	9/13	1	5.3	0.22	5.6	59.3	5.0
<i>Ceratopsyche nevae</i> Kolenati	КР, ОР	5-7, 9/12; 7, 9/13	8	3.6±0.71	0.3±0.11	3.9±0.72	32.7±6.07	7.1±1.78
<i>Potamophylax latipennis</i> Curtis	ЕР	7/12	1	3.2	0.12	3.3	24.6	5.8
<i>Oligoplectrodes potanini</i> Martynov	НБР	8/12	1	2.8	сл.	2.9	20.6	4.3
<i>Agrypnia obsoleta</i> Hagen	КО	7/13	1	2.5	0.1	2.6	25.4	1.6
<i>Apatania crymophila</i> McL.	ЕР	9, 11/04; 2, 4, 7-11/05; 1, 2, 9-11/06; 1, 2, 9/07; 8, 9/12; 7,9/13	23	2.5±0.20	0.1±0.01	2.6±0.20	26.1±2.65	5.4±0.51
<i>Psychomyia pusilla</i> F.	МР, КР	6,9/13	3	1.5±0.57	0.1±0.03	1.5±0.58	32.8±15.39	3.9±1.29
<i>Pseudostenophylax</i> sp.	НБР	6/12	1	1.4	сл.	1.4	27.1	1.3
<i>Rhyacophila sibirica</i> McL.	НБР	6,8/12	2	1.3±0.35	сл.	1.3±0.37	9.2±3.02	4.0±0.05
<i>Goera sajanensis</i> Martynov	КР	8/12	1	1.2	0.1	1.3	8.3	6.3
<i>Glossosoma</i> sp.	МР	6/13	1	0.8	сл.	0.9	29.9	0.4
Limnephilidae	ВР	7/13	1	0.7	сл.	0.8	10.0	2.5
Ephemeroptera			50	3.5±0.41	сл.	3.5±0.41	22.2±2.25	5.3±0.66
<i>Ephemerella (T.) ignita</i> Poda	КР, ЕР	7/12, 13	3	6.3±0.80	сл.	6.3±0.82	28.9±1.52	7.5±1.08
<i>Rhithrogena gr. lepnevae</i>	МР	5/12	1	5.3	сл.	5.3	35.9	5.6
Heptageniidae	МР, КР, ЕР, ВР	5-08/13	9	4.9±0.50	сл.	4.9±0.51	24.7±2.22	9.0±1.40
<i>Caenis gr. pseudorivulorum</i>	КР	7, 8/13	2	4.4±0.37	сл.	4.4±0.39	26.3±2.91	10.0±1.97
<i>Epeorus pellucidus</i> Brodsk	МР	5, 6, 9/13	4	4.2±0.99	сл.	4.3±0.99	27.1±9.13	6.0±0.97
<i>Ecdyonurus</i> sp.	МР	7, 8/12	2	3.7±0.30	сл.	3.7±0.31	30.5±1.59	3.5±1.40
<i>Potamanthus luteus</i> Linne	МР, ЕР, АР	8/11; 6-8/13	6	3.3±0.54	сл.	3.3±0.54	20.4±3.93	3.3±0.48
<i>Ephoron nigradorsum</i> Tschernova	КР	6, 7/13	2	3.0±0.85	сл.	3.0±0.85	12.7±4.17	6.2±1.32
<i>Ephemerella (T.) setigera</i> Bajcova	ЕР	9, 12/06; 2/07	3	2.9±0.97	сл.	3.0±1.00	24.2±7.01	4.6±0.87
<i>Ephemera orientalis</i> McL.	МР, КР, ЕР	5-9/12, 13	15	2.6±0.39	сл.	2.7±0.40	18.8±2.14	4.0±0.64
<i>Rhithrogena (C.) grandifolia</i> Tshernova	НБР	6/12	1	2.3	0.1	2.3	19.8	7.9
<i>Ecdyonurus (A.) joernensis</i> Bengtsson	КР	5/13	1	1.5	сл.	1.5	8.5	2.9
<i>Ephemera sachalinensis</i> Matsumura	НБР	7/13	1	1.5	сл.	1.5	10.4	1.6

Таксономическая группа	Водоёмы	месяц/год	N	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	C	n-3/n-6
Diptera			38	1.9±0.63	сл.	1.9±0.63	11.9±2.83	2.1±0.58
<i>Prodiamesa olivacea</i> Meigen	EP	10-12/06; 7, 8/12; 6/13	7	5.0±0.57	0.1±0.03	5.1±0.59	27.3±1.43	5.7±0.82
<i>Hexatoma (H.) fuscipennis</i> Curtis	KP	8, 9/13	2	4.2±2.80	сл.	4.3±2.80	17.2±9.3	3.5±0.60
<i>Dicrotendipes nervosus</i> Staeger	OO	8/11	2	1.8±1.00	0.1±0.05	1.9±1.10	14.6±4.3	1.2±0.26
<i>Microtendipes pedellus</i> De Geer	KP	8, 9/13	2	1.6±0.32	0.1±0.02	1.7±0.34	13.4±2.2	2.5±0.27
<i>Chironomus plumosus</i> Linne	БВ, АО	5-8/07; 5, 8/08; 6/11	19	0.9±0.11	сл.	0.9±0.11	5.5±0.40	1.4±0.09
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> Kieffer	OO	6/11	2	0.6±0.45	сл.	0.6±0.45	8.2±5.80	0.8±0.09
<i>Chironomus piger</i> Strenzke	АО	6/11	2	0.5±0.10	сл.	0.5±0.10	6.5±0.97	1.0±0.07
<i>Orthocladius thienemanni</i> Kieffer	OO	8/11	1	0.4	сл.	0.4	6.3	0.6
Tipulidae	AP	8/13	1	0.4	сл.	0.4	2.6	1.2
Plecoptera			11	1.9±0.22	сл.	1.9±0.22	12.8±2.31	3.8±0.50
<i>Paragnetina flavotincta</i> McL.	MP	6/13	1	3.1	0.1	3.2	26.8	4.4
<i>Skwala pusilla</i> Klapalek	НБР	8/12	1	2.4	сл.	2.5	10.9	6.1
<i>Isoperla obscura</i> Zetterstedt	НБР	6/12	1	2.0	сл.	2.1	12.0	4.6
<i>Agnatina</i> sp.	MP, EP	5, 8, 9/13	3	2.0±0.89	сл.	2.0±0.89	15.0±7.50	2.7±0.69
<i>Diura bicaudata</i> Linnaeus	БХО	7/12	2	1.5±0.28	0.1±0.00	1.6±0.27	14.4±0.54	1.9±0.06
<i>Arcynopteryx</i> sp.	НБР	8/12	1	1.6	сл.	1.6	8.5	4.4
<i>Nemoura cinerea</i> Retzius	НБР	6/12	1	1.3	сл.	1.4	10.5	2.0
<i>Isogenus nubecula</i> Newman	EP	9/13	1	1.2	сл.	1.2	4.5	4.2
Odonata			2	2.0±1.11	0.1±0.09	2.1±1.19	16.9±5.51	2.0±0.89
<i>Ophiogomphus</i> sp.	EP	5/13	1	3.1	0.2	3.3	22.4	2.9
Anizoptera	MP	8/13	1	0.9	сл.	0.9	11.4	1.1
Megaloptera								
<i>Stalis sordida</i> Klingstedt	KO	6/12	2	1.9±0.81	сл.	1.9±0.81	21.4±13.7	2.8±0.12
Coleoptera								
<i>Dytiscus lapponicus</i> Gyllenhall	CO	7/13, 14	5	0.8±0.14	0.2±0.05	1.0±0.19	7.4±0.83	1.0±0.08
Gammaridae			40	1.8±0.41	0.6±0.08	2.4±0.47	11.0±2.04	2.9±0.47
<i>Eulimnogammarus viridis</i> Dub.	EP	3/04,05,08; 6/04; 7/04,06; 6-9/13	10	3.7±0.64	0.9±0.15	4.5±0.74	19.8±3.04	5.4±0.47
<i>Pallasea viridis</i> Garjaev	EP	11/11	2	3.0±0.60	0.8±0.03	3.8±0.61	16.2±3.00	4.2±0.14
<i>Gammarus pulex</i> Linnaeus	OP	7/13	2	2.4±0.05	0.8±0.01	3.2±0.07	16.0±1.24	2.2±0.01
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing	AP, EP	8, 9/13	5	2.4±0.40	0.4±0.03	2.8±0.41	11.6±1.88	3.7±0.30
<i>Gammarus</i> sp.	БО	7/13	3	0.9±0.04	0.7±0.05	1.6±0.08	5.5±0.19	2.0±0.06
<i>Pallasea quadrispinosa</i> Sars	БХО	7/12	1	0.9	0.4	1.3	5.5	2.1
<i>Gammarus lacustris</i> Sars-saltwater	ШО, ШyO	6, 10/11	4	0.7±0.14	0.4±0.06	1.2±0.19	5.0±0.86	2.4±0.32
<i>Gammarus lacustris</i> Sars	АНО, СО, ЦО, ДО	6, 8, 9/11; 6-8/12	13	0.8±0.09	0.3±0.04	1.1±0.12	8.5±1.28	1.3±0.09

Таксономическая группа	Водоёмы	месяц/год	N	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	C	n-3/n-6
Mollusca			21	0.8±0.13	0.3±0.16	1.1±0.27	7.8±1.36	1.9±0.37
<i>Dreissena bugensis</i> Andrusov	РВ	7/10	3	1.2±0.07	0.6±0.04	1.8±0.11	10.9±0.70	3.1±0.02
<i>Dreissena polymorpha</i> Pallas	ПО, РВ	7/10, 11	6	0.9±0.09	0.8±0.11	1.7±0.18	11.1±1.26	2.1±0.13
<i>Anisus acronicus</i> Ferrusac	АР, МР	7/13; 8/11, 13	3	0.7±0.11	0.1±0.02	0.7±0.13	6.3±0.22	1.0±0.22
<i>Lymnaea ovata</i> Draparnaud	БуР, АР, МР, КР, ЕР, НБР	6, 8/11; 8-9/12; 6-9/13	8	0.6±0.10	0.1±0.01	0.7±0.11	4.6±0.48	1.4±0.20
<i>Pisidium amnicum</i> O.F.Muller	ЕР	9/13	1	0.4	0.1	0.5	5.9	1.9
Hirudinea			10	1.2±0.43	сл.	1.3±0.46	7.5±2.67	1.5±0.31
<i>Herpobdella octoculata</i> Linne	БуР, МР, КР	6/11; 7-9/12; 3, 8/13	7	1.7±0.20	0.1±0.02	1.7±0.21	10.2±1.83	1.9±0.11
<i>Helobdella stagnalis</i> Linne	МР	8/12; 8, 9/13	3	0.8±0.57	сл.	0.8±0.57	4.8±2.4	1.0±0.3
Oligochaeta			10	1.1±0.33	0.1±0.02	1.1±0.34	9.7±1.72	1.4±0.41
<i>Isochaetides michaelsoni</i> Lastockin	ЕР	7/13	1	1.9	0.1	2.0	11.4	1.9
<i>Tubifex tubifex</i> O.F. Muller	ЕР, КР	7-9/12; 8/13	7	1.3±0.11	0.1±0.01	1.4±0.12	10.3±1.07	2.6±0.30
<i>Stylodrilus herringianus</i> Claparede	МР	9/13	1	0.6	сл.	0.7	12.4	0.7
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen	БХО	7/12	1	0.5	сл.	0.5	4.7	0.7
Turbellaria								
<i>Dendrocaelopsis</i> sp.	ЕР	4, 10/05; 1, 10, 12/06; 1, 9/07; 8/12	8	2.5±0.57	0.5±0.12	3.0±0.67	24.2±3.31	5.7±0.39
Bryozoa								
<i>Plumatella emarginata</i> Allman	ВО	8/11	4	0.2±0.01	0.1±0.01	0.2±0.02	1.7±0.02	2.1±0.21

Сл. – следовые количества, КР – р. Кача, МР – р. Мана, ОР – р. Оя, ЕР – р. Енисей, НБР – р. Нижняя Буйба, БиР – р. Бирюса, АР – р. Ангара, БуР – р. Бугач, КО – оз. Каровое, ОО – оз. Ойское, АО – оз. Андреевское, БХО – оз. Большой Харбей, СО – оз. Светлое, БО – оз. Белё, ШО – оз. Шира, ШуО – оз. Шунет, АНО – оз. Аникино, ЦО – оз. Цирковое, ДО – оз. Дваозера, ПО – оз. Плещеево, БВ – вдхр. Бугач, РВ – вдхр. Рыбинское, ВО – водоём-охладитель.

В Mollusca преобладали 20:1n-11 и 20:1n-13, а Hirudinea и Oligochaeta, в основном, содержали 20:1n-9. Hirudinea отличались от остальных беспозвоночных достоверно более высоким содержанием длинноцепочечной диеновой ЖК, 20:2n-6 (Таблица 3.11). В Insecta и *Dendrocaelopsis* sp. (Turbellaria) процентное содержание этой ЖК было низкое (Таблица 3.11 и 3.12). В Mollusca, Oligochaeta и Gammaridae содержание 20:2n-6 было существенно выше, чем в Insecta и Turbellaria, но в 2-3 раза ниже, чем в Hirudinea (Таблица 3.11). Основная отличительная особенность жирнокислотного состава исследованных насекомых заключалась в том, что в этих беспозвоночных практически полностью отсутствовали длинноцепочечные ПНЖК с 22 атомами углерода (Таблица 3.11 и 3.12). Исключением стал один вид насекомых *D. lapponicus* (Coleoptera), который содержал значительные количества физиологически ценной ДГК (22:6n-3) (Таблица 3.12). Среди изученных беспозвоночных самое большое процентное содержание ДГК было обнаружено в Gammaridae (Таблица 3.11). Меньшее, но, тем не менее, высокое содержание ДГК было обнаружено в нескольких видах Mollusca, в *P. emarginata* (Bryozoa) и в *Dendrocaelopsis* sp. (Turbellaria) (Таблица 3.11 и 3.12). Отличительной особенностью ЖК состава *Dendrocaelopsis* sp. (Turbellaria) было высокое содержание 22:5n-3 (Таблица 3.12). Высокий процент этой ЖК был также обнаружен в Mollusca (Таблица 3.11). Процентное содержание физиологически ценной ЭПК (20:5n-3) было высоким во всех изученных животных, особенно в Ephemeroptera, Plecoptera и Gammaridae (Таблица 3.11 и 3.12).

Таким образом, в исследованных бентосных беспозвоночных были обнаружены маркерные ЖК, по которым можно определить спектры питания данных животных. Основными источниками пищи Trichoptera и Diptera были зелёные и диатомовые микроводоросли, и цианобактерии. Зелёные микроводоросли и цианобактерии присутствовали в рационе Megaloptera, Gammaridae, Coleoptera и Plecoptera. Кроме того, Plecoptera и Coleoptera дополнительно потребляли зелёных микроводорослей и цианобактерий.

Таблица 3.11.

Среднее содержание (% от суммы ЖК ± SE) количественно значимых жирных кислот в крупных таксонах бентосных беспозвоночных, включающих несколько отобранных видов (см. Таблицу 3.10). Средние в строках, обозначенные одинаковыми буквами достоверно не различались при $P < 0.05$ – тест Фишера LSD *post hoc*. При недостоверных значениях ANOVA буквы отсутствуют.

ЖК	Trichoptera	Ephemeroptera	Diptera	Plecoptera	Odonata	Gammaridae	Mollusca	Hirudinea	Oligochaeta
12:0	1.9 ± 0.74	0.7 ± 0.16	1.2 ± 0.35	1.2 ± 0.23	0.5 ± 0.07	0.5 ± 0.19	1.2 ± 0.74	0.8 ± 0.08	2.4 ± 0.46
14:0	2.5 ± 0.30 ^{ab}	2.5 ± 0.38 ^{ab}	4.0 ± 0.63 ^b	1.0 ± 0.16 ^a	1.1 ± 0.53 ^{ab}	1.7 ± 0.31 ^{ac}	2.1 ± 0.34 ^{ab}	1.4 ± 0.53 ^{ab}	3.6 ± 0.58 ^{ab}
Σ14:1	1.7 ± 0.41 ^a	0.2 ± 0.03 ^b	0.5 ± 0.21 ^b	0.3 ± 0.11 ^b	0.3 ± 0.25 ^{ab}	0.1 ± 0.02 ^b	0.1 ± 0.12 ^b	0.4 ± 0.22 ^{ab}	1.6 ± 0.34 ^{ab}
i15:0	0.3 ± 0.06 ^a	0.5 ± 0.09 ^a	1.1 ± 0.26 ^a	0.2 ± 0.04 ^a	0.3 ± 0.06 ^a	0.3 ± 0.04 ^a	0.4 ± 0.16 ^a	0.4 ± 0.03 ^a	4.0 ± 1.17 ^b
ai15:0	0.1 ± 0.02 ^a	0.5 ± 0.09 ^a	0.6 ± 0.18 ^a	0.0 ± 0.01 ^a	0.1 ± 0.01 ^a	0.1 ± 0.03 ^a	0.2 ± 0.11 ^a	0.1 ± 0.01 ^a	2.1 ± 0.88 ^b
15:0	0.4 ± 0.08 ^{ab}	0.5 ± 0.07 ^{ab}	0.8 ± 0.20 ^b	0.2 ± 0.03 ^a	0.3 ± 0.12 ^{ab}	0.3 ± 0.05 ^{ab}	0.8 ± 0.35 ^b	0.4 ± 0.08 ^{ab}	0.8 ± 0.07 ^{ab}
16:0	16.6 ± 0.66 ^{ab}	19.2 ± 0.87 ^a	18.2 ± 0.99 ^{ab}	12.6 ± 0.53 ^{cd}	15.7 ± 0.33 ^{ac}	14.7 ± 0.80 ^{bc}	17.3 ± 1.25 ^{ab}	8.6 ± 1.23 ^{cd}	8.3 ± 0.42 ^d
16:1*	10.7 ± 1.25 ^{ab}	12.8 ± 0.70 ^a	12.7 ± 1.63 ^a	6.1 ± 1.13 ^b	5.8 ± 1.96 ^{ab}	6.7 ± 0.90 ^b	7.6 ± 1.46 ^{ab}	7.8 ± 1.70 ^{ab}	6.3 ± 0.93 ^{ab}
i17:0	0.2 ± 0.03 ^a	0.3 ± 0.03 ^{ab}	0.3 ± 0.04 ^{ab}	0.3 ± 0.04 ^{ab}	0.6 ± 0.13 ^{abd}	0.4 ± 0.04 ^{ab}	1.0 ± 0.34 ^d	0.8 ± 0.19 ^{bd}	1.8 ± 0.10 ^c
16:2n-4	1.5 ± 0.26 ^a	1.4 ± 0.20 ^a	1.3 ± 0.35 ^a	0.7 ± 0.16 ^a	0.5 ± 0.36 ^a	0.5 ± 0.16 ^a	0.4 ± 0.19 ^a	0.3 ± 0.14 ^a	0.5 ± 0.17 ^a
17:0	0.6 ± 0.08 ^a	0.8 ± 0.10 ^a	1.0 ± 0.15 ^{ab}	0.9 ± 0.11 ^{ab}	1.6 ± 0.60 ^{ab}	0.6 ± 0.09 ^a	1.1 ± 0.35 ^{ab}	0.9 ± 0.17 ^{ab}	1.7 ± 0.14 ^b
16:3n-4	0.9 ± 0.32	0.6 ± 0.10	0.5 ± 0.21	0.3 ± 0.09	0.2 ± 0.19	0.3 ± 0.13	0.4 ± 0.24	0.1 ± 0.05	0.3 ± 0.18
16:3n-3	1.3 ± 0.26 ^a	0.2 ± 0.07 ^b	0.4 ± 0.25 ^b	0.2 ± 0.03 ^b	0.4 ± 0.35 ^{ab}	0.1 ± 0.05 ^b	0.2 ± 0.10 ^b	0.4 ± 0.00 ^{ab}	0.1 ± 0.08 ^b
16:4n-3	2.6 ± 0.73 ^a	0.2 ± 0.06 ^b	0.3 ± 0.17 ^b	0.2 ± 0.09 ^b	0.4 ± 0.36 ^{ab}	0.1 ± 0.06 ^b	0.2 ± 0.11 ^b	0.1 ± 0.11 ^{ab}	0.2 ± 0.09 ^{ab}
16:4n-1	0.8 ± 0.24	0.3 ± 0.08	0.3 ± 0.13	0.5 ± 0.21	0.2 ± 0.22	0.3 ± 0.14	0.2 ± 0.11	0.0 ± 0.05	0.4 ± 0.22
18:0	5.4 ± 0.52 ^{ac}	5.7 ± 0.35 ^{ac}	6.2 ± 0.67 ^{ac}	7.6 ± 0.91 ^a	13.9 ± 7.49 ^b	3.2 ± 0.43 ^c	6.5 ± 1.29 ^{ac}	6.6 ± 1.11 ^{abc}	7.2 ± 0.97 ^{abc}
18:1n-9	14.7 ± 1.39 ^{ac}	9.0 ± 0.74 ^{bcd}	9.2 ± 0.56 ^{bcd}	18.8 ± 1.32 ^{ac}	14.4 ± 1.27 ^{abce}	19.6 ± 1.62 ^c	4.8 ± 0.64 ^{cd}	9.7 ± 1.81 ^{abcd}	2.8 ± 0.32 ^d
18:1n-7	2.7 ± 0.35 ^a	9.1 ± 0.64 ^c	4.5 ± 0.54 ^{ad}	4.3 ± 0.50 ^{ad}	10.5 ± 1.47 ^c	4.4 ± 0.28 ^{ad}	5.6 ± 1.28 ^d	7.6 ± 0.61 ^{cd}	7.4 ± 0.39 ^{cd}
18:2n-6	6.1 ± 1.26 ^{abc}	3.6 ± 0.48 ^{ac}	9.0 ± 1.21 ^b	6.6 ± 1.14 ^{abc}	5.3 ± 0.79 ^{abc}	5.1 ± 0.79 ^{abc}	3.1 ± 0.55 ^c	3.6 ± 0.11 ^{abc}	2.6 ± 1.23 ^c
18:3n-3	8.7 ± 1.24 ^{ab}	5.2 ± 0.63 ^{ac}	3.8 ± 0.67 ^c	10.3 ± 1.10 ^b	4.6 ± 2.59 ^{abc}	3.0 ± 0.43 ^c	3.7 ± 0.31 ^c	3.7 ± 0.12 ^{abc}	1.2 ± 0.38 ^c
18:4n-3	2.1 ± 0.28	2.7 ± 0.90	1.5 ± 0.37	2.1 ± 0.43	0.8 ± 0.76	1.2 ± 0.22	1.4 ± 0.63	0.8 ± 0.14	0.3 ± 0.12
20:0	0.7 ± 0.11 ^{ab}	0.5 ± 0.04 ^{ac}	1.1 ± 0.32 ^c	1.4 ± 0.21 ^b	2.4 ± 1.58 ^{abc}	0.3 ± 0.06 ^a	0.2 ± 0.10 ^{ac}	0.4 ± 0.16 ^{acd}	0.4 ± 0.06 ^{acd}
Σ20:1	0.3 ± 0.06 ^a	0.1 ± 0.02 ^a	0.2 ± 0.10 ^a	0.3 ± 0.02 ^a	0.3 ± 0.35 ^{ab}	1.2 ± 0.16 ^b	6.6 ± 0.69 ^c	6.9 ± 0.09 ^c	6.0 ± 0.25 ^c
20:2n-6	0.1 ± 0.02 ^a	0.1 ± 0.02 ^a	0.0 ± 0.01 ^a	0.1 ± 0.02 ^a	0.3 ± 0.28 ^{ab}	1.2 ± 0.14 ^{bd}	1.6 ± 0.54 ^d	4.6 ± 0.01 ^c	1.8 ± 0.21 ^d
20:4n-6	1.2 ± 0.23 ^a	1.8 ± 0.37 ^a	2.0 ± 0.37 ^a	1.8 ± 0.31 ^a	2.7 ± 0.05 ^{ab}	4.5 ± 0.76 ^b	5.2 ± 1.15 ^b	7.3 ± 2.43 ^b	5.5 ± 1.42 ^b
20:4n-3	0.2 ± 0.03 ^a	0.2 ± 0.02 ^{ab}	0.3 ± 0.04 ^{ab}	0.2 ± 0.04 ^{ab}	0.1 ± 0.13 ^{ab}	0.3 ± 0.04 ^{ab}	0.4 ± 0.09 ^b	0.3 ± 0.08 ^{ab}	0.3 ± 0.04 ^{ab}
20:5n-3	10.5 ± 1.10 ^a	16.4 ± 1.07 ^b	11.8 ± 1.80 ^{ab}	16.6 ± 1.98 ^{ab}	10.9 ± 2.97 ^{ab}	16.2 ± 1.13 ^{ab}	9.9 ± 1.07 ^{ab}	15.1 ± 2.38 ^{ab}	11.2 ± 2.45 ^{ab}
22:0	0.5 ± 0.11 ^a	0.8 ± 0.08 ^{ab}	0.6 ± 0.22 ^a	0.9 ± 0.19 ^{ab}	2.0 ± 1.44 ^b	0.3 ± 0.06 ^a	0.4 ± 0.29 ^a	0.8 ± 0.07 ^{ab}	0.9 ± 0.21 ^{ab}
22:2n-6	0.0 ± 0.00 ^a	0.0 ± 0.00 ^a	1.6 ± 0.71 ^b	0.3 ± 0.15 ^a	0.0 ± 0.05 ^a				
22:4n-6	0.0 ± 0.00 ^a	0.0 ± 0.00 ^a	0.0 ± 0.01 ^a	0.0 ± 0.01 ^a	0.0 ± 0.00 ^{ac}	0.1 ± 0.02 ^{ac}	1.8 ± 0.76 ^b	0.6 ± 0.35 ^{ac}	1.0 ± 0.10 ^{bc}
22:5n-6	0.1 ± 0.05 ^a	0.0 ± 0.00 ^a	0.0 ± 0.02 ^a	0.1 ± 0.07 ^a	0.0 ± 0.04 ^{ab}	0.6 ± 0.11 ^{ab}	1.3 ± 0.75 ^b	0.1 ± 0.03 ^{ab}	0.5 ± 0.39 ^{ab}
22:5n-3	0.1 ± 0.02 ^a	0.0 ± 0.00 ^a	0.1 ± 0.05 ^a	0.1 ± 0.06 ^a	0.2 ± 0.17 ^{ac}	1.4 ± 0.14 ^d	3.6 ± 0.62 ^b	0.7 ± 0.37 ^{acd}	1.3 ± 0.24 ^{cd}
22:6n-3	0.3 ± 0.08 ^a	0.1 ± 0.02 ^a	0.2 ± 0.09 ^a	0.2 ± 0.06 ^a	0.4 ± 0.38 ^{ab}	6.5 ± 1.08 ^c	3.2 ± 1.28 ^b	0.5 ± 0.36 ^{ab}	0.6 ± 0.17 ^{ab}

* – сумма 16:1n-7 и 16:1n-9, Σ – сумма изомеров.

Таблица 3.12.

Среднее содержание (% от суммы ЖК \pm SE) количественно значимых жирных кислот в крупных таксонах бентосных беспозвоночных, включающих один отобранный вид (см. Таблицу 3.10).

ЖК	Turbellaria	Bryozoa	Megaloptera	Coleoptera
	<i>Dendrocaelopsis</i> sp.	<i>Plumatella emarginata</i>	<i>Sialis sordida</i>	<i>Dytiscus lapponicus</i>
12:0	0.3 \pm 0.15	1.6 \pm 0.09	0.9 \pm 0.70	0.2 \pm 0.05
14:0	2.3 \pm 0.31	2.7 \pm 0.15	1.5 \pm 0.05	1.7 \pm 0.31
Σ 14:1	0.3 \pm 0.09	0.5 \pm 0.16	0.1 \pm 0.08	сл.
i15:0	0.4 \pm 0.04	1.8 \pm 0.04	0.5 \pm 0.03	0.2 \pm 0.03
ai15:0	0.2 \pm 0.04	0.3 \pm 0.03	0.1 \pm 0.03	0.1 \pm 0.01
15:0	0.4 \pm 0.10	1.7 \pm 0.09	0.3 \pm 0.01	0.3 \pm 0.04
16:0	16.1 \pm 1.05	21.1 \pm 1.22	18.8 \pm 2.95	13.3 \pm 1.03
16:1*	8.3 \pm 0.77	10.0 \pm 0.26	15.3 \pm 7.46	5.2 \pm 0.51
i17:0	0.2 \pm 0.03	1.1 \pm 0.07	0.1 \pm 0.03	0.3 \pm 0.02
16:2n-4	1.1 \pm 0.16	0.4 \pm 0.03	0.9 \pm 0.55	0.3 \pm 0.05
17:0	0.6 \pm 0.09	2.2 \pm 0.20	0.4 \pm 0.19	0.7 \pm 0.04
16:3n-4	0.8 \pm 0.11	0.2 \pm 0.03	0.1 \pm 0.03	0.2 \pm 0.03
16:3n-3	1.1 \pm 0.39	н. о.	н. о.	сл.
16:4n-3	0.6 \pm 0.24	0.1 \pm 0.05	н. о.	н. о.
16:4n-1	0.7 \pm 0.19	сл.	н. о.	н. о.
18:0	4.6 \pm 0.44	5.1 \pm 0.42	4.6 \pm 2.36	6.0 \pm 0.15
18:1n-9	16.1 \pm 1.49	7.3 \pm 0.72	13.4 \pm 0.90	23.1 \pm 0.38
18:1n-7	7.6 \pm 0.68	4.4 \pm 0.23	7.1 \pm 0.55	4.0 \pm 0.27
18:2n-6	2.7 \pm 0.31	2.3 \pm 0.15	5.2 \pm 0.54	13.5 \pm 0.46
18:3n-3	5.5 \pm 1.19	2.8 \pm 0.15	9.9 \pm 1.21	3.5 \pm 0.13
18:4n-3	1.4 \pm 0.13	0.9 \pm 0.05	1.5 \pm 0.39	1.8 \pm 0.23
20:0	0.4 \pm 0.04	0.3 \pm 0.06	0.9 \pm 0.62	0.9 \pm 0.02
Σ 20:1	0.6 \pm 0.13	2.1 \pm 0.12	0.1 \pm 0.08	0.7 \pm 0.05
20:2n-6	0.4 \pm 0.05	2.2 \pm 0.21	0.1 \pm 0.00	0.7 \pm 0.05
20:4n-6	0.6 \pm 0.09	2.7 \pm 0.13	2.4 \pm 0.83	4.8 \pm 0.20
20:4n-3	0.3 \pm 0.02	0.8 \pm 0.08	0.2 \pm 0.08	0.8 \pm 0.15
20:5n-3	10.0 \pm 1.02	9.6 \pm 0.74	10.6 \pm 2.96	10.6 \pm 0.73
22:0	0.5 \pm 0.07	0.6 \pm 0.07	0.9 \pm 0.64	0.3 \pm 0.02
22:2n-6	н. о.	н. о.	н. о.	н. о.
22:4n-6	0.9 \pm 0.14	0.4 \pm 0.13	н. о.	сл.
22:5n-6	0.1 \pm 0.02	1.0 \pm 0.11	н. о.	0.5 \pm 0.10
22:5n-3	8.8 \pm 1.17	1.1 \pm 0.13	н. о.	0.3 \pm 0.06
22:6n-3	1.9 \pm 0.40	3.5 \pm 0.48	0.1 \pm 0.12	2.8 \pm 0.43

* – сумма 16:1n-7 и 16:1n-9, Σ – сумма изомеров, сл. – следовые количества, н. о. – не обнаружено.

Ephemeroptera преимущественно потребляли диатомовых водорослей и бактерий. Основным источником пищи Oligochaeta, очевидно, был детрит, обогащенный бактериями. *Dendrocaelopsis* sp. (Turbellaria) питался перифитоном, преимущественно состоящим из диатомовых водорослей и бактерий. Действительно, в перифитоне литоральной зоны реки Енисей в холодные месяцы года, когда были собраны пробы планарий, доминировали диатомеи (Гладышев и др., 2005; Sushchik et al., 2007). Основу рациона *P. emarginata* (Bryozoa), очевидно, составляли планктонные бактерии и простейшие. Животная пища в большей степени присутствовала в рационе

Однако, возможно, что высокое содержание маркеров зелёных микроводорослей и цианобактерий в хищных личинках насекомых объясняется не прямым потреблением данных продуцентов, а получением маркерных ЖК по трофической цепи от первичных консументов. В целом спектры питания исследованных бентосных беспозвоночных, описанные в данной работе, хорошо согласуются с литературными данными (например, Sushchik et al., 2003; Füreder et al., 2003; Mirzajani et al., 2011; Inoda, 2012).

В ЖК составе исследованных животных помимо ЖК маркеров пищи были обнаружены ЖК, характерные для конкретных таксонов. Изомер 20:1n-13 был обнаружен только в Mollusca. О высоком содержании этого моноена в моллюсках сообщают и другие исследователи (например, Харламенко и др., 2011; Kawashima, Ohnishi, 2004; Zhukova, 2007; Saito, Hashimoto, 2010), однако, роль 20:1n-13 в метаболизме животных пока не ясна (см. Глава 1.1.3). Диен 20:2n-6, вероятно, можно считать характерной кислотой Hirudinea. К сожалению, в доступной литературе не было обнаружено данных по ЖК составу свободноживущих пиявок. Отличительной особенностью Turbellaria (*Dendrocaelopsis* sp.) было высокое содержание 22:5n-3, которое значительно превышало (в 2-10 раз) содержание 22:6n-3. При этом другой изомер – 22:5n-6 был обнаружен лишь в следовых количествах. Причины столь высокого процента 22:5n-3 в планариях неизвестны. Возможно, данная ЖК играет важную роль в метаболизме планарий или же используется в качестве резерва для синтеза физиологически ценной ДГК. Gammaridae характеризовались высоким содержанием 22:6n-3. Многие авторы обнаруживали высокое содержание ДГК в различных видах разноногих раков (например, Kolanowski et al., 2007; Lahdes et al., 2010). Кроме Gammaridae, *D. lapponicus* (Coleoptera) и некоторые моллюски, а именно дрейссениды содержали высокое количество ДГК. Однако, в отличие от Gammaridae и *D. lapponicus*, дрейссениды накапливали и другие длинноцепочечные ПНЖК с 22 атомами углерода. В дрейссенидах сумма 22:4n-6, 22:5n-6 и 22:5n-3 была в 2 раза выше, чем содержание ДГК, тогда как Gammaridae и *D. lapponicus*, в основном, аккумулировали только ДГК. Хищные личинки насекомого *D. lapponicus* были

отобраны только в одном водоёме, в котором также обитали и гаммариды. Эти хищные насекомые успешно охотились на гаммарид (личные наблюдения) и, следовательно, могли получать из них ДГК. Можно предположить, что, как и для остальных личинок насекомых, для Coleoptera ДГК не является необходимой ПНЖК. А присутствие ДГК в этих личинках лишь отражала их рацион. Таким образом, мы предполагаем, что при изучении трофических взаимодействий в пресноводных экосистемах жирные кислоты 20:1n-13, 20:2n-6, 22:5n-3 и 22:6n-3 могут использоваться в качестве маркеров Mollusca, Hirudinea, Turbellaria и Gammaridae, соответственно.

Для оценки влияния таксономической принадлежности бентосных беспозвоночных на их ЖК состав был проведён кластерный анализ процентного содержания 33 количественно значимых ЖК (см. Таблицу 3.11 и 3.12) в исследованных видах. Большинство видов Insecta сформировали отдельный кластер (Рисунок 3.2 (I)). Однако внутри кластера насекомых виды из отрядов Ephemeroptera и Plecoptera имели тенденцию к образованию отдельных подкластеров (Рисунок 3.2). ЖК составы видов Trichoptera и Diptera характеризовались высокой вариабельностью, по сравнению с остальными таксонами. В итоге виды из этих отрядов были разбросаны по всему кластерному дереву (Рисунок 3.2). Все виды Gammaridae объединились в отдельный кластер (Рисунок 3.2 (II)). Отдельный кластер также сформировали представители Oligochaeta, Hirudinea и брюхоногих моллюсков (*A. acronicus* и *L. ovata*) (Рисунок 3.2 (III)), и, следовательно, их ЖК составы были сходные, но значительно отличались от ЖК составов остальных изученных животных.

Исследованные виды беспозвоночных были отобраны в разных водоёмах и водотоках, отличающихся по своим гидрологическим и физико-химическим характеристикам. Независимо от местообитания, виды, принадлежащие к одному более крупному таксону, были близки по жирнокислотным составам, тогда как крупные таксоны, например, Insecta, Gammaridae и Oligochaeta отличались друг от друга. Обитая в разных экосистемах, животные на уровне

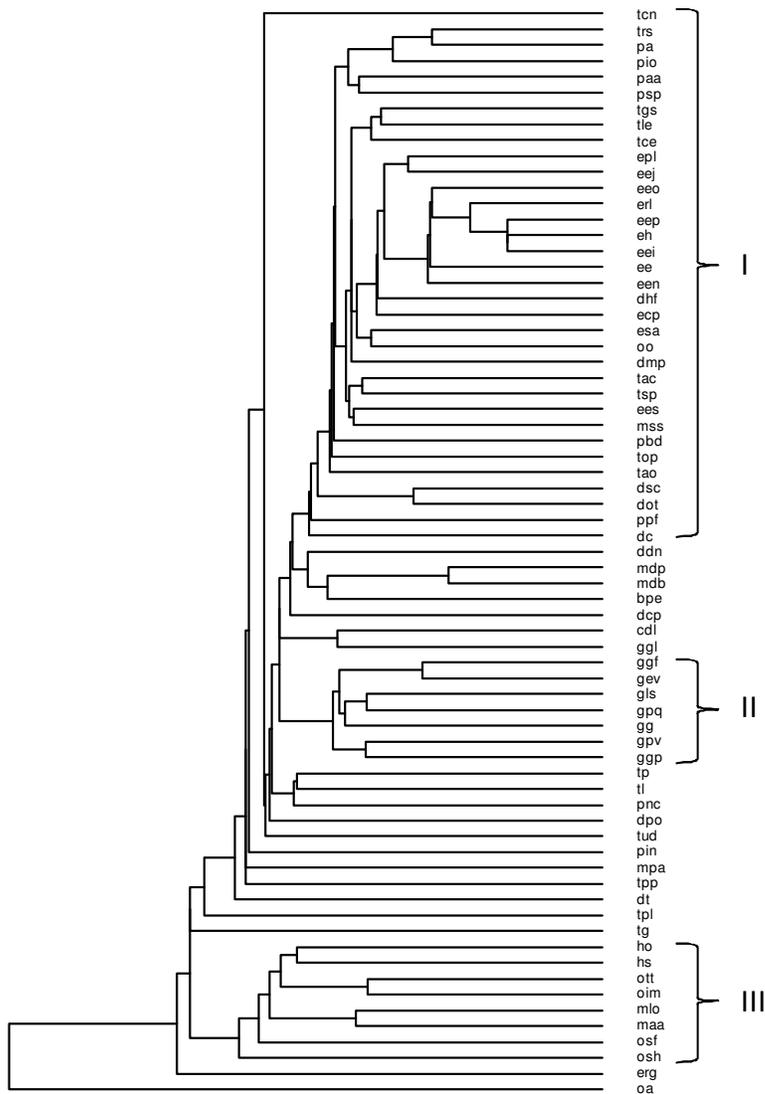


Рисунок 3.2. Дендрограмма кластерного анализа процентного содержания количественно значимых ЖК в видах бентосных беспозвоночных. Trichoptera: tcn – *C. nevae*, trs – *R. sibirica*, tgs – *G. sajanensis*, tle – Leptoceridae, tce – *C. excisa*, tac – *A. crymophila*, tsp – *S. personatum*, top – *O. potanini*, tao – *A. obsoleta*, tp – *Pseudostenophylax* sp., tl – Limnephilidae, tpp – *P. pusilla*, tpl – *P. latipennis*, tg – *Glossosoma* sp.; Ephemeroptera: epl – *P. luteus*, eej – *E. joernensis*, eeo – *E. orientalis*, erl – *R. lepnevae*, eep – *E. pellucidus*, eh – Heptageniidae, eei – *E. ignita*, ee – *Ecdyonurus* sp., een – *E. nigridorsum*, ecp – *C. pseudorivulorum*, esa – *E. sachalinensis*, ees – *E. setigera*, erg – *R. grandifolia*; Diptera: dhf – *H. fuscipennis*, dmp – *M. pedellus*, dsc – *S. crassiforceps*, dot – *O. thienemanni*, dc – *C. plumosus*, ddn – *D. nervosus*, dpo – *P. olivacea*, dcp – *C. piger*, dt – Tipulidae; Plecoptera: pa – *Agnatina* sp., pio – *I. obscura*, paa – *Arcynopteryx* sp., psp – *S. pusilla*, pbd – *D. bicaudata*, ppf – *P. flavotincta*, pnc – *N. cinerea*, pin – *I. nubecula*; Odonata: oo – *Ophiogomphus* sp., oa – Anizoptera; Megaloptera: mss – *S. sordida*; Coleoptera: cdl – *D. lapponicus*; Gammaridae: ggl – *G. lacustris*, ggf – *G. fasciatus*, gev – *E. viridis*, gls – *G. lacustris* saltwater, gpq – *P. quadrispinosa*, gg – *Gammarus* sp., gpv – *P. viridis*, ggp – *G. pulex*; Mollusca: mdp – *D. polymorpha*, mdb – *D. bugensis*, mlo – *L. ovata*, maa – *A. acronicus*, mpa – *P. amnicum*; Hirudinea: ho – *H. octoculata*, hs – *H. stagnalis*; Oligochaeta: ott – *T. tubifex*, oim – *I. michaelseni*, osf – *S. ferox*, osh – *S. herringianus*; Turbellaria: tud – *Dendrocaelopsis* sp.; Bryozoa: bpe – *P. emarginata*.

вида и более крупного таксона, например, семейства (Gammaridae) или отряда (Ephemeroptera) имели высокие содержания одних и тех же маркерных ЖК и, следовательно, выбирали сходную пищу, что косвенно подтверждает селективность питания бентосных беспозвоночных. ЖК состав животных формируется не только включением ЖК из их пищи, но и путём синтеза отдельных ЖК самими животными. Исследованные крупные таксоны, например, Hirudinea и Mollusca, синтезировали и/или аккумулировали специфические ЖК, характерные только для этих таксонов, и, очевидно, играющие важную роль в их метаболизме. Таким образом, различия в потребностях ЖК, связанные с особенностями метаболизма и закреплённые генетически, способствуют формированию таксон-специфического состава жирных кислот. Очевидно, что таксономическая принадлежность (филогенетический фактор) бентосных беспозвоночных оказывает ключевое влияние на их ЖК состав.

Абсолютное содержание ЭПК и ДГК, и соотношение n-3/n-6 являются важными показателями качества пищи для рыб (Arts, Kohler, 2009; Ahlgren et al., 2009). Мы сравнили значения данных показателей в исследуемых беспозвоночных. Самое высокое суммарное содержание жирных кислот (68.81 мг/г сырого веса) и физиологически ценной ЭПК (9.63 мг/г сырого веса) было обнаружено в *C. excisa* (Trichoptera). Наименьшие значения этих показателей (1.7 и 0.16 мг/г сырого веса, соответственно) были обнаружены в *P. emarginata* (Bryozoa) (Таблица 3.10). Высокие количества физиологически ценной ДГК содержали Gammaridae, двустворчатые моллюски (*D. polymorpha* и *D. bugensis*) и *Dendrocaelopsis* sp. (Turbellaria) (Таблица 3.10). В большинстве исследуемых бентосных беспозвоночных суммарное содержание ПНЖК семейства n-3 было выше суммарного содержания ПНЖК семейства n-6, что в целом характерно для водных животных (Таблица 3.10). Самое высокое значение соотношения n-3/n-6 было обнаружено в *Caenis gr. pseudorivulorum* (Ephemeroptera), в то время как наименьшее значение данного соотношения было в другом представителе насекомых, *Glossosoma* sp. (Trichoptera) (Таблица 3.10).

Среди изученных таксонов Ephemeroptera, Trichoptera, Gammaridae и Turbellaria (*Dendrocaelopsis* sp.) имели высокие абсолютные содержания ЭПК+ДГК, и высокие значения соотношения n-3/n-6, в то время как Bryozoa (*P. emarginata*), Oligochaeta, Mollusca (Gasrtopoda), Hirudinea и Coleoptera (*D. lapponicus*) имели низкие значения этих показателей (Таблица 3.10).

Максимальные значения абсолютного содержания ЭПК+ДГК были обнаружены в Insecta, однако, медианы и квартили ЭПК+ДГК в Insecta и Gammaridae были близкими. Наименьшие значения медианы и максимального содержания ЭПК+ДГК были обнаружены в Mollusca (Рисунок 3.3).

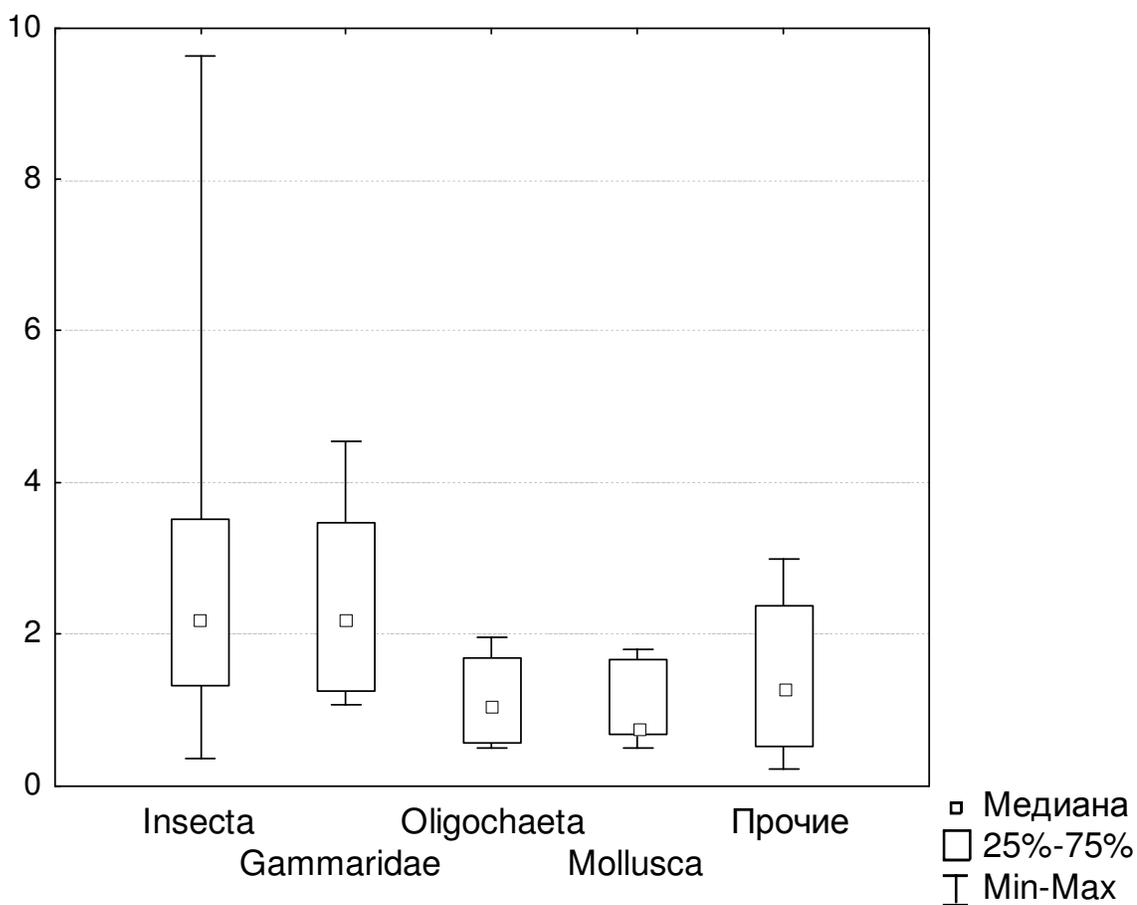


Рисунок 3.3. Абсолютное содержание суммы эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислот в бентосных беспозвоночных: минимальные, максимальные значения (min-max), медианы и квартили. Число видов (n) в Insecta, n = 48; Gammaridae, n = 8; Oligochaeta, n = 4; Mollusca, n = 5; Прочие (Hirudinea, Turbellaria и Bryozoa), n = 4.

В Oligochaeta и Mollusca значения этих статистических показателей были близкими. В остальных таксономических группах (Прочие) медианы и максимальные значения ЭПК+ДГК были выше, чем в Mollusca и Oligochaeta, но ниже, чем в Insecta и Gammaridae (Рисунок 3.3). Во всех исследованных таксономических группах, включая насекомых, были обнаружены виды с низким абсолютным содержанием ЭПК+ДГК, но высокие значения были характерны только для представителей насекомых (Рисунок 3.3).

Для наглядной демонстрации вариабельности абсолютного содержания ЭПК и ДГК в изученных видах бентосных беспозвоночных был построен двумерный график (Рисунок 3.4). Insecta характеризовались высоким содержанием ЭПК, но вместе с тем, и высокой вариабельностью содержания ЭПК по сравнению с другими таксонами (Рисунок 3.4). Gammaridae и Mollusca характеризовались высоким содержанием ДГК, но, как и в случае с Insecta, вариабельность была очень высокой (Рисунок 3.4). В двустворчатых моллюсках (*D. polymorpha* и *D. bugensis*, два верхних треугольника синей зоны на рисунке) содержание ДГК было значительно выше, чем в брюхоногих (Рисунок 3.4). Значения ЭПК и ДГК в Gammaridae и Insecta не перекрываются, однако, значения ЭПК и ДГК в Insecta, Oligochaeta, брюхоногих моллюсках и прочих таксонах перекрываются практически полностью (Рисунок 3.4). Данный рисунок наглядно демонстрирует, что в большей части видов абсолютное содержание ЭПК и ДГК было низкое. А в видах с высоким абсолютным содержанием превалировала лишь одна ПНЖК, либо ЭПК, либо ДГК. Одновременно высокого абсолютного содержания ЭПК и ДГК не было обнаружено ни у одного исследованного вида бентосных беспозвоночных. Очевидно, что потребности конкретных таксонов в ЭПК, ДГК и других ПНЖК различаются. Согласно нашим результатам насекомые не нуждаются в ДГК, тогда как гаммаридам, обитающим в тех же водных экосистемах, что и насекомые, данная ЖК необходима в значительных количествах. Таким образом, установлено, что абсолютное содержание ЭПК и ДГК, и соотношение $n-3/n-6$ в бентосных беспозвоночных в первую очередь зависит от таксономической принадлежности этих животных.

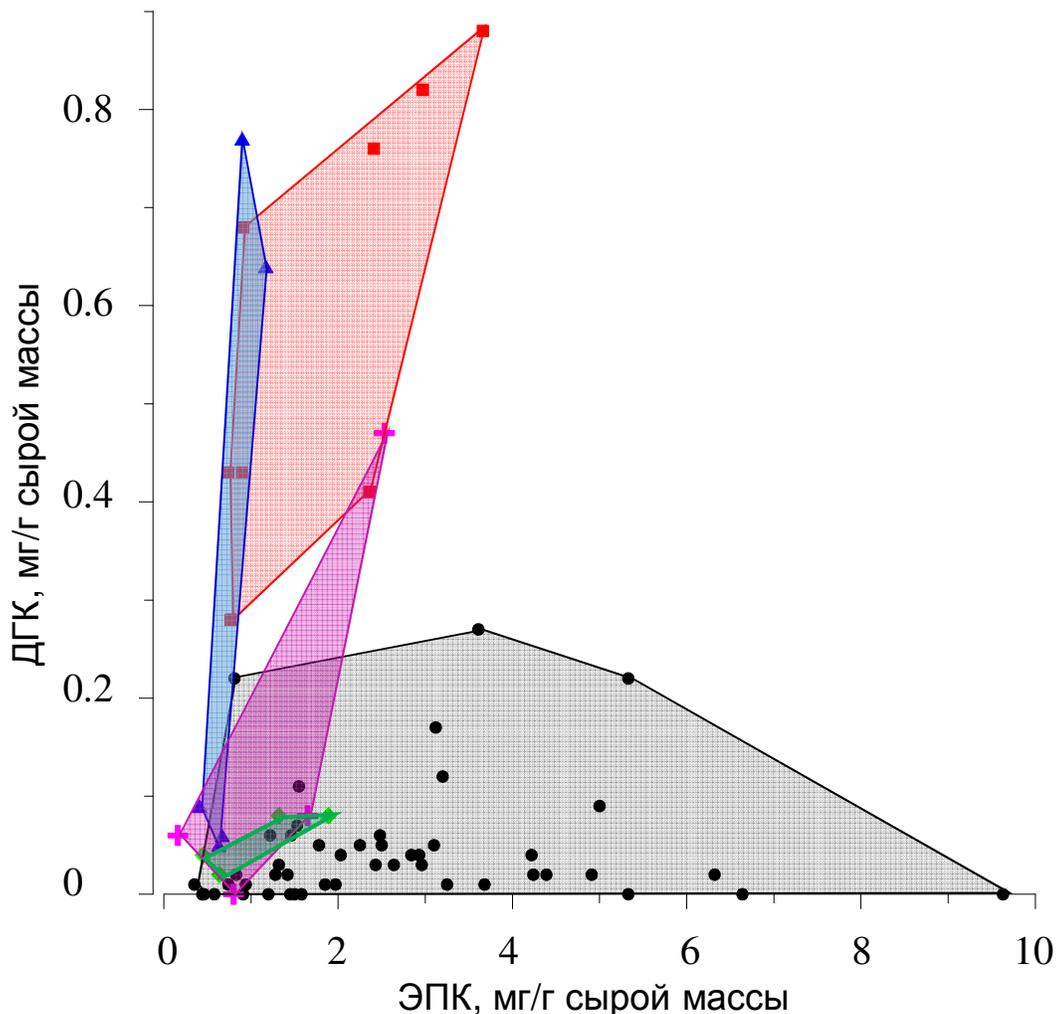


Рисунок 3.4. Абсолютное содержание эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислот в бентосных беспозвоночных: синяя зона – Mollusca (число видов $n = 5$), красная зона – Gammaridae ($n = 8$), розовая зона – Hirudinea, Turbellaria и Bryozoa ($n = 4$), серая зона – Insecta ($n = 48$) и зелёная зона – Oligochaeta ($n = 4$).

Судя по содержанию ЭПК и ДГК, и соотношению $n-3/n-6$ в исследованных бентосных беспозвоночных, наиболее ценной пищей для бентоядных рыб были личинки Insecta, особенно Ephemeroptera и Trichoptera, и Gammaridae. Но в отличие от Insecta, Gammaridae содержали обе физиологически ценные $n-3$ ПНЖК. *Dendrocaelopsis* sp. (Turbellaria) тоже, очевидно, являлись пищей высокого качества. Обычно этих животных не находят в содержимом кишечника рыб, что, возможно, объясняется легкой

перевариваемостью тела Turbellaria, лишённого жестких покровов. В литературе имеются немногочисленные данные о присутствии планарий (Turbellaria) в рационе рыб, обитающих в пресноводных ручьях (Dumont et al., 2014, Manenti, Bianchi, 2014). Среди исследованных беспозвоночных пищей сравнительно низкого качества для бентоядных рыб были представители Hirudinea, Mollusca (Gastropoda), Oligochaeta, *P. emarginata* (Bryozoa) и *D. lapponicus* (Coleoptera).

Итак, исследованные бентосные беспозвоночные имели разную пищевую ценность для рыб. Следовательно, смена видового состава бентосного сообщества может привести к изменению качества кормовой базы бентоядных рыб. Как уже отмечалось выше, инвазии чужеродных видов бентосных беспозвоночных зачастую приводят к реструктуризации бентосного сообщества и к вытеснению доминирующих аборигенных видов (Molloy et al., 1997, Burlakova et al., 2000). Наиболее инвазивные виды принадлежат к Mollusca и Crustacea, а также к Polychaeta, Oligochaeta, Bryozoa и Hirudinea, в то время как аборигенные животные, в основном, представлены видами Insecta (Karataev et al. 2009, Arbačiauskas et al. 2011). Согласно полученным данным, таксоны с наиболее инвазивными видами имеют низкую пищевую ценность для рыб, в то время как аборигенные животные (личинки насекомых) – высокую. Следовательно, вытеснение насекомых вселенцами, вероятно, приведёт к снижению качества кормовой базы бентоядных рыб. Однако в таксонах с большим количеством видов-вселенцев были обнаружены виды, которые имели довольно высокие содержания ЭПК и/или ДГК, например, *E. viridis*, *P. viridis* (Gammaridae) и *D. bugensis* (Mollusca). В свою очередь насекомые – таксон с высокой пищевой ценностью для рыб, включал виды с низким содержанием ЭПК и ДГК, например, *O. thienemanni* (Diptera, Chironomidae). Таким образом, для точной оценки изменения качества кормовой базы бентоядных рыб в ответ на изменение видового состава бентосного сообщества в конкретной экосистеме необходимо использовать данные по абсолютному содержанию ЭПК и ДГК в инвазивных и аборигенных видах исследуемой экосистемы. Например, в реке Енисей инвазивный вид *E. viridis* (Gammaridae) вытесняет

аборигенные виды Trichoptera и Diptera (Гладышев, Москвичёва, 2002). Согласно нашим данным, отряд Trichoptera является одним из наиболее ценных пищевых источников для бентоядных рыб. Однако, вид *E. viridis* по сравнению с аборигенными видами Trichoptera (*Potamophilax latipennis* и *Apatania cymophila*) и Diptera (*Prodiamesa olivacea*) из реки Енисей (Sushchik et al., 2003) имеет более высокое содержание ДГК, и сходное с аборигенными насекомыми содержание ЭПК и соотношение n-3/n-6 (Таблица 3.10). Очевидно, инвазия *E. viridis* в бентосное сообщество реки Енисей не приведёт к существенному изменению качества кормовой базы бентоядных рыб в отношении физиологически ценных ПНЖК. Тем не менее, согласно другому индикатору пищевой ценности беспозвоночных для рыб, а именно содержанию эссенциальных аминокислот, *E. viridis* являлся пищей низкого качества по сравнению с доминирующими в реке Енисей видами насекомых (Kolmakova et al., 2013). Кроме того, некоторые авторы указывают и на другие негативные последствия инвазии *E. viridis* в реку Енисей, которые также следует учитывать при оценке влияния инвазивных видов на экосистему в целом (Гладышев, Москвичёва, 2002).

Таким образом, крупные таксоны исследованных бентосных беспозвоночных различались по абсолютному содержанию ЭПК и ДГК, и по значениям соотношения n-3/n-6. Наиболее ценной пищей для рыб в отношении ЖК были личинки Insecta, особенно Ephemeroptera и Trichoptera, а также Gammaridae и Turbellaria (*Dendrocaelopsis* sp.). Пищей низкого качества были представители Hirudinea, Mollusca (Gastropoda), Oligochaeta, Bryozoa (*P. emarginata*) и Coleoptera (*D. lapponicus*). На основании определённой в данной работе пищевой ценности бентосных беспозвоночных мы предполагаем, что вытеснение аборигенных видов Insecta инвазивными видами Mollusca (Gastropoda), Gammaridae, Polychaeta, Oligochaeta, Bryozoa и Hirudinea, вероятно, приведёт к снижению биохимического качества кормовой базы бентоядных рыб. Кроме того, мы обнаружили таксон-специфические ЖК, которые, предположительно, могут быть использованы в качестве маркеров при изучении трофических взаимодействий в водных экосистемах.

3.3. Выявление факторов, влияющих на внутривидовую изменчивость жирнокислотного состава эврибионтных беспозвоночных

Для определения влияния экологических факторов на ЖК состав беспозвоночных были исследованы популяции гаммарид *Gammarus lacustris* Sars, обитающих в условиях, различающихся по температуре и солёности воды, а также по наличию/отсутствию хищников (рыбы) в водоёмах. Чтобы избежать влияния филогенетического фактора, который, как было показано выше, играет ключевую роль в формировании ЖК состава бентосных беспозвоночных, исследования проводили на одном виде.

Температура и минерализация воды в исследованных озёрах приведены в Таблице 3.13. Среди исследованных озёр два озера были холодноводные, а именно, горное озеро Светлое и озеро Собачье, расположенное в северном регионе Красноярского края (Таблица 3.13). Помимо низких значений температур эти озёра характеризовались низкой минерализацией. В остальных озёрах температура воды в июле была практически одинаковая и превышала 20°C. Минерализация в тёплых озёрах сильно варьировала: от 200 мг/л в оз. Фыркал до 17828 мг/л в оз. Шунет (Таблица 3.13). Значения минерализации воды в озёрах Шира и Шунет были близкие. В тепловодном оз. Аникино, воды которого в июле, как правило, прогреваются до 25°C, в июле 2015 г. температура воды составила 18°C (Таблица 3.13). Такое понижение температуры объясняется аномальным похолоданием в первой декаде июля. Процентное содержание количественно значимых ЖК приведено в Таблице 3.14. В популяциях *G. lacustris* из озёр Шунет, Фыркал и Утичьё-1 было обнаружено высокое содержание ЖК маркеров бактерий (18:1n-7, 15:0 и 17:0), включая цианобактерий (18:1n-7), в то время как в популяциях гаммарусов из озёр Светлое и Собачье процентное содержание этих ЖК было самое низкое среди исследованных популяций (Таблица 3.14). Высокое процентное содержание ЖК маркеров диатомовых водорослей, а именно, 14:0, 16:1n-7, 16:2n-4 и 16:3n-4 было обнаружено в гаммарусах из озёр Красненькое и Утичьё-3. Низкое содержание ЖК маркеров диатомей было обнаружено в популяциях из озёр Фыркал и Шира (Таблица 3.14).

Таблица 3.13.

Описание озёр: координаты исследуемых озёр, площадь (А, км²), максимальная глубина (h_{макс}, м), температура (t, °С), минерализация (М, мг/л), наличие/отсутствие рыбы в водоеме, доминирующие группы фитопланктона.

Регион, Озеро	Координаты	А	h _{макс}	t°С				М			Рыба	Фитопланктон
				2014	2015	2016	2017	2014	2015	2016		
Ергаки												
Светлое	52°48'СШ 93°25'ВД	0.48 ^a	24 ^a	18	15	н.д.	н.д.	10	11	н.д.	-	Din Chry Bac
Плато Путорана												
Собачье	69°01'СШ 91°05'ВД	99.0 ^b	162 ^b	н.д.	н.д.	н.д.	≤10			13-42 ^f	+	Bac Chry Din
Хакасия												
Фыркал	54°63'СШ 89°81'ВД	13.0	н.д.	н.д.	24	н.д.	н.д.	н.д.	200	н.д.	+	Cya Chl Bac
Красненькое	54°44'СШ 90°34'ВД	0.11	н.д.	н.д.	23	н.д.	н.д.	н.д.	3670	н.д.	-	Cya Bac
Шира	54°30'СШ 90°11'ВД	35.9 ^c	23 ^c	23	25	н.д.	н.д.	16000	15610	н.д.	-	Cya
Шунет	54°25'СШ 90°13'ВД	0.47 ^c	6 ^c	21	24	н.д.	н.д.	16460	17820	н.д.	-	Cya Bac
Матарак	54°24'СШ 90°11'ВД	0.79 ^d	н.д.	н.д.	н.д.	25	н.д.	н.д.	н.д.	652	+	Chl Cya Din Bac
Утичьё-1	54°28'СШ 90°25'ВД	0.45 ^d	2 ^e	н.д.	н.д.	27	н.д.	н.д.	н.д.	4909	-	Cya Chl
Утичьё-3	54°30'СШ 90°27'ВД	1.40 ^d	3 ^e	н.д.	н.д.	26	н.д.	н.д.	н.д.	6322	+	Bac Cya
Тюменская область												
Аникино	56°11'СШ 69°43'ВД	0.33	2	25	18	н.д.	н.д.	1097	998	н.д.	+	Cya Chl Bac

н.д. – нет данных

Cya – Cyanobacteria, Chl – Chlorophyta, Bac – Bacillariophyta, Chry – Chrysophyta, Din – Dinophyta

^a- Анищенко и др., 2015; ^b-Gladyshev et al., 2017; ^c-Gladyshev et al., 2015; ^d- Parnachev, Degermendzhy, 2002; ^e-Parnachev et al., 1999; ^f-Заделёнов и др., 2017.

Физиологически ценная ЭПК тоже является одним из маркеров диатомовых водорослей (Dunstan et al., 1994). Однако, вопреки ожиданиям, наименьшее процентное содержание ЭПК было обнаружено не в популяциях гаммарид из озёр Фыркал и Ши́ра, а в гаммаридах из оз. Светлое, где содержание остальных маркеров диатомей было средним (Таблица 3.14). Высокий процент ЭПК содержали гаммарусы из озёр Собачье, Шунет и Аникино (Таблица 3.14). В популяциях *G. lacustris* из озёр Светлое и Фыркал было обнаружено высокое содержание линолевой кислоты (18:2n-6, ЛК), одного из маркеров зелёных микроводорослей и цианобактерий, (Таблица 3.14). Высокое содержание других маркеров зелёных микроводорослей и цианобактерий (18:3n-3 и 18:3n-6) было характерно для гаммарид из озёр Красненькое и Аникино (Таблица 3.14). В популяции *G. lacustris* из холодноводного оз. Светлое был обнаружен самый высокий процент стеариноновой кислоты, маркера динофитовых и криптофитовых водорослей (Таблица 3.14). В гаммарусах из высокоминерализованных озёр (Ши́ра и Шунет) содержание физиологически ценной ДГК в 2 раза превышало таковое гаммарусов из большинства озёр (Таблица 3.14). Высокое содержание физиологически ценной ЖК из семейства n-6, 20:4n-6 было обнаружено в популяциях из озёр Собачье и Фыркал, минимальный процент данной ЖК был зафиксирован в гаммарусах из оз. Красненькое. Суммарное процентное содержание ПНЖК семейства n-3 во всех исследованных популяциях было выше суммарного содержания ПНЖК семейства n-6 (Таблица 3.14). Значения соотношения n-3/n-6 в популяциях гаммарусов сильно варьировали. Самые высокие значения были обнаружены в гаммарусах из оз. Красненькое, что объясняется высоким содержанием ЭПК и низким содержанием АРК и ЛК в данной популяции (Таблица 3.14). Значения данного соотношения в *G. lacustris* из озёр Ши́ра, Шунет и Утичьё-3 были средние, что объясняется высоким содержанием ДГК и средним содержанием ЭПК, АРК и ЛК в данных популяциях. Низкие значения n-3/n-6 были обнаружены в гаммарусах из озёр Светлое и Фыркал, что объясняется низким содержанием ЭПК и ДГК, и высоким содержанием ЛК и/или АРК в данных популяциях (Таблица 3.14).

Таблица 3.14.

Среднее содержание (% от суммы ЖК \pm SE) количественно значимых ЖК, суммарное содержание ЖК (Сумма ЖК, мг/г сырой массы), влажность (%), содержание общего органического углерода (С, % сухой массы) и азота (N, % сухой массы) в *Gammarus lacustris* из исследованных озёр. Значения в строках, обозначенные одинаковыми буквами достоверно не различались при $P < 0.05$ – тест Тьюки HSD *post hoc* (для данных с нормальным распределением, стандартные ошибки, SE) и теста Краскела-Уоллиса (для данных с ненормальным распределением, стандартные ошибки отсутствуют). Рыба/М – наличие или отсутствие (+ или -) рыбы в озёрах и средняя минерализация (мг/л) воды в озерах.

	Светлое	Собачьё	Фыркал	Аникино	Красненькое	Шира	Шунет	Матарак	Утичьё-1	Утичьё-3
Рыба/М	-/11	+/13-42	+/200	+/1048	-/3670	-/15805	-/17140	+/652	-/4909	+/6322
12:0	1.1 \pm 0.1 ^A	0.2 \pm 0.0 ^B	1.0 \pm 0.2 ^{AB}	0.6 \pm 0.1 ^{BC}	1.0 \pm 0.1 ^{AB}	0.9 \pm 0.1 ^{AB}	0.7 \pm 0.1 ^{AB}	1.2 \pm 0.4 ^{AC}	0.7 \pm 0.1 ^{AB}	1.1 \pm 0.3 ^{AB}
14:0	3.7 \pm 0.3 ^A	0.7 \pm 0.1 ^C	1.8 \pm 0.2 ^{BC}	2.3 \pm 0.3 ^{BD}	3.6 \pm 0.1 ^{AD}	2.0 \pm 0.2 ^{BC}	2.2 \pm 0.2 ^{BC}	2.7 \pm 0.4 ^{AB}	2.8 \pm 0.3 ^{AB}	2.6 \pm 0.5 ^{AB}
15:0	0.5 ^A	0.4 \pm 0.0 ^A	0.8 ^{ABC}	0.7 ^{AC}	1.0 ^{BC}	0.7 ^{AC}	1.3 ^B	0.8 ^{ABC}	0.8 \pm 0.0 ^{BC}	0.7 ^{ABC}
16:0	16.3 \pm 0.3 ^{AC}	14.6 \pm 0.5 ^C	16.8 \pm 0.6 ^{ABC}	17.1 \pm 0.2 ^{ABC}	16.9 \pm 0.5 ^{ABC}	16.2 \pm 0.7 ^{AC}	15.6 \pm 0.5 ^{AC}	18.2 \pm 1.1 ^{AB}	16.6 \pm 0.8 ^{ABC}	19.3 \pm 0.3 ^B
17:0	0.6 \pm 0.0 ^A	0.8 \pm 0.0 ^{ACE}	1.5 \pm 0.0 ^D	1.2 \pm 0.1 ^{BD}	0.8 \pm 0.0 ^{AC}	1.0 \pm 0.0 ^{BC}	1.1 \pm 0.1 ^{BC}	1.2 \pm 0.1 ^{BDE}	1.4 \pm 0.0 ^D	0.9 \pm 0.0 ^{AB}
18:0	3.4 \pm 0.2 ^{AB}	3.7 \pm 0.2 ^{AEF}	4.9 \pm 0.3 ^{CDF}	4.2 \pm 0.2 ^{ABC}	3.1 \pm 0.1 ^{BE}	4.4 \pm 0.4 ^{AC}	3.7 \pm 0.2 ^{ABD}	5.3 \pm 0.1 ^{CF}	4.5 \pm 0.2 ^{AF}	4.5 \pm 0.2 ^{AEF}
20:0	0.3 \pm 0.0 ^{ABCD}	0.2 \pm 0.0 ^{ABCD}	0.4 \pm 0.0 ^{CD}	0.3 \pm 0.0 ^{BCD}	0.2 \pm 0.0 ^A	0.3 \pm 0.0 ^{ABCD}	0.2 \pm 0.0 ^{ABD}	0.3 \pm 0.0 ^D	0.2 \pm 0.0 ^{ABCD}	0.3 \pm 0.0 ^{ABCD}
22:0	0.2 ^A	0.3 ^{AB}	0.4 ^B	0.4 ^B	0.2 ^A	0.4 ^{AB}	0.3 ^{AB}	0.3 ^{AB}	0.2 ^{AB}	0.3 ^{AB}
i15:0	0.4 ^{AC}	0.2 \pm 0.0 ^C	0.7 ^{AB}	0.6 ^{AB}	0.5 ^{AB}	0.5 ^{AB}	0.5 ^{AB}	0.6 ^{AB}	0.9 \pm 0.1 ^B	0.4 ^{AC}
ai15:0	0.3 \pm 0.0 ^{AB}	0.1 \pm 0.0 ^B	0.4 \pm 0.0 ^{ABC}	0.2 \pm 0.0 ^B	0.3 \pm 0.0 ^{ABC}	0.4 \pm 0.1 ^{AC}	0.4 \pm 0.0 ^{AC}	0.5 \pm 0.1 ^C	0.5 \pm 0.0 ^C	0.2 \pm 0.0 ^{AB}
i17:0	0.3 \pm 0.0 ^A	0.3 \pm 0.0 ^{AEF}	0.6 \pm 0.0 ^{BD}	0.5 \pm 0.0 ^{CDF}	0.4 \pm 0.0 ^{AC}	0.7 \pm 0.0 ^B	0.5 \pm 0.0 ^{CDE}	0.7 \pm 0.1 ^{BF}	0.7 \pm 0.0 ^B	0.5 \pm 0.0 ^{CDFG}
ai17:0	0.2 ^{ABC}	0 ^{BC}	0.3 ^A	0.02 ^B	0.2 ^{AB}	0.3 ^{AC}	0.2 ^A	0.1 ^{AB}	0.2 ^{AB}	0 ^{BC}
16:1n-9	0.4 ^{ABC}	0.3 ^C	0.4 ^{BC}	0.7 ^{AD}	0.8 ^{ABD}	0.5 ^{ABCD}	0.4 ^{ABCD}	0.3 ^C	0.9 ^D	0.3 ^C
16:1n-7	8.6 \pm 0.5 ^{AB}	7.3 \pm 1.1 ^{AB}	6.1 \pm 0.5 ^A	10.5 \pm 1.2 ^{BD}	10.4 \pm 0.8 ^{BCD}	6.4 \pm 0.6 ^A	8.6 \pm 0.6 ^{AB}	7.8 \pm 0.4 ^{AB}	6.6 \pm 0.4 ^{AC}	13.9 \pm 0.3 ^D
18:1n-9	21.9 \pm 0.7 ^{AB}	23.2 \pm 0.6 ^{BF}	18.2 \pm 0.6 ^{CD}	13.3 \pm 0.5 ^E	17.3 \pm 1.3 ^{CD}	19.1 \pm 0.8 ^{AC}	16.6 \pm 0.4 ^{CD}	18.7 \pm 0.4 ^{ACF}	24.0 \pm 1.0 ^B	14.1 \pm 0.2 ^{DE}
18:1n-7	3.8 \pm 0.1 ^A	5.5 \pm 0.2 ^B	6.2 \pm 0.2 ^B	5.9 \pm 0.3 ^B	4.0 \pm 0.1 ^A	5.4 \pm 0.1 ^B	5.9 \pm 0.1 ^B	5.6 \pm 0.1 ^B	5.7 \pm 0.1 ^B	5.8 \pm 0.1 ^B
16:2n-4	0.6 ^{ABC}	0.1 ^{CD}	0.1 ^{CD}	0.6 ^{ACD}	1.3 ^B	0.3 ^{ACD}	0.7 ^{AB}	0.2 ^{ACD}	0.1 ^D	1.1 ^{AB}
16:3n-4	0.5 ^{AB}	0.1 ^{ACD}	0.03 ^C	0.9 ^{AB}	1.1 ^B	0.2 ^{AC}	0.8 ^{BD}	0.2 ^{ACD}	0.05 ^C	1.2 ^B
18:2n-6	9.8 \pm 0.4 ^A	7.0 \pm 0.3 ^{EF}	8.0 \pm 0.4 ^{AF}	5.7 \pm 0.5 ^{CDE}	3.6 \pm 0.3 ^B	4.1 \pm 0.3 ^B	4.6 \pm 0.2 ^{BC}	6.6 \pm 0.4 ^{DF}	5.5 \pm 0.2 ^{BDE}	4.5 \pm 0.3 ^{BD}
18:3n-6	0.5 ^{ABC}	0.3 ^{AC}	0.4 ^{CD}	0.6 ^{ABC}	0.8 ^B	0.3 ^{AC}	0.4 ^{ACD}	0.6 ^{BD}	0.3 ^{CD}	0.5 ^{ABC}

	Светлое	Собацье	Фыркал	Аникино	Красенькое	Шира	Шунет	Матарак	Утицье-1	Утицье-3
Рыба/М	-/11	+/13-42	+/200	+/1048	-/3670	-/15805	-/17140	+/652	-/4909	+/6322
18:3n-3	2.6 ^{ACD}	1.6 ^{BD}	3.4 ^{AC}	4.2 ^C	4.8 ^C	2.2 ^{ABE}	1.6 ^B	1.7 ^{BD}	3.6 ^{CE}	1.6 ^{BD}
18:4n-3	2.2±0.2 ^A	0.3±0.0 ^C	0.4±0.0 ^C	0.6±0.1 ^C	1.0±0.0 ^{BC}	1.1±0.1 ^B	1.2±0.1 ^B	1.1±0.1 ^{BC}	0.7±0.1 ^{BC}	0.8±0.0 ^{BC}
20:4n-6	3.3±0.2 ^{AB}	8.0±0.2 ^F	6.6±0.3 ^{DF}	5.5±0.4 ^{DE}	2.6±0.2 ^A	5.1±0.5 ^{CD}	3.9±0.3 ^{ABC}	4.8±0.3 ^{BD}	4.5±0.3 ^{BCE}	4.2±0.2 ^{ABCE}
20:3n-3	0.3 ^{AB}	0.2 ^{BD}	0.4 ^{ACD}	0.5 ^C	0.5 ^C	0.4 ^A	0.2 ^{BD}	0.2 ^B	0.4 ^{ACD}	0.2 ^B
20:4n-3	0.4±0.0 ^A	0.0±0.0 ^D	0.2±0.0 ^{CD}	0.2±0.0 ^{CD}	0.3±0.0 ^{ACE}	0.6±0.1 ^B	0.3±0.0 ^{AC}	0.2±0.0 ^{CD}	0.2±0.0 ^{CE}	0.1±0.0 ^{DE}
20:5n-3	8.3±0.4 ^A	14.0±0.4 ^D	9.7±0.4 ^{AC}	12.1±0.4 ^{BDE}	13.6±0.7 ^D	11.0±0.5 ^{BC}	12.7±0.2 ^{BD}	10.3±0.9 ^{ACE}	8.6±0.3 ^A	12.8±0.4 ^{BDE}
22:5n-6	0.5±0.0 ^{AC}	0.4±0.0 ^{ABC}	0.7±0.1 ^A	0.6±0.1 ^A	0.2±0.0 ^B	0.6±0.0 ^A	0.6±0.0 ^A	0.2±0.0 ^{BC}	0.2±0.1 ^{BC}	0.1±0.0 ^B
22:5n-3	0.5±0.0 ^A	1.5±0.1 ^D	1.1±0.1 ^{BCD}	1.2±0.1 ^{CD}	0.6±0.0 ^{AB}	0.9±0.1 ^B	0.9±0.1 ^{BC}	0.7±0.1 ^{AB}	0.7±0.1 ^{AB}	0.9±0.1 ^{BC}
22:6n-3	3.3 ^{AC}	5.3 ^C	2.9 ^{AC}	3.8 ^{AC}	2.7 ^A	7.8 ^C	6.8 ^C	4.1 ^{AC}	3.2 ^{AC}	3.8 ^{AC}
Сумма ЖК	17.6±0.9 ^A	4.2±0.3 ^C	8.5±1.0 ^{BC}	8.1±0.9 ^{BC}	16.8±0.9 ^{AD}	9.8±1.7 ^{BC}	11.6±1.3 ^{BD}	8.1±0.6 ^{BC}	13.0±1.7 ^{AB}	10.5±0.6 ^{BCD}
БЖК	2.5±0.1 ^A	2.0±0.1 ^A	5.1±0.3 ^{CD}	3.7±0.3 ^B	4.1±0.2 ^{BD}	4.0±0.3 ^{BD}	5.8±0.3 ^C	4.4±0.6 ^{BD}	5.1±0.2 ^{CD}	3.2±0.2 ^{AB}
ДЖК	13.6±0.6 ^{ABCD}	8.3±1.3 ^{AC}	8.1±0.7 ^A	14.6±1.9 ^{BCD}	17.1±1.1 ^{BD}	9.1±0.9 ^A	12.6±1.0 ^{AB}	10.9±0.7 ^{AB}	9.7±0.6 ^{AC}	19.0±0.9 ^D
3-Ц ЖК	13.1 ^A	8.8 ^{AB}	12.0 ^A	10.8 ^A	10.0 ^{AB}	6.7 ^B	6.7 ^B	8.9 ^{AB}	9.7 ^{AB}	6.7 ^B
n-3/n-6	1.2±0.1 ^A	1.4±0.0 ^{AEF}	1.1±0.1 ^A	1.8±0.1 ^{BE}	3.2±0.3 ^D	2.2±0.1 ^{BC}	2.3±0.1 ^C	1.4±0.1 ^{AEF}	1.5±0.0 ^{AEF}	2.0±0.1 ^{BCF}
ДГК/ЭПК	0.4±0.02 ^A	0.4±0.02 ^A	0.3±0.02 ^{AD}	0.3±0.03 ^{AD}	0.2±0.01 ^D	0.7±0.04 ^B	0.5±0.02 ^C	0.4±0.02 ^A	0.4±0.02 ^A	0.3±0.01 ^{AD}
Влажность	81.4±0.6	82.7±0.4	75.4	80.8±0.5	77.3±1.4	79.2±1.5	78.0±0.7	73.4±0.6	74.7±0.4	74.8±0.4
С	41.5±2.6	35.1±0.4	36.5±0.3	38.1±0.9	43.7±3.1	37.2±0.9	39.2±1.4	34.5±0.6	38.1±0.2	37.1±0.3
N	7.6±0.5	8.6±0.2	8.1±0.2	8.1±0.1	8.5±0.5	8.1±0.3	7.8±0.2	7.9±0.1	9.1±0.1	8.0±0.1

БЖК – ЖК маркеры бактерий (i13:0, ai13:0, 13:0, 13:1, i15:0, ai15:0, i15:1, 15:0, 15:1, i17:0, ai17:0, i17:1, 17:0, 17:1);

ДЖК – ЖК маркеры диатомовых водорослей (14:0, 16:1n-7, 16:2n-7; 16:2n-4, 16:3n-4, 16:4n-1);

3-Ц ЖК – ЖК маркеры зелёных микроводорослей и цианобактерий (16:2n-6, 16:3n-6, 16:3n-3, 16:4n-3, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:3n-6);

n-3/n-6 – соотношение суммарного содержания ЖК семейства n-3 к n-6.

Для определения факторов, влияющих на межпопуляционные различия жирнокислотного состава эврибионтного вида *G. lacustris* был проведён канонический дискриминантный анализ процентного содержания восемнадцати количественно значимых ЖК в популяциях из десяти озёр (Таблица 3.15, Рисунок 3.5).

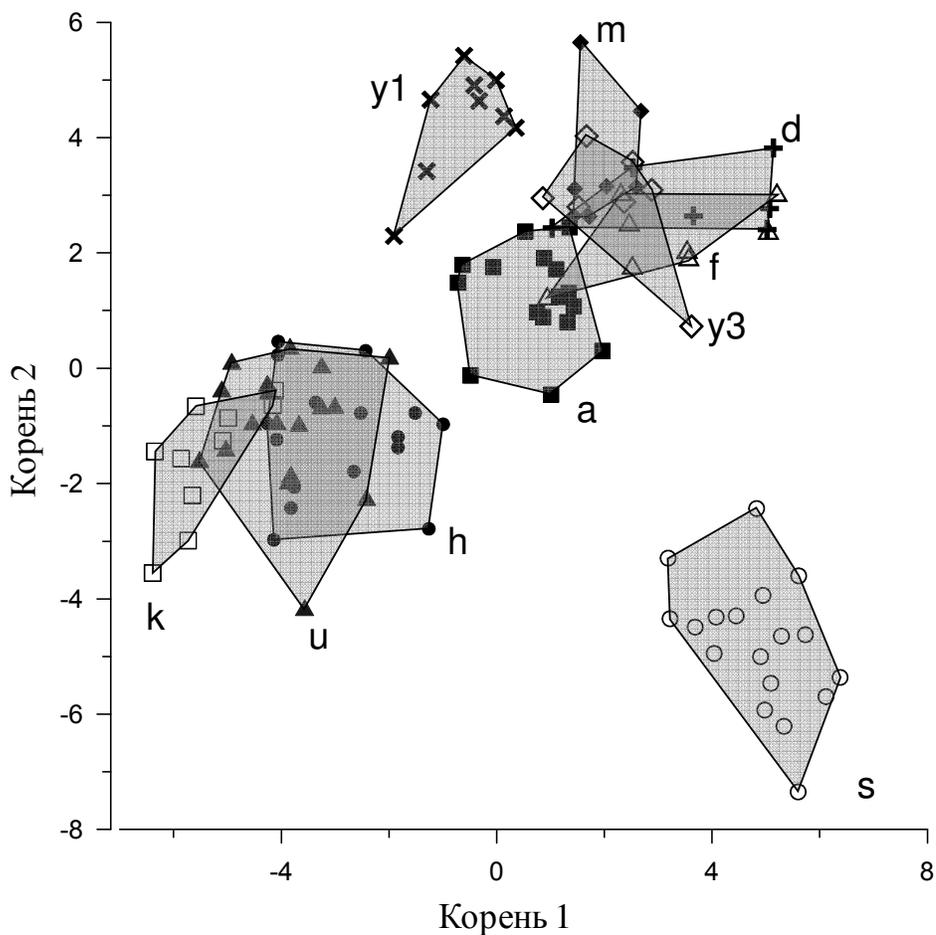


Рисунок 3.5. Результаты многомерного дискриминантного анализа процентного содержания жирных кислот в популяциях *Gammarus lacustris*, обитающих в оз. Светлое (s), оз. Собачье (d), оз. Шира (h), оз. Шунет (u), оз. Аникино (a), оз. Красненькое (k), оз. Фыркал (f), оз. Матарак (m), оз. Утичье-1 (y1) и оз. Утичье-3 (y3).

Таблица 3.15.

Результаты многомерного дискриминантного анализа процентного содержания жирных кислот в популяциях *Gammarus lacustris*, обитающих в исследованных озёрах.

Предмет анализа (озеро, ЖК)	Корень 1	Корень 2
Канонический R	0.964	0.947
χ -(хи) квадрат	1071	808
Степени свободы	162	136
P	0.000000	0.000000
Канонические средние		
Светлое	4.859	-4.775
Шира	-2.912	-1.184
Шунет	-3.909	-1.019
Аникино	0.738	1.216
Красненькое	-5.392	-1.556
Фыркал	3.197	2.260
Матарак	1.923	3.543
Утичьё-1	-0.589	4.319
Утичьё-3	2.205	2.865
Собачье	3.741	2.924
Коэффициенты структурных факторов		
12:0	0.035	-0.072
14:0	0.020	-0.148
16:0	0.028	0.073
17:0	-0.071	0.305
18:0	0.033	0.165
20:0	0.096	0.043
ai15:0	-0.093	0.040
i17:0	-0.130	0.241
16:1n-7	0.005	-0.005
18:1n-9	0.116	-0.061
18:1n-7	-0.078	0.360
18:2n-6	0.394	-0.181
18:4n-3	0.077	-0.361
20:4n-6	0.096	0.238
20:4n-3	-0.100	-0.301
20:5n-3	-0.189	0.095
22:5n-6	0.006	-0.089
22:5n-3	-0.008	0.197

Обе дискриминантные функции были большие и статистически достоверные (Таблица 3.15). Первый дискриминантный корень выявил различия между популяциями *G. lacustris* из холодноводного, пресноводного оз. Светлое и тепловодного, минерализованного оз. Красненькое (Таблица 3.15, Рисунок 3.5). Переменные, обеспечившие основной вклад в различия по первому корню были незаменимая для животных 18:2n-6, маркер зелёных микроводорослей и цианобактерий, и физиологически ценная 20:5n-3, маркер диатомей (Таблица 3.15). Высокое содержание 18:2n-6 было в популяции из оз. Светлое, а 20:5n-3 – в популяции из оз. Красненькое (Таблица 3.14 и 3.15). Второй дискриминантный корень выявил различия между популяциями *G. lacustris* из минерализованного, безрыбного оз. Утичье-1 и холодноводного, пресноводного, безрыбного оз. Светлое (Таблица 3.15, Рисунок 3.5). Основной вклад в данные различия внесли 18:4n-3, 20:4n-3, 18:1n-7 и 17:0. Процентные содержания двух тетраеновых ЖК были высокими в гаммарусах из оз. Светлое, а процентные содержания двух бактериальных маркеров были высокими в гаммарусах из оз. Утичье-1 (Таблица 3.14). Дополнительно, дискриминантный анализ выявил сходство ЖК составов гаммарусов, обитающих во всех рыбных озёрах: Собачье, Аникино, Фыркал, Матарак и Утичье-3, а также сходство ЖК составов гаммарусов из трёх минерализованных, тепловодных, безрыбных озёр: Шира, Шунет и Красненькое (Рисунок 3.5).

На основании анализа ЖК маркеров (Таблица 3.14) и многомерного дискриминантного анализа (Таблица 3.14, Рисунок 3.5) можно заключить, что различия в ЖК составе популяций *G. lacustris*, обитающих в водоёмах, различающихся по температуре и минерализации воды, а также по наличию/отсутствию хищников (рыб) в водоёмах, главным образом, были вызваны различиями в спектрах питания исследуемых животных. В рационе гаммарусов из озёр Утичье-3 и Красненькое преобладали диатомовые водоросли. Гаммарусы из оз. Светлое предпочитали криптофитовых и/или динофитовых водорослей, богатых 18:4n-3, а также зелёных микроводорослей и/или цианобактерий, богатых 18:2n-6. Гаммарусы из оз. Фыркал тоже потребляли зелёных микроводорослей и/или цианобактерий, однако другие

виды, богатые α -линоленовой кислотой. Бактерии присутствовали в пище всех гаммарид, но их доля в питании популяций из озёр Шунет, Фыркал и Утичьё-1 была больше, по сравнению с долей бактерий в питании остальных популяций.

Дополнительно, мы проанализировали вариабельность каждой ЖК в гаммарусах (Таблица 3.16).

Таблица 3.16.

Минимальные, максимальные значения, медиана и 10-й, 90-й процентиля для процентного содержания каждой ЖК. Длина ряда для каждой ЖК =115.

ЖК	Минимум	Медиана	Максимум	Процентили	
				10-й	90-й
12:0	0.11	0.75	3.70	0.22	1.46
14:0	0.00	2.48	7.24	0.75	4.07
15:0	0.33	0.71	1.87	0.43	1.31
16:0	12.68	16.43	24.20	14.37	19.34
17:0	0.42	0.96	1.95	0.55	1.49
18:0	2.24	4.10	9.41	2.88	5.21
20:0	0.05	0.24	0.62	0.14	0.4
22:0	0.00	0.25	1.01	0.15	0.51
i15:0	0.12	0.48	1.34	0.31	0.86
ai15:0	0.09	0.31	1.14	0.16	0.54
i17:0	0.18	0.51	1.23	0.27	0.78
ai17:0	0.00	0.15	0.86	0.00	0.41
16:1n-9	0.14	0.43	1.80	0.26	0.91
16:1n-7	2.85	8.00	16.55	4.72	13.64
18:1n-9	10.14	18.06	28.94	13.04	24.02
18:1n-7	3.03	5.48	7.52	3.74	6.53
16:2n-4	0.00	0.39	1.72	0.06	1.28
16:3n-4	0.00	0.35	2.32	0.00	1.37
18:2n-6	2.39	5.60	14.02	3.46	9.22
18:3n-6	0.12	0.43	1.36	0.22	0.81
18:3n-3	1.07	2.48	8.17	1.35	5.08
18:4n-3	0.18	0.86	3.97	0.36	2.1
20:4n-6	1.73	4.38	8.58	2.53	7.46
20:3n-3	0.12	0.30	0.81	0.21	0.53
20:4n-3	0.00	0.27	0.99	0.12	0.51
20:5n-3	6.04	11.47	17.03	7.93	14.22
22:5n-6	0.00	0.45	1.83	0.14	0.82
22:5n-3	0.23	0.77	1.78	0.44	1.46
22:6n-3	1.62	3.90	12.47	2.42	7.87

Наиболее стабильное процентное содержание, когда 80% данных имели относительно узкий диапазон значений, было обнаружено для 16:0, 18:0, 18:1n-9, 18:1n-7 и 20:5n-3 (Таблица 3.16). Большинство из этих ЖК служат структурными компонентами фосфолипидов мембран. Диапазон значений этих ЖК, возможно, является характерным для ракообразных в целом и для гаммарид в частности. Мы предполагаем, что процентное содержание данных ЖК в любой процветающей популяции *G. lacustris* будет находиться в установленном диапазоне значений. Напротив, наибольшая вариабельность процентного содержания была характерна для ai17:0, 16:2n-4, 16:3n-4, 18:4n-3, 20:4n-3 и 22:5n-6 (Таблица 3.16). Среди данных ЖК присутствуют маркеры бактерий, водорослей и две длинноцепочечные ЖК (20:4n-3 и 22:5n-6), источником которых, вероятно, была пища животного происхождения. Однако собственный синтез данных длинноцепочечных ЖК из предшественников также теоретически возможен. В отличие от стабильных ЖК, ЖК с высокой вариабельностью, в основном, расходуются на энергетические потребности организма (например, Leonard et al., 2004). Высокая вариабельность ЖК-пищевых маркеров подтверждает результаты, полученные в других статистических анализах, а именно, различия процентного содержания исследуемых популяций гаммарусов, в первую очередь, обусловлены различиями в их спектрах питания.

Гаммариды считаются консументами первого порядка, основным источником пищи которых являются одноклеточные водоросли (Platvoet et al., 2006; Biandolino, Prato, 2006; Mirzajani et al., 2011; Michel et al., 2015). Действительно, согласно ЖК маркерам, исследованные популяции *G. lacustris*, в основном, питались водорослями. Кроме того, значительную часть рациона гаммарид может составлять листовая опад, однако, это мнение вызывает сомнения и нуждается в проверке (MacNeil et al., 1999). Тем не менее нами было обнаружено присутствие аллохтонной органики в питании популяции из оз. Собачье, но не растительного, а животного происхождения. При изучении водных трофических цепей 18:2n-6 и 20:4n-6 используются как индикаторы пищи наземного происхождения (Gladyshev et al., 2016б). Наземные насекомые

и другие наземные беспозвоночные, как правило, содержат значительные количества арахидоновой кислоты (van Dooremalen et al., 2009; Fontaneto et al., 2011). Высокое содержание этой ЖК было обнаружено в гаммарусах из холодноводного, низкоминерализованного, олиготрофного оз. Собачье. Дополнительно, эти гаммариды характеризовались относительно высоким содержанием 18:2n-6 и низким содержанием маркеров водорослей и бактерий (Таблица 3.14). Вероятно, мелкие наземные насекомые входили в состав рациона популяции гаммарусов из оз. Собачье. Действительно, хищничество и каннибализм являются распространёнными стратегиями питания разноногих раков (MacNeil et al., 1999; MacNeil, Platvoet, 2005; Biandolino, Prato, 2006).

Признаки пищи животного происхождения были обнаружены и в других популяциях исследуемых гаммарид. Во время отбора проб гаммарусов из оз. Ши́ра в кишечниках животных были обнаружены остатки копепод (*Arctodiaptomus salinus*) (Dubovskaya et al., 2018). Каляноидные копеподы, а именно *A. salinus* доминируют в зоопланктоне озёр Ши́ра и Шунет (Tolomeyev et al., 2010). Для этого вида из обоих озёр было характерно высокое содержание ДГК, достигающее 17% (Tolomeyev et al., 2010). В то же время, сестон и седименты из оз. Ши́ра были бедны ДГК (Makhutova et al., 2003), а среди фитопланктона озёр Ши́ра и Шунет доминировали группы, не синтезирующие ДГК (Таблица 3.13). Напротив, гаммарусы из этих двух озёр имели самое высокое процентное содержание ДГК, по сравнению с другими популяциями (Таблица 3.14). В экспериментальных исследованиях спектров питания *G. lacustris* из оз. Ши́ра было обнаружено, что гаммариды потребляют коловраток (*Brachionus plicatilis*) и копепод *A. salinus* (Yemelyanova et al., 2002). Таким образом, очевидно, что популяции *G. lacustris* из озёр Ши́ра и Шунет получали ДГК, в основном потребляя копепод *A. salinus*.

Ещё одной причиной высокого содержания ДГК в популяциях гаммарусов из двух высокоминерализованных озёр могла быть адаптация беспозвоночных к высокой солёности. Некоторые ПНЖК, включая ДГК, могут играть важную роль в адаптации организмов к изменению солёности. Известно, что увеличение солёности воды влияет на активность ферментов, участвующих

в синтезе ПНЖК, приводя к увеличению соотношений ЭПК/ДГК и ПНЖК/НЖК в морских рыбах и в беспозвоночных (Guermazi et al., 2008; Фокина и др., 2010; Tolomeev et al., 2010; Sarker et al., 2011; Fonseca-Madriqal et al., 2012; Dantagnan et al., 2013). Несмотря на высокое содержание ДГК в популяциях из высокоминерализованных озёр Шира и Шунет, оно достоверно не отличалось от такового в гаммарусах из пресноводного оз. Матарак. Таким образом, мы полагаем, что высокое содержание ДГК в популяциях из озёр Шира и Шунет связано не с высокой минерализацией этих озёр, а со спектром питания гаммарид.

Согласно гипотезе гомеовискозной адаптации, поддержание оптимальной текучести мембран в условиях низких температур окружающей среды обеспечивается в том числе увеличением процентного содержания короткоцепочечных насыщенных ЖК и длинноцепочечных ПНЖК (Stillwell, Wassall, 2003; Maazouzi et al., 2008; Smyntek et al., 2008; Arts, Kohler, 2009; Brett et al., 2009; Sperfeld, Wacker, 2012; Koussoroplis et al., 2013; Dodson et al., 2014; Gladyshev et al., 2015). Исследованная нами популяция из холодноводного горного озера Светлое достоверно отличалась от тепловодных популяций по процентному содержанию только одной ЖК: 18:4n-3 (Таблица 3.14), которая является маркером криптофитовых и динофитовых водорослей (Napolitano, 1999; Brett et al., 2009). Помимо этой ЖК, холодноводные гаммарусы имели самые высокие процентные содержания 14:0 и 18:2n-6, которые, однако, достоверно не отличались от процентного содержания этих ЖК в большинстве тепловодных популяций. Популяция гаммарусов из другого холодноводного озера (оз. Собачье) достоверно не отличалась от популяций, обитающих в тепловодных озёрах по процентному содержанию ЖК (Таблица 3.14). Особенности ЖК состава холодноводной популяции гаммарид из оз. Светлое, очевидно, указывают на специфику спектра питания гаммарусов, а не на адаптацию беспозвоночных к низким температурам. Итак, влияние температуры воды на содержание ЖК в гаммарусах обнаружено не было.

В отличие от отсутствия влияния солёности и температуры воды на процентное содержание ЖК в гаммарусах, присутствие хищников в водоёмах,

вероятно, оказывало влияние на исследованные параметры. Обнаруженные с помощью многомерного дискриминантного анализа различия процентного содержания основных ЖК в популяциях из безрыбных озёр, и сходство между популяциями из рыбных озёр, возможно, объясняется тем, что в безрыбных озёрах гаммарусы селективно потребляли предпочитаемую ими пищу, в то время как гаммарусы из рыбных озёр были ограничены хищниками в передвижении и возможности поиска разнообразной пищи.

Исследованные популяции гаммарусов отличались по абсолютному содержанию ЖК. Высокое абсолютное содержание ЖК было обнаружено в гаммарусах из трёх безрыбных озёр Светлое, Красненькое и Утичье-1, в то время как низкое абсолютное содержание ЖК было обнаружено в гаммаридах из всех рыбных озёр (Собачье, Аникино, Фыркал, Матарак и Утичье-3 и одного безрыбного озера Шира (Таблица 3.14). Среди безрыбных озёр самые высокие значения абсолютного содержания ЖК в гаммарусах были обнаружены в озёрах с низкой минерализацией (Таблица 3.14). При этом влажность в популяциях *G. lacustris* варьировала незначительно: от 73.4% в гаммарусах из оз. Матарак до 81.4% в гаммарусах из оз. Светлое (Таблица 3.14). Содержания органического углерода и азота в популяциях *G. lacustris* колебались в пределах от 34.5% до 43.7% от сухого веса и от 7.6% до 9.1% от сухого веса, соответственно (Таблица 3.14).

Абсолютное содержание ЭПК и ДГК в бентосных беспозвоночных используется как индикатор качества пищи для рыб (например, Ahlgren et al., 2009; Makhutova et al., 2011, 2016; Gladyshev et al., 2016b). Гаммариды – один из важнейших кормовых объектов для многих рыб (Зуев и др., 2011; MacNeil et al., 1999) и ценный источник физиологически важных ЭПК и ДГК (Sushchik et al., 2003, 2007). Однако исследованные популяции *G. lacustris* существенно различались по абсолютному содержанию ЭПК и ДГК. В популяциях, обитающих в минерализованных озёрах, абсолютное содержание ЭПК и ДГК было достоверно выше по сравнению с популяциями из пресноводных водоёмов (Таблица 3.17). Абсолютное содержание ЭПК и ДГК в *G. Lacustris*, обитающих в безрыбных озёрах было достоверно выше, чем в гаммарусах из

рыбных озёр (Таблица 3.17). Напротив, различий между гаммарусами из холодноводных и тепловодных озёр по абсолютному содержанию ЭПК и ДГК обнаружено не было (Таблица 3.17).

Таблица 3.17.

Средние значения ЭПК и ДГК (мг/г сырой массы \pm SE,) в популяциях *Gammarus lacustris*, обитающих в рыбных озёрах (Рыбные), количество проб $n=44$, в безрыбных озёрах (Безрыбные) $n=71$, тепловодных озёрах (Тёплые) $n=91$, холодноводных озёрах (Холодные) $n=24$, высокоминерализованных озёрах (Солёные) $n=60$ и пресноводных озёрах (Пресные) $n=55$.

	Рыбные	Безрыбные	<i>p</i>	Тёплые	Холодные	<i>p</i>	Солёные	Пресные	<i>p</i>
ЭПК	0.93 \pm 0.06	1.41 \pm 0.07	0.0000*	1.23 \pm 0.07	1.21 \pm 0.09	0.5938	1.40 \pm 0.09	1.04 \pm 0.06	0.0054*
ДГК	0.29 \pm 0.01	0.6 \pm 0.03	0.0000*	0.48 \pm 0.03	0.49 \pm 0.04	0.4594	0.58 \pm 0.03	0.37 \pm 0.02	0.0000*

* – различия достоверны по U-критерию Манна-Уитни

Высокое содержание ЭПК и ДГК в популяциях из безрыбных озёр могло быть обеспечено действием трёх разных механизмов: во-первых, гаммариды могли потреблять пищу высокого качества (с высоким процентным содержанием ЭПК и ДГК), но с низким содержанием липидов и не накапливать запасные триацилглицерины в значительных количествах. Во-вторых, гаммариды могли потреблять пищу низкого качества (с низким процентным содержанием ЭПК и ДГК), но с высоким содержанием липидов и интенсивно накапливать запасные триацилглицерины. В-третьих, гаммариды могли потреблять пищу высокого качества с высоким содержанием липидов и интенсивно накапливать запасные триацилглицерины.

Все три механизма были обнаружены в исследованных популяциях гаммарусов. Популяции *G. lacustris* из озёр Шира и Шунет имели высокое процентное содержание ЭПК+ДГК (18.7% и 19.5%, соответственно) и низкое содержание суммы ЖК (9.8 и 11.6 мг/г сырого веса, соответственно), что соответствует первому механизму. Популяция *G. lacustris* из оз. Светлое имела низкое процентное содержание ЭПК+ДГК (11.6%) и высокое содержание суммы ЖК (17.6 мг/г сырого веса), что соответствовало второму механизму. В

свою очередь популяция *G. lacustris* из оз. Красненькое имела высокое процентное содержание ЭПК+ДГК (16.3%) и высокое содержание суммы ЖК (16.8 мг/г сырого веса), что соответствует третьему механизму.

В отличие от трёх разных механизмов, которые обеспечивали высокое содержание ЭПК и ДГК в гаммарусах из безрыбных озёр, в популяциях из рыбных озёр воздействие хищников, вероятно, было основным параметром, влияющим на абсолютное содержание физиологически ценных ПНЖК. Гаммариды, вероятно, потребляли пищу с низким, средним или даже высоким процентным содержанием ЭПК и ДГК, но были лимитированы количеством пищи. Действительно, популяции *G. lacustris* из рыбных озёр Фыркал, Аникино, Матарак и Собачье имели низкое содержание суммы ЖК (8.5, 8.1, 8.1 и 4.2 мг/г сырого веса, соответственно), т.е. не накапливали триацилглицерины в значительных количествах, и имели низкое (12.7%), среднее (15.9% и 14.4%) и высокое (19.3%) процентное содержание ЭПК+ДГК.

На данном этапе исследования возможно лишь умозрительное объяснение обнаруженного факта. С одной стороны, гаммариды в присутствии хищников не могут свободно перемещаться по всей акватории в поисках биохимически ценной пищи и вместо этого тратят энергию на поиск подходящих укрытий и избегание хищников. Действительно, в безрыбных озёрах гаммарусы обитали не только в литорали, но и в пелагиали, свободно перемещаясь в толще воды, в то время как в рыбных озёрах гаммарусы обитали только в литоральной зоне, прячась среди камней, в зарослях макрофитов, и в переплетениях корней высших растений. Очевидно, популяции *G. lacustris*, обитающие в рыбных озёрах, были ограничены в количестве и разнообразии пищевых ресурсов по сравнению со свободно плавающими гаммаридами из безрыбных озёр. С другой стороны, рыба могла оказывать влияние на гаммарусов опосредовано, через трофические цепи. Планктоноядные рыбы, выедая зоопланктон, ограничивали пищевые ресурсы гаммарусов. В безрыбных озёрах гаммариды беспрепятственно потребляли зоопланктон, что было продемонстрировано на примере популяции из оз. Шира. Очевидно, что в рыбных озёрах гаммарусы были ограничены как количеством, так и

разнообразием пищи по сравнению со свободно перемещающимися гаммаридами из безрыбных озёр. Дополнительно, могло происходить увеличение скорости метаболизма у гаммарусов в ответ на присутствие кайромонов рыб в воде.

Высокое абсолютное содержание ЭПК+ДГК в гаммаридах из высокоминерализованных озёр было достигнуто либо за счёт накопления запасных липидов и потребления пищи высокого качества (гаммарусы из оз. Красненькое), либо только за счёт потребления высококачественной пищи (гаммарусы из озёр Шира, Шунет и Утичье-3). Однако не все популяции гаммарусов из высокоминерализованных озёр имели высокое абсолютное содержание ЭПК и ДГК. Содержание этих ПНЖК в *G. lacustris* из оз. Утичье-1 было сходным с таковым в гаммарусах из пресноводных озёр.

Если рассматривать гаммарусов с точки зрения источника физиологически ценных ЭПК и ДГК для рыб, то наиболее ценными популяциями являются те, которые обитают в высокоминерализованных и безрыбных озёрах. Следовательно, увеличение солёности воды, происходящее в последние десятилетия повсеместно (например, Dugan et al., 2017; Kaushal et al., 2018) не приведут к снижению пищевой ценности гаммарусов, которые смогут обитать в солёных водоёмах. Мы полагаем, что некоторые высокоминерализованные безрыбные озёра могут быть использованы для выращивания гаммарусов, высококачественного корма для рыб, например, в аквакультурах.

Часто практикуемое зарыбление безрыбных озёр, содержащих гаммарусов, напротив, может привести к снижению пищевой ценности гаммарид. Однако, зарыбление стерильной рыбой (например, триплоидной форелью) таких водоёмов на короткое время с целью нагула может оказаться перспективным и экономически выгодным.

Таким образом, межпопуляционная вариабельность жирнокислотного состава *G. lacustris* объяснялась главным образом различиями в спектрах питания исследуемых животных. Одни популяции предпочитали диатомовых водорослей, другие в основном потребляли криптофитовых, динофитовых и

разные виды зелёных водорослей и цианобактерий, в рационе третьих существенную долю составлял зоопланктон или наземные беспозвоночные. Влияние температуры и минерализации воды на процентное содержание ЖК в гаммаридах обнаружено не было. В то же время, наличие в озёрах хищников (рыб) оказывало влияние на процентное содержание ЖК. В отличие от популяций из безрыбных озёр, гаммариды из озёр, где обитала рыба, имели сходное процентное содержание основных жирных кислот. Абсолютное содержание незаменимых физиологически ценных ЭПК и ДГК в *G. lacustris* зависело от нескольких исследованных факторов. Гаммарусы из высокоминерализованных и безрыбных озёр имели достоверно более высокое абсолютное содержание ЭПК и ДГК. Основываясь на полученных результатах, мы предполагаем, что зарыбление безрыбных водоёмов приведёт к снижению питательной ценности гаммарусов как основного кормового объекта многих рыб. Альтернативное использование гаммарусов из безрыбных и высокоминерализованных озёр в качестве корма для рыб в аквакультуре может оказаться более целесообразным, чем зарыбление безрыбных озёр.

ГЛАВА. 4. ИССЛЕДОВАНИЕ СПЕКТРОВ ПИТАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ С ПОМОЩЬЮ ЖК МАРКЕРОВ

Жирные кислоты широко используются для определения спектров питания водных животных (например, Gladyshev et al., 2000; Махутова и др., 2004; Torres-Ruiz et al., 2007; Lau et al., 2008; Mezek et al., 2011). Основанием для такого применения послужило наличие у отдельных таксонов бактерий, продуцентов и некоторых консументов специфических ЖК, которые можно использовать в качестве маркеров этих таксонов. В отличие от классических гидробиологических методов, которые, в основном, дают представление о проглоченной в конкретный момент времени пище, метод с использованием ЖК позволяют определить пищу, ассимилированную за временной интервал.

Применение классических гидробиологических методов зачастую приводит к ошибочным представлениям о спектрах питания, поскольку, не все пищевые частицы могут быть идентифицированы по внешним признакам и некоторые пищевые частицы не усваиваются и проходят через кишечник транзитом (Porter, 1975; Knisely, Geller, 1986; Gladyshev et al., 2000). По данным ряда авторов микроскопирование содержимого кишечника, например, у головастиков и всеядных рыб, не позволяет идентифицировать около 50% пищевого комка (Evans-White et al., 2003; Ranvestel et al., 2004). Наиболее точное представление о спектрах питания даёт анализ ЖК в запасных липидах, триацилглицеринах (Desvillettes et al., 1997; Sushchik et al., 2003; Koussoroplis et al., 2008). Однако далеко не все животные синтезируют эти запасные липиды (Whiles et al., 2010) и, следовательно, применение данного анализа не всегда возможно. Считается, что информативность общего ЖК состава при исследовании спектров питания вполне сопоставима с информативностью ЖК состава триацилглицеринов, а поскольку метод определения общего жирнокислотного состава менее трудоёмкий и более дешёвый, то его использование более целесообразно.

Однако и этот метод имеет ряд недостатков. Например, если две группы организмов имеют одинаковые маркеры, то определить их вклад в питание животных невозможно. Появление нового метода, основанного на измерении изотопных соотношений углерода в отдельных ЖК, а именно изотопного анализа отдельных веществ (ИАОВ), способствовало решению этой проблемы, и в настоящее время ИАОВ начали дополнительно использовать для уточнения спектров питания водных животных (Budge et al., 2008; Gladyshev, 2009).

4.1. Спектры питания водных беспозвоночных на примере двустворчатых моллюсков родов *Dreissena* и *Unio*

Среди моллюсков наиболее агрессивными чужеродными видами являются представители рода *Dreissena*. В течение последних десятилетий эти моллюски расширили свой ареал, распространившись в пресноводных бассейнах Европы и Северной Америки. Вселяясь в новые водные экосистемы, дрейссены оказывают негативное воздействие на аборигенные виды гидробионтов, в том числе на представителей других родов двустворчатых моллюсков, например, р. *Unio* (Thorpe, Casper, 2002; Jokela, Ricciardi, 2008). Изменяется и состояние экосистемы в целом: снижается продуктивность фитопланктона (Caraco et al., 1997; Strayer et al., 2008) и зоопланктона (Pace et al., 1998; Strayer et al., 2008), увеличивается прозрачность воды (Caraco et al., 1997), происходит реструктуризация бентосных сообществ (Molloy et al., 1997; Burlakova et al., 2000; Karatayev et al., 2002), меняется видовой состав рыб (Karatayev et al., 1997; Strayer et al., 2004). Некоторые авторы связывают массовое развитие цианобактерий, например *Microcystis aeruginosa* с появлением дрейссенид в водоёмах, объясняя это селективным потреблением моллюсками мелких водорослей высокого пищевого качества и избеганием потребления крупных колоний токсичных штаммов цианобактерий (Vanderploeg et al., 2001, 2009). Однако не всегда вселение дрейссенид приводит к однозначно негативному результату. Например, вселение дрейссенид в Киевское водохранилище не вызвало массовой гибели аборигенных видов

двустворчатых моллюсков (Kharchenko, Zorina-Sakharova, 2002). В Каневском водохранилище совместно сосуществуют *Dreissena polymorpha* Pallas, *Dreissena bugensis* Andrusov и *Unio tumidus* Philipsson, в то время как в Рыбинском водохранилище *D. bugensis* вытесняет *D. polymorpha*. Изучение спектров питания данных моллюсков поможет разобраться в причинах вытеснения и сосуществования видов-вселенцев и аборигенных видов двустворчатых моллюсков.

Для изучения спектров питания на основе ЖК маркеров были отобраны пробы моллюсков *D. polymorpha*, *D. bugensis* и *U. tumidus* из Каневского водохранилища, и пробы *D. polymorpha* и *D. bugensis* из Рыбинского водохранилища. Дополнительно были собраны пробы их потенциальных источников пищи: sestona и донных осадков.

Численность и биомасса бентосного сообщества в местах отбора проб из Каневского водохранилища приведены в Таблице 4.1. По биомассе доминировали три вида унионид и один вид дрейссен (Таблица 4.1).

Таблица 4.1.

Численность (N, экз./л), биомасса (B, мг/л) и доминирующие виды зоопланктона и зообентоса Каневского водохранилища, Украина.

	Дата	s	N, экз. / л	B, мг/л	Таксон	B, %
зоопланктон	09.06.10	32	56.270	0.496	<i>Dreissena</i> , Veliger	42.6
					Cyclopoida juv., Copepoda	30.7
			N, экз. / м ²	B, г / м ²		
зообентос	16.06.10					
<i>Unionidae</i>		3	21.7	972.4	<i>Unio tumidus</i>	17.8
					<i>Unio pictorum</i>	16.4
					<i>Anodonta anatina</i>	16.6
<i>Dreissenidae</i>		2	1147.3	517.76	<i>Dreissena polymorpha</i>	37.1
					<i>Dreissena bugensis</i>	0.2
Прочие		27	596.3	165.72	<i>Viviparus viviparus</i>	95.09*
					<i>Bithinia tentaculata</i>	2.37*
					<i>Teodoxus fluviatilis</i>	1.14*
					<i>Lithoglyphus naticoides</i>	0.58*
					<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	0.44*
					<i>Glossiphonia complanata</i>	0.18*

s – количество видов

* - процент от биомассы “Прочих”

По численности *D. polymorpha* значительно превосходила остальные виды зообентоса. Распределение *D. bugensis* в Каневском водохранилище было гетерогенно, а общая численность и биомасса этого вида была низкой (Таблица 4.1). В пробах для ЖК анализа было обнаружено более 90 ЖК. Относительное содержание количественно значимых, а также маркерных ЖК в моллюсках, сестоне и донных осадках из Каневского водохранилища приведены в Таблице 4.2. В сестоне процентное содержание ЖК маркеров разных таксонов фитопланктона (16:1n-7+16:1n-9, С16 и С18 ПНЖК), некоторых маркеров бактерий (i15:0 и 18:1n-7) и физиологически ценных ЭПК и ДГК было достоверно выше, чем в донных осадках (Таблица 4.2). В отличие от сестона, в донных осадках было обнаружено высокое содержание насыщенных ЖК (16:0 и 18:0) (Таблица 4.2). В целом в потенциальных источниках пищи (сестоне и донных осадках) процентное содержание ЖК маркеров фитопланктона (14:0, С16 ПНЖК), зоопланктона (22:1n-9) и детрита высших растений (22:0, 24:0 и 26:0) было достоверно выше, чем в моллюсках (Таблица 4.2). Суммарное содержание ЖК маркеров бактерий во всех видах моллюсков, в сестоне и донных осадках достоверно не различалось (Таблица 4.2).

В моллюсках были обнаружены ЖК, которые полностью отсутствовали в сестоне и донных осадках. Эти ЖК, а именно специфические ЖК маркеры моллюсков 20:1n-13, 22:3Δ7,13,16 и длинноцепочечные n-6 ПНЖК (22:2n-6 и 22:4n-6), очевидно, были синтезированы самими моллюсками. Кроме того, содержание 22:5n-6 и 22:5n-3 было высоким в моллюсках, но низким в сестоне и полностью отсутствовало в донных осадках (Таблица 4.2).

Разные виды моллюсков различались по содержанию некоторых ЖК (Таблица 4.2). В *U. tumidus* содержание бактериальных ЖК – 17:0, i17:0, маркера детрита, обнаруженного в значительных количествах в донных осадках – 18:0, характерных ЖК моллюсков – 20:1n-13, 22:3Δ7,13,16, маркера зелёных микроводорослей и цианобактерий – 18:2n-6, а также маркеров аллохтонной органики – 18:2n-6, 20:4n-6, и 22:4n-6 было достоверно выше, чем в дрейссенах (Таблица 4.2). Напротив, в дрейссенах было обнаружено достоверно более

Таблица 4.2.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) и суммарное абсолютное содержание ЖК (Сумма ЖК) (мг/г сырого веса) в сестоне (число проб, n=6), донных осадках (n=3), в моллюсках *U. tumidus* (n = 3), *D. polymorpha* (n = 8) и *D. bugensis* (n = 2) из Каневского водохранилища, июнь 2010 г; средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не различались при $P < 0.05$ – тест Фишера LSD *post hoc*.

ЖК	Сестон	Донные осадки	<i>U. tumidus</i>	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>
14:0	5.4 \pm 0.3 ^a	5.4 \pm 1.2 ^a	1.0 \pm 0.0 ^b	1.7 \pm 0.3 ^b	2.1 \pm 0.3 ^b
i15:0	1.2 \pm 0.2 ^a	0.7 \pm 0.2 ^b	0.1 \pm 0.0 ^c	0.2 \pm 0.0 ^c	0.2 \pm 0.0 ^{bc}
15:0	1.1 \pm 0.1 ^{ab}	1.4 \pm 0.4 ^a	1.2 \pm 0.0 ^{ac}	0.8 \pm 0.1 ^{bc}	0.7 \pm 0.1 ^{bc}
16:0	23.8 \pm 2.1 ^a	30.3 \pm 1.0 ^b	16.6 \pm 0.2 ^c	23.9 \pm 1.2 ^a	23.1 \pm 2.0 ^{ac}
16:1(n-7+n-9)	10.1 \pm 0.9 ^a	6.9 \pm 1.6 ^b	3.4 \pm 0.2 ^c	4.6 \pm 0.5 ^{bc}	6.4 \pm 0.0 ^{bc}
i17:0	0.6 \pm 0.1 ^{ac}	0.4 \pm 0.1 ^a	1.1 \pm 0.1 ^b	0.7 \pm 0.1 ^c	0.7 \pm 0.1 ^{ac}
16:2n-4	1.4 \pm 0.2 ^a	0.8 \pm 0.2 ^b	0.0 \pm 0.0 ^c	0.1 \pm 0.0 ^c	0.1 \pm 0.0 ^c
17:0	0.7 \pm 0.1 ^a	0.8 \pm 0.2 ^a	2.9 \pm 0.0 ^b	1.4 \pm 0.1 ^c	1.0 \pm 0.1 ^{ac}
16:3n-4	1.6 \pm 0.2 ^a	1.0 \pm 0.2 ^b	0.0 \pm 0.0 ^c	0.0 \pm 0.0 ^c	0.0 \pm 0.0 ^c
16:4n-3	1.1 \pm 0.2 ^a	1.0 \pm 0.3 ^a	0.0 \pm 0.0 ^b	0.0 \pm 0.0 ^b	0.1 \pm 0.0 ^b
18:0	15.0 \pm 3.2 ^a	23.5 \pm 4.7 ^b	9.1 \pm 0.3 ^{ac}	5.6 \pm 0.2 ^c	4.5 \pm 0.3 ^c
18:1n-9	5.2 \pm 0.7 ^{ab}	5.4 \pm 0.6 ^{ab}	5.9 \pm 0.3 ^a	4.0 \pm 0.3 ^b	4.4 \pm 0.1 ^{ab}
18:1n-7	2.6 \pm 0.5 ^a	1.0 \pm 0.2 ^b	1.0 \pm 0.1 ^b	2.9 \pm 0.1 ^a	3.8 \pm 0.2 ^a
18:2n-6	2.1 \pm 0.2 ^a	1.4 \pm 0.1 ^b	3.4 \pm 0.1 ^c	1.5 \pm 0.1 ^b	2.0 \pm 0.1 ^{ab}
18:3n-3	3.3 \pm 0.5 ^a	1.7 \pm 0.3 ^b	1.1 \pm 0.0 ^b	1.9 \pm 0.1 ^b	5.3 \pm 0.1 ^c
18:4n-3	2.2 \pm 0.3 ^a	2.0 \pm 0.4 ^a	0.3 \pm 0.0 ^b	0.9 \pm 0.1 ^b	3.0 \pm 0.1 ^c
20:0	1.0 \pm 0.1 ^a	1.2 \pm 0.1 ^a	0.2 \pm 0.1 ^b	0.4 \pm 0.1 ^b	0.7 \pm 0.0 ^{ab}
20:1n-13	0.0 \pm 0.0 ^a	0.0 \pm 0.0 ^a	13.6 \pm 0.5 ^b	7.8 \pm 0.6 ^c	6.4 \pm 0.3 ^c
20:1n-9	0.5 \pm 0.1 ^a	0.4 \pm 0.0 ^a	1.3 \pm 0.0 ^b	2.7 \pm 0.2 ^c	1.9 \pm 0.0 ^d
20:4n-6	0.7 \pm 0.2 ^a	0.3 \pm 0.0 ^a	8.7 \pm 0.4 ^b	3.6 \pm 0.3 ^c	2.2 \pm 0.4 ^d
20:5n-3	5.1 \pm 0.7 ^a	2.4 \pm 0.2 ^b	4.3 \pm 0.3 ^{ab}	6.4 \pm 0.3 ^c	7.7 \pm 0.7 ^c
22:0	1.3 \pm 0.2 ^a	1.7 \pm 0.5 ^a	0.3 \pm 0.1 ^b	0.3 \pm 0.1 ^b	0.2 \pm 0.0 ^b
22:1n-9	2.3 \pm 0.6 ^a	3.1 \pm 0.1 ^a	0.3 \pm 0.0 ^b	0.3 \pm 0.1 ^b	0.2 \pm 0.1 ^b
22:1n-7	0.1 \pm 0.0 ^a	0.0 \pm 0.0 ^a	0.4 \pm 0.0 ^b	0.5 \pm 0.1 ^b	0.4 \pm 0.1 ^b
22:2n-6	0.0 \pm 0.0 ^a	0.0 \pm 0.0 ^a	3.3 \pm 0.4 ^b	2.9 \pm 0.2 ^b	2.7 \pm 0.1 ^b
22:3Δ7,13,16	0.0 \pm 0.0 ^a	0.0 \pm 0.0 ^a	2.0 \pm 0.3 ^b	0.8 \pm 0.1 ^c	0.8 \pm 0.2 ^c
22:4n-6	0.0 \pm 0.0 ^a	0.0 \pm 0.0 ^a	2.9 \pm 0.1 ^b	0.5 \pm 0.0 ^c	0.3 \pm 0.0 ^d
22:5n-6	0.7 \pm 0.1 ^a	0.0 \pm 0.0 ^b	1.6 \pm 0.2 ^c	3.3 \pm 0.2 ^d	1.8 \pm 0.1 ^c
22:5n-3	0.2 \pm 0.0 ^a	0.0 \pm 0.0 ^a	4.9 \pm 0.1 ^b	5.1 \pm 0.2 ^b	3.9 \pm 0.2 ^c
24:0	1.3 \pm 0.2 ^a	1.7 \pm 0.1 ^a	0.1 \pm 0.1 ^b	0.2 \pm 0.1 ^b	0.1 \pm 0.0 ^b
22:6n-3	1.5 \pm 0.3 ^a	0.0 \pm 0.0 ^b	1.6 \pm 0.1 ^a	8.0 \pm 0.4 ^c	5.1 \pm 0.4 ^d
26:0	0.6 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0.1 ^a	0.0 \pm 0.0 ^b	0.0 \pm 0.0 ^b	0.0 \pm 0.0 ^b
БЖК	7.8 \pm 1.2 ^a	5.4 \pm 1.5 ^a	6.5 \pm 0.1 ^a	6.3 \pm 0.2 ^a	6.7 \pm 0.3 ^a
Сумма ЖК	nd	nd	3.5 \pm 0.4 ^{ab}	3.0 \pm 0.1 ^a	4.0 \pm 0.3 ^b

БЖК – ЖК маркеры бактерий (сумма i14:0, ai14:0, i15:0, ai15:0, ai15:1, 15:0, i16:0, i17:0, 17:0, 18:1n-7)

высокое содержание неспецифических ЖК – 16:0 и 20:1n-9, другого бактериального маркера, доминирующего в сестоне – 18:1n-7, и физиологически ценных ЭПК и ДГК, содержание которых также было выше в сестоне, чем в донных осадках (Таблица 4.2).

Таким образом, в дрейссенах преобладали ЖК, ассоциированные с сестоном, а в унионидах – с донными осадками. *D. polymorpha* отличалась от *D. bugensis* достоверно более высоким содержанием 20:1n-9, 20:4n-6, 22:5n-6, 22:5n-3 и ДГК и более низким содержанием маркеров зелёных микроводорослей и цианобактерий – 18:3n-3 и динофитовых и криптофитовых микроводорослей – 18:4n-3 (Таблица 4.2).

Для наглядной демонстрации разделения экологических ниш между разными видами моллюсков был проведён канонический корреспондентный анализ (ССА) (Рисунок 4.1). Первая ось D1 объясняла 63.5% инерции данных, вторая ось D2 – 16.6%. Значения χ -квадрата достоверны ($p = 0.00002$). Первая ось выявила различия между моллюсками и их потенциальными источниками пищи – сестоном и донными осадками (Рисунок 4.1). Переменные, обеспечившие основной вклад в различия по первой оси были длинноцепочечные ПНЖК семейства n-3 и n-6, преобладающие в моллюсках, и маркеры фитопланктона (С16 ПНЖК) и детрита высших растений (24:0 и 26:0), преобладающие в сестоне и донных осадках (Рисунок 4.1). По второй оси были обнаружены различия между моллюсками рода *Dreissena* и *U. tumidus* (Рисунок 4.1). Основной вклад в данные различия внесли бактериальная 18:1n-7 и физиологически ценная ДГК, преобладающие в дрейссенах, и 22:4n-6, 20:4n-6 и 22:3 Δ 7,13,16, преобладающие в унионидах (Рисунок 4.1, Таблица 4.2). Кроме того, по второй оси очевидна тенденция к разделению сестона и донных осадков по ЖК составу, главным образом за счёт высокого содержания маркеров фитопланктона и бактерий (18:2n-6, 18:3n-3 и i15:0) в сестоне и маркера детрита (18:0) в донных осадках (Рисунок 4.1, Таблица 4.2).

Исследованные моллюски значительно отличались от их потенциальных источников пищи по ЖК составу. Действительно, ЖК состав животных

зачастую не является полным отражением ЖК состава потреблённой пищи. Наряду с трофическим фактором важное значение на ЖК состав водных беспозвоночных оказывает филогенетический фактор (см. Глава 3; Kraffe et al., 2008; Lau et al., 2012). Наличие активных ферментов, элонгаз и десатураз,

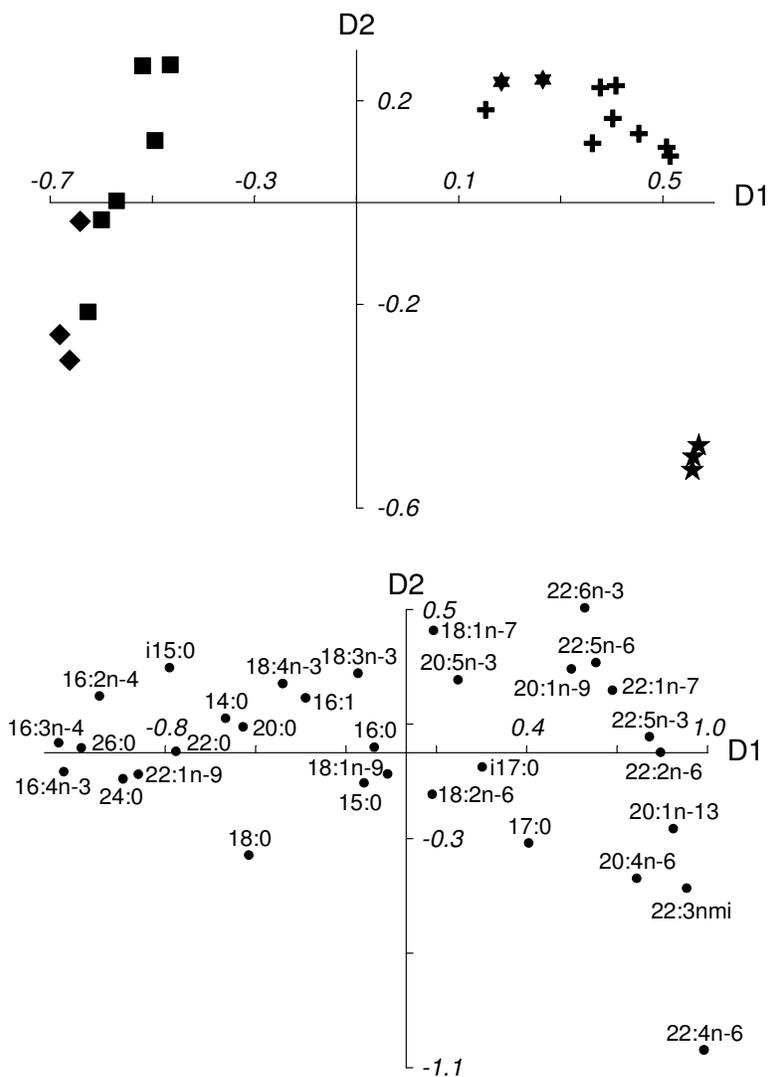


Рисунок 4.1. Результаты канонического корреспондентного анализа процентного содержания ЖК в моллюсках (крест – *D. polymorpha*, пятиконечная звезда – *U. tumidus*, шестиконечная звезда – *D. bugensis*), сестоне (квадраты) и донных осадках (ромбы) из Каневского водохранилища.

у многих беспозвоночных позволяет им синтезировать из полученных с пищей ЖК другие ЖК, тем самым модифицируя пищевые ЖК (Bell, Tocher, 2009; Kelly, Scheibling, 2012). Например, полученные с пищей незаменимые для животных 18:2n-6 и 18:3n-3 могут быть использованы для синтеза физиологически ценных ЭПК и ДГК, что ведёт к снижению содержания С18 ПНЖК и увеличению содержания С20 и С22 ПНЖК, включая промежуточные ЖК, в животных по сравнению с пищей (Castell et al., 2004; De Troch et al., 2012). По сравнению с другими ЖК, ЭПК и ДГК преимущественно накапливаются и активно удерживаются в тканях животных (Gladyshev et al., 2011б; Kelly, Scheibling, 2012). Напротив, другие ЖК, например, С16 ПНЖК (маркеры микроводорослей) используются как энергетический ресурс и интенсивно катаболизируются в тканях животных (Brett et al., 2006; Gladyshev et al., 2011б).

Сестон и донные осадки отличались по содержанию некоторых ЖК, что отражало наличие в донных осадках отмершей и разложившейся органики, а в сестоне – активного фито-, зоо- и бактериопланктона. Высокое содержание 18:0, 20:0, 22:0, 24:0, 26:0 и маркеров бактерий в сестоне и особенно в донных осадках указывает на большую долю детрита, состоящего, вероятно, из остатков высших растений, псевдофекалий, фекалий и других выделений моллюсков. В целом вклад фитопланктона в сестон и особенно в донные осадки был невелик.

Различия в ЖК составе между дрейссенами и унионидами преимущественно были вызваны различиями в спектрах питания этих моллюсков. Очевидно, виды рода *Dreissena* потребляли планктонные организмы, в то время как *Unio* питались бентосными видами и детритом. Помимо высокого содержания маркеров детрита и низкого содержания маркеров микроводорослей, в *Unio* было обнаружено высокое содержание НМП ЖК (см. список сокращений), которые тоже могут свидетельствовать о питании этого вида моллюсков детритом. Такие нестандартные ЖК, как 22:3 Δ7,13,16, входящие в состав клеточных мембран, обладают более высокой

резистентностью к окислительным процессам и действию бактериальных липаз, по сравнению с обычными ПНЖК (Irazù et al., 1984; Barnathan, 2009). Поэтому предполагается, что высокое содержание НМП ЖК у бентосных беспозвоночных является следствием адаптации этих животных к придонному образу жизни (Barnathan, 2009). Кроме того, некоторые исследователи связывают интенсивный синтез НМП ЖК в моллюсках с дефицитом физиологически ценных n-3 ПНЖК (Pirini et al., 2007). Действительно, в седиментах и тканях унионид содержание ЭПК и ДГК было существенно ниже, чем в сестоне и дрейссенах. Вероятно, *Unio*, питающиеся детритом и бентосными видами синтезировали НМП ЖК для компенсации дефицита ЭПК и ДГК.

Бактерии в питании некоторых двустворчатых моллюсков служат важным источником углерода и азота (Nichols, Garling, 2000). В спектр питания исследованных *Unio* и *Dreissena* бактерии безусловно входили, но это были разные группы бактерий. Повышенное содержание i17:0 и 17:0 в *Unio* говорит о потреблении моллюсками анаэробных сульфат-редуцирующих бактерий, которые, очевидно, обитали в донных осадках. Среди бактериальных ЖК в *Dreissena* и в сестоне было обнаружено повышенное содержание 18:1n-7, которой богаты аэробные серобактерии и цианобактерии. Очевидно, что оба вида дрейссен потребляли планктонные виды бактерий. Рацион всех исследованных видов моллюсков включал микроводоросли. Униониды потребляли виды зелёных микроводорослей и/или цианобактерий, богатые 18:2n-6. *D. bugensis* потребляла другие виды зелёных микроводорослей и/или цианобактерий, богатые 18:3n-3, и динофитовые и/или криптофитовые микроводоросли, богатые 18:4n-3. Кроме того, в дрейссенах и сестоне было обнаружено высокое содержание ещё одного маркера динофитовых и/или криптофитовых микроводорослей – ДГК. Кроме того, в сестоне и в донных осадках в значительных количествах присутствовали маркеры диатомовых водорослей (14:0, 16:1n-7, 16:2n-4, 16:3n-4 и 20:5n-3). Во всех видах моллюсков ЖК маркеры диатомей также были обнаружены. Суммарно содержание этих

маркеров в *D. bugensis*, *D. polymorpha* и *U. tumidus* составляло 16.3%, 12.8% и 8.7%, соответственно. Очевидно, что диатомовые водоросли входили в рацион всех моллюсков, но их доля от общего рациона была неодинаковая у разных видов. Содержание одного из маркеров копепод (22:1n-9) в sestone и донных осадках было на порядок выше, чем в моллюсках. Действительно, копеподы составляли большую долю биомассы зоопланктона (Таблица 4.1), но, вероятно, практически не потреблялись моллюсками, что может объясняться крупными размерами (>0.25 мм) копепод. Коловратки – более подходящая по размеру группа зоопланктона – была малочисленна и не могла внести существенный вклад в рацион моллюсков. Гетеротрофные флагелляты и другие протисты, которые могли быть источниками 18:2n-6, 20:4n-6 и 22:6n-3 не рассматривались в данной работе. В целом полученные нами данные, подтверждают селективность питания двустворчатых моллюсков, описанную в литературе (Thorp, Casper, 2002; Dionisio Pires et al., 2004; Naddafi et al., 2007; Vuorio et al., 2007).

Различия в содержании C18, C20 и C22 ПНЖК в *D. bugensis* и *D. polymorpha*, возможно, отражают не разные спектры питания моллюсков, а разную активность ферментов, участвующих в биосинтезе ДГК. Поскольку содержание предшественников в синтезе ДГК, а именно 18:3n-3 и 18:4n-3 было больше, а C22 ПНЖК – меньше в *D. bugensis*, чем в *D. polymorpha*, то можно предположить, что в тканях *D. bugensis* биосинтез ДГК происходил менее эффективно.

Таким образом, согласно анализу маркерных ЖК, виды р. *Dreissena* и *U. tumidus* различались по спектрам питания. Дрейссены преимущественно потребляли планктонные микроводоросли и бактерии, в то время как униониды питались детритом и бентосными микроводорослями. Полученные результаты хорошо согласуются с литературными данными: основным источником пищи *D. polymorpha* является фитопланктон (Cole, Solomon, 2012) а Unionidae – детрит, обогащённый бактериями (Nichols, Garling, 2000).

Однако, помимо селективности питания другие факторы могли влиять на различия в спектрах питания моллюсков. Особи *Dreissena*, образуя друзы на раковинах унионид, располагаются выше последних и имеют больший доступ к пище планктонного происхождения. Напротив, для *Unio* доступной оказывается пища преимущественно бентосного происхождения. Различия в размерном диапазоне потребляемых частиц также могли стать причиной разных спектров питания моллюсков. Однако дрейссениды и униониды имеют широкий диапазон и способны отфильтровывать даже колониальные и нитчатые водоросли (Dionisio Pires et al., 2004; Bontes et al., 2007; Vanderploeg et al., 2009). В целом размерный диапазон потребляемых частиц *Dreissena* и *Unio* очень близкий и ограничивается размером частиц 250 мкм (Nichols, Garling 2000; Christian et al., 2004; Vaughn et al., 2008). В этот диапазон попадают практически все водоросли и бактерии, населяющие Каневское водохранилище. Очевидно, размер потребляемых частиц не мог быть причиной различий в рационе исследуемых моллюсков.

Unio и *Dreissena* отличались по процентному содержанию n-6 и n-3 ПНЖК, НМП ЖК и 20:1n-13, что может быть связано с различиями в синтезе ЖК в исследованных видах. Высокий процент n-3 ПНЖК, особенно ЭПК и ДГК в *Dreissena* по сравнению с *Unio* и пищевыми источниками, вероятно, вызваны селективностью питания и/или активным синтезом этих ПНЖК из 18:3n-3. Напротив, *Unio* были богаты n-6 ПНЖК, особенно 20:4n-6 и 22:4n-6. Эти ПНЖК могли быть синтезированы из 18:2n-6, полученной с пищей. Известно, что моллюски могут содержать ферменты, необходимые для синтеза этих n-3 и n-6 ПНЖК (см. Глава 1.1.3).

В отличие от Каневского водохранилища, в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища появление нового вида моллюсков *D. bugensis* и их массового развития сопровождалось снижением численности и биомассы *D. polymorpha* (Рисунок 4.2). На всех исследованных станциях численность *D. bugensis* в несколько раз превышала численность *D. polymorpha*. За период исследования с 2007 по 2009 гг. на двух станциях №1 и №3 наблюдалось увеличение

численности *D. bugensis* и снижение численности *D. polymorpha* (Рисунок 4.2). На станции №2 численность обоих видов дрейссен практически не менялась, но была значительно ниже, чем на остальных станциях (Рисунок 4.2).

Относительное содержание количественно значимых, а также маркерных ЖК в моллюсках, сестоне и донных осадках из Волжского плёса Рыбинского водохранилища приведены в Таблице 4.3.

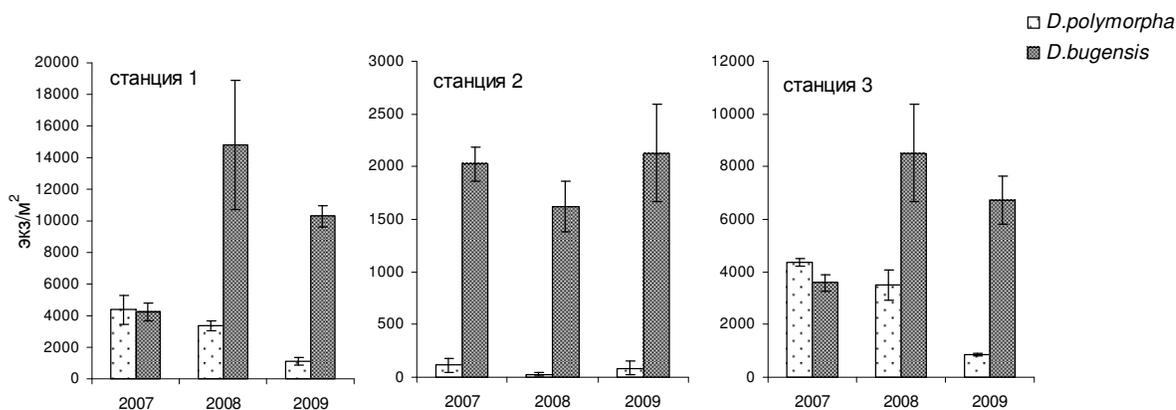


Рисунок 4.2. Средняя за сезон (июнь-сентябрь) численность *D. polymorpha* и *D. bugensis* на трёх станциях Волжского плёса Рыбинского водохранилища в 2007-2009 гг.

Процентное содержание ЖК маркеров фитопланктона (14:0, 16:1n-9+n-7, C16 ПНЖК и C18 ПНЖК), маркера копепод (22:1n-9) и физиологически ценных ЭПК и ДГК в сестоне было достоверно выше, чем в донных осадках (Таблица 4.3). В отличие от сестона, в донных осадках было обнаружено достоверно более высокое содержание маркера детрита (18:0), других насыщенных ЖК и маркеров остатков высших растений (20:0, 22:0, 24:0 и 26:0) (Таблица 4.3). В целом в потенциальных источниках пищи (сестоне и донных осадках) процентное содержание большинства ЖК маркеров фитопланктона (14:0, C16 ПНЖК, 18:2n-6), 18:1n-9, бактериопланктона (13:0, i15:0, ai15:0, i17:0, 18:1n-7), копепод (22:1n-9) и детрита, в том числе высших растений (18:0, 22:0, 24:0 и 26:0), было достоверно выше, чем в моллюсках (Таблица 4.3). Как и в Каневском водохранилище моллюски из Рыбинского водохранилища

Таблица 4.3.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в сестоне (июнь-сентябрь 2008-2009 гг., число проб, n=8), в донных осадках (июнь-сентябрь 2009 г., n=4), *D. bugensis* (июнь-сентябрь 2007-2009 гг., n=12) и *D. polymorpha* (июнь-сентябрь 2007-2009 гг., n=12); средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не различались при $P < 0.05$ – тест Фишера LSD *post hoc*. При недостоверных значениях ANOVA буквы отсутствуют.

ЖК	Сестон	Донные осадки	<i>D. bugensis</i>	<i>D. polymorpha</i>
12:0	1.11 \pm 0.32 ^A	1.12 \pm 0.85 ^A	0.10 \pm 0.02 ^B	0.19 \pm 0.07 ^B
13:0	0.27 \pm 0.09 ^A	0.31 \pm 0.24 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
14:0	5.92 \pm 0.94 ^A	3.95 \pm 1.45 ^B	1.13 \pm 0.08 ^C	1.43 \pm 0.12 ^C
15:0	1.68 \pm 0.28 ^A	1.30 \pm 0.37 ^{AB}	0.57 \pm 0.04 ^C	0.84 \pm 0.06 ^{BC}
16:0	26.47 \pm 1.29	23.12 \pm 1.76	26.88 \pm 1.04	27.56 \pm 1.21
17:0	0.93 \pm 0.12 ^B	1.15 \pm 0.19 ^B	1.54 \pm 0.07 ^A	1.53 \pm 0.07 ^A
18:0	9.54 \pm 1.21 ^B	15.56 \pm 2.80 ^A	4.54 \pm 0.16 ^C	4.90 \pm 0.31 ^C
20:0	0.66 \pm 0.19 ^B	1.19 \pm 0.33 ^A	0.21 \pm 0.03 ^C	0.20 \pm 0.07 ^C
22:0	0.67 \pm 0.19 ^B	1.88 \pm 0.67 ^A	0.07 \pm 0.01 ^C	0.08 \pm 0.02 ^C
24:0	0.75 \pm 0.19 ^B	3.43 \pm 1.44 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
26:0	0.00 \pm 0.00 ^B	2.10 \pm 1.06 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
i15:0	0.91 \pm 0.17 ^A	0.71 \pm 0.28 ^A	0.09 \pm 0.03 ^B	0.09 \pm 0.03 ^B
ai15:0	0.60 \pm 0.09 ^A	0.88 \pm 0.33 ^A	0.04 \pm 0.01 ^B	0.07 \pm 0.02 ^B
i16:0	0.33 \pm 0.04 ^{AB}	0.43 \pm 0.11 ^A	0.21 \pm 0.02 ^C	0.28 \pm 0.04 ^{BC}
i17:0	0.45 \pm 0.06 ^B	0.54 \pm 0.07 ^B	0.95 \pm 0.04 ^A	0.98 \pm 0.09 ^A
ai17:0	0.46 \pm 0.1	0.64 \pm 0.05	0.41 \pm 0.07	0.31 \pm 0.04
16:1(n-7+n-9)	9.15 \pm 1.22 ^A	5.58 \pm 1.59 ^B	3.19 \pm 0.30 ^B	3.28 \pm 0.29 ^B
18:1n-9	14.73 \pm 4.11 ^A	21.70 \pm 6.87 ^A	2.72 \pm 0.21 ^B	4.05 \pm 0.48 ^B
18:1n-7	3.55 \pm 0.67 ^A	3.83 \pm 0.74 ^A	1.80 \pm 0.04 ^B	2.09 \pm 0.10 ^B
20:1n-13	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	6.54 \pm 0.48 ^A	7.12 \pm 0.47 ^A
20:1n-9	0.21 \pm 0.09 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	1.94 \pm 0.13 ^B	2.77 \pm 0.22 ^A
20:1n-7	0.04 \pm 0.02 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	1.86 \pm 0.22 ^A	1.04 \pm 0.17 ^B
22:1n-9	1.92 \pm 0.84 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.21 \pm 0.07 ^B	0.61 \pm 0.36 ^B
16:2n-7	0.05 \pm 0.02 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
16:2n-6	0.05 \pm 0.02 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
16:2n-4	0.40 \pm 0.15 ^A	0.13 \pm 0.07 ^{AB}	0.04 \pm 0.01 ^B	0.01 \pm 0.00 ^B
16:3n-4	0.85 \pm 0.30 ^A	0.15 \pm 0.15 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
16:3n-3	0.18 \pm 0.07 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
16:4n-3	0.33 \pm 0.13 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
16:4n-1	0.25 \pm 0.10 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B
18:2n-6	2.79 \pm 0.37 ^A	2.16 \pm 0.51 ^A	0.75 \pm 0.06 ^B	0.91 \pm 0.10 ^B
18:3n-3	2.85 \pm 0.64 ^A	1.19 \pm 0.31 ^B	1.34 \pm 0.10 ^B	1.07 \pm 0.18 ^B
18:4n-3	2.37 \pm 0.66 ^A	0.45 \pm 0.26 ^B	0.46 \pm 0.10 ^B	0.43 \pm 0.12 ^B
20:2n-6	0.02 \pm 0.02 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	0.63 \pm 0.06 ^A	0.45 \pm 0.08 ^B
20:4n-6	0.55 \pm 0.18 ^B	0.14 \pm 0.14 ^B	5.41 \pm 0.17 ^A	5.17 \pm 0.18 ^A
20:5n-3	3.26 \pm 0.88 ^C	0.77 \pm 0.56 ^D	8.18 \pm 0.33 ^A	5.03 \pm 0.17 ^B
22:2n-6	0.00 \pm 0.00 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	1.96 \pm 0.15 ^B	2.57 \pm 0.16 ^A
22:3 Δ 7,13,16	0.00 \pm 0.00 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	1.23 \pm 0.09 ^A	0.61 \pm 0.08 ^B
22:4n-6	0.00 \pm 0.00 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	1.80 \pm 0.17 ^A	1.19 \pm 0.11 ^B
22:5n-6	0.06 \pm 0.06 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	4.44 \pm 0.15 ^B	5.29 \pm 0.31 ^A
22:5n-3	0.07 \pm 0.05 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C	7.23 \pm 0.23 ^A	5.65 \pm 0.21 ^B
22:6n-3	0.76 \pm 0.22 ^B	0.00 \pm 0.00 ^B	8.37 \pm 0.35 ^A	7.67 \pm 0.34 ^A

содержали ЖК, которые не были обнаружены ни в сестоне, ни в донных осадках: 20:1n-13, 22:3Δ7,13,16, n-6 ПНЖК (22:2n-6 и 22:4n-6) (Таблица 4.3). Кроме того, содержание 22:5n-6, 22:5n-3 и 22:6n-3 было достоверно более высоким в моллюсках, но низким в сестоне. В донных осадках данные ЖК отсутствовали (Таблица 4.3).

Набор ЖК в *D. bugensis* и *D. polymorpha* был практически одинаковым, однако в процентном содержании были обнаружены некоторые различия. В тканях *D. bugensis* содержание большинства длинноцепочечных ПНЖК, включая ЭПК и ДГК, а также моноена 20:1n-7 было достоверно выше, чем в тканях *D. polymorpha*. Содержание другого изомера 20:1n-9, а также 22:2n-6 и 22:5n-6 было достоверно выше в тканях *D. polymorpha* (Таблица 4.3). Различий по содержанию ЖК-маркеров пищевых объектов обнаружено не было. Для определения ЖК, вносящих наибольший вклад в различия между двумя видами моллюсков, был проведён канонический корреспондентный анализ (Рисунок 4.3). Первая ось D1 объясняла 34.65% инерции данных, вторая ось D2 – 18.94%. Значения χ^2 были достоверны. Переменные, обеспечившие основной вклад в различия между *D. bugensis* и *D. polymorpha* по первой оси, были ЖК собственного синтеза моллюсков 20:1n-7 и 20:2n-6 с одной стороны и 18:1n-9 с другой (Рисунок 4.3). Действительно, содержание 20:1n-7 и 20:2n-6 было достоверно выше в *D. bugensis*, однако достоверных различий по содержанию 18:1n-9 между видами обнаружено не было (Таблица 4.3). Основной вклад в различия по второй оси вносили маркеры фитопланктона (18:4n-3 и 18:2n-6) и ЖК собственного синтеза моллюсков (22:3 Δ7,13,16 и 22:4n-6) (Рисунок 4.3). Содержание 22:3 Δ7,13,16 и 22:4n-6 было достоверно выше в *D. bugensis*, однако по содержанию 18:4n-3 и 18:2n-6 достоверных различий между видами обнаружено не было (Таблица 4.3). Очевидно, высокое содержание 18:4n-3, 18:2n-6 и 18:1n-9 в отдельных пробах *D. polymorpha* стало причиной полученного результата в ССА.

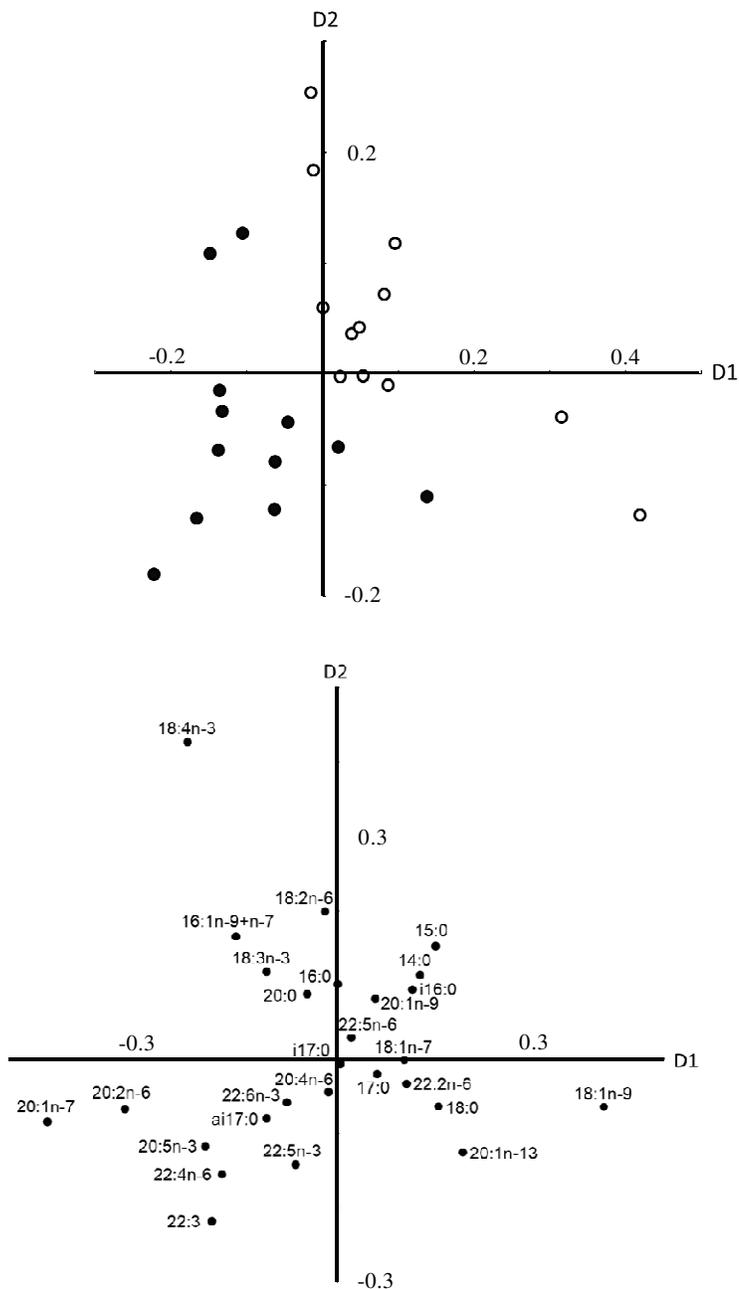


Рисунок 4.3. Результаты канонического корреспондентного анализа процентного содержания ЖК в моллюсках (пустые круги – *D. polymorpha*, заполненные круги – *D. bugensis*) из Волжского плёса Рыбинского водохранилища.

В Волжском плёсе Рыбинского водохранилища *D. bugensis* и *D. polymorpha*, прикрепляясь к лежащим на илистом дне створкам погибших моллюсков, образуют совместные друзы. Потенциальными источниками пищи

для этих моллюсков служат сестон и взмученные донные осадки. Одним из критериев качества пищи для водных животных является содержание n-3 ПНЖК, в основном, ЭПК и ДГК в пище (Brett, Müller-Navarra, 1997). Поскольку в сестоне содержание этих ЖК было выше, чем в донных осадках, следовательно, сестон являлся источником пищи более высокого качества. Тем не менее оценить вклад сестона и донных осадков в питание моллюсков не представляется возможным вследствие отсутствия существенных различий в процентном содержании большинства маркерных ЖК между сестоном и донными осадками и между двумя видами моллюсков.

Основным источником пищи для дрейссен служат микроводоросли и бактерии, включая цианобактерии (Bastviken et al., 1998; Dionisio Pires et al., 2004; Naddafi et al., 2007). Многие авторы отмечают большую роль мелкого зоопланктона в питании дрейссен (Richardson, Bartsch, 1997; Thorp, Casper, 2002; Wong et al., 2003). По некоторым данным основу рациона этих моллюсков может составлять детрит (Михеев, 1991). Имея такое большое разнообразие потенциальных источников пищи могли ли два вида дрейссен, совместно обитающие, отличаться по спектрам питания? По литературным данным известно, что *D. bugensis* и *D. polymorpha* не отличается по потреблению мелкого зоопланктона (Thorp, Casper, 2002). Согласно ЖК составу исследованные нами моллюски потребляли зелёные и криптофитовые микроводоросли и/или цианобактерии, детрит, обогащённый бактериями и мелких копепод (например, науплиусов). Различий в спектрах питания *D. bugensis* и *D. polymorpha* обнаружено не было.

Хотя по содержанию трофических маркеров исследуемые виды моллюсков не различались, содержание физиологически ценных n-3 ПНЖК и в целом длинноцепочечных ПНЖК было разным в двух исследуемых видах. Вероятно, более низкое содержание большинства длинноцепочечных ПНЖК, включая ЭПК, в тканях *D. polymorpha* свидетельствует о худшем физиологическом состоянии популяции этого вида в Волжском плёсе по сравнению с *D. bugensis*. Обитая совместно и занимая одну экологическую

нишу *D. bugensis* и *D. polymorpha* конкурируют за ресурсы. Очевидно, в этой конкуренции выигрывает популяция *D. bugensis*, что выражается не только в снижении численности популяции *D. polymorpha*, но и в более низком содержании физиологически ценных ПНЖК у этого вида.

Итак, исследованные виды моллюсков, совместно обитающие в Каневском водохранилище и образующие смешанные друзы, различались по спектрам питания. Виды рода *Dreissena* потребляли планктонные организмы, обладающие высокой пищевой ценностью в отношении физиологически ценных ЭПК и ДГК, в то время как *U. tumidus* питались менее ценной пищей, а именно детритом и бентосными организмами. В условиях дефицита ЭПК и ДГК, *U. tumidus* синтезировали специфические ЖК, компенсирующие низкое качество пищи. Различия в спектрах питания моллюсков и специфическая адаптация *U. tumidus* к низкому качеству пищи, возможно, является основой успешного сосуществования аборигенных видов и видов-вселенцев в течение продолжительного времени. Моллюски *D. bugensis* и *D. polymorpha*, совместно обитающие в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища, напротив, имели сходные спектры питания и, очевидно, конкурировали за ресурсы. Более конкурентоспособным видом в данных условиях являлся *D. bugensis*, который, очевидно, более эффективно использовал пищевые ресурсы, накапливая физиологически ценные n-3 ПНЖК, и постепенно вытеснял моллюсков *D. polymorpha*.

4.2. Спектры питания водных позвоночных на примере разных популяций нерки

Классические гидробиологические методы изучения питания рыб, широко используемые в ихтиологии, далеко не всегда позволяют адекватно оценить спектр питания рыб. Пустые желудки, особенно у хищных рыб довольно распространённое явление. Обнаруженная в желудках пища не всегда является показателем спектра питания изучаемых рыб. Например, обнаруженная чешуя или наземные позвоночные в желудках рыб в данный

момент времени не несут информации о том, что на самом деле составляет основу рациона данных рыб (Lisi et al., 2014). Кроме того, не вся заглоченная пища усваивается, часть её, включая, например, микроводоросли, может проходить через кишечник рыб транзитом (Kolmakov, Gladyshev, 2003). Использование содержимого кишечника для адекватного анализа спектров питания рыб требует большого числа повторностей и высокой частоты взятия проб по сезону, в связи с изменениями спектров питания рыб в течение жизни (Sushchik et al., 2006). Напротив, жирнокислотный состав рыб позволяет на основе небольшого числа проб дать интегральную оценку состава ассимилированной пищи рыб за определённый временной период и выявить произошедшие изменения в спектрах питания. Кроме того, на основании ЖК состава рыб дополнительно можно оценить их пищевую ценность для человека в отношении физиологически важных n-3 ПНЖК.

Итак, в данной работе был исследован состав и содержание ЖК двух популяций нерки, *Oncorhynchus nerka* Walbaum. Первая популяция, анадромная, была представлена смолтами (2+, 3+), обитающими с момента вылупления из икры в оз. Курильское, и взрослыми особями (5+, 6+), кормившимися несколько лет в море и вернувшимися в озеро на нерест. Помимо рыб был исследован ЖК состав зоопланктона из оз. Курильское – потенциального источника пищи молоди нерки. Вторая популяция, жилая (5+, 6+), весь жизненный цикл которой проходил в пресноводном оз. Кроноцкое. В пробах мышечной ткани нерки и в биомассе зоопланктона было обнаружено около 60 жирных кислот. Процентное содержание количественно значимых и маркерных ЖК, а также суммарное абсолютное содержание ЖК и физиологически ценных ЭПК и ДГК (мг/г сырого веса) приведено в Таблице 4.4. Исследованные три группы рыб отличались по процентному содержанию отдельных ЖК (Таблица 4.4). Процентное содержание 16:1n-7 – маркерной кислоты диатомей было почти в два раза выше у покатной молоди, чем у взрослых рыб, вернувшихся из моря, а в биомассе зоопланктона оно превышало 20% (Таблица 4.4). Соотношение 16:1n-7/16:0 > 1 и высокое содержание

Таблица 4.4.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК), суммарное абсолютное содержание ЖК (сумма, мг/г сырой массы) и абсолютное содержание отдельных ЖК в зоопланктоне и нерке из оз. Курильское (смолты и морская, июнь–август 2008 г) и из оз. Кроноцкое (жилая, март, август 2010 г). Значения в строках, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не различались при $P < 0.05$ – тест Тьюки HSD *post hoc* (для данных с нормальным распределением, стандартные ошибки, SE) и теста Краскела-Уоллиса (для данных с ненормальным распределением, стандартные ошибки отсутствуют).

ЖК, %	Нерка			Зоопланктон
	смолты	морская	жилая	
14:0	1.68 ± 0.17 ^A	1.97 ± 0.09 ^A	1.12 ± 0.09 ^B	7.99 ± 0.40*
ai15:0	0.10 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.57 ± 0.05*
15:0	0.35 ± 0.02 ^A	0.27 ± 0.01 ^B	0.20 ± 0.03 ^B	0.57 ± 0.04*
16:0	19.18 ± 0.61 ^A	15.38 ± 0.46 ^B	21.02 ± 0.70 ^A	13.48 ± 0.65*
16:1n-9	0.31 ± 0.01 ^A	0.15 ± 0.02 ^B	0.30 ± 0.02 ^A	0.00 ± 0.00*
16:1n-7	4.27 ^A	2.52 ^B	3.40 ^{AB}	21.26 ± 0.90*
16:2n-4	0.34 ± 0.07 ^A	0.11 ± 0.01 ^B	0.16 ± 0.02 ^B	2.77 ± 0.49*
16:3n-4	0.14 ± 0.04 ^A	0.01 ± 0.01 ^B	0.05 ± 0.01 ^B	2.39 ± 0.47*
16:4n-1	0.06 ± 0.02 ^A	0.03 ± 0.01 ^{AB}	0.00 ± 0.00 ^B	1.79 ± 0.44*
18:0	4.33 ± 0.14 ^{AB}	3.79 ± 0.36 ^B	5.08 ± 0.21 ^A	2.51 ± 0.06*
18:1n-9	4.93 ± 0.34 ^A	9.39 ± 0.53 ^B	4.55 ± 0.44 ^A	3.51 ± 1.41
18:1n-7	2.18 ± 0.15	2.76 ± 0.13	2.71 ± 0.29	2.44 ± 0.12
18:2n-6	1.86 ± 0.34 ^A	0.92 ± 0.04 ^B	2.60 ± 0.29 ^A	1.10 ± 0.11
18:3n-6	0.07 ± 0.01 ^A	0.01 ± 0.01 ^A	0.16 ± 0.03 ^B	0.14 ± 0.00*
18:3n-3	1.40 ± 0.17 ^A	0.46 ± 0.04 ^B	1.55 ± 0.11 ^A	1.27 ± 0.10
18:4n-3	0.89 ± 0.11	0.75 ± 0.08	0.82 ± 0.08	2.95 ± 0.19*
20:0	0.11 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.08 ± 0.01	0.40 ± 0.03*
20:1n-11	0.02 ^A	7.91 ^B	0.00 ^A	0.00 ± 0.00*
20:1n-9	0.23 ^A	3.91 ^B	0.13 ^A	0.42 ± 0.06*
20:1n-7	0.09 ± 0.02 ^A	0.28 ± 0.04 ^B	0.19 ± 0.05 ^{AB}	0.34 ± 0.06*
20:4n-6	2.18 ± 0.17 ^A	0.56 ± 0.08 ^B	4.44 ± 0.29 ^C	0.47 ± 0.01*
20:3n-3	0.21 ± 0.02 ^A	0.08 ± 0.02 ^B	0.14 ± 0.02 ^B	0.32 ± 0.02*
20:4n-3	1.92 ± 0.14 ^A	0.87 ± 0.06 ^B	1.25 ± 0.12 ^B	2.46 ± 0.05*
20:5n-3	8.84 ± 0.40 ^A	8.76 ± 0.50 ^A	12.80 ± 0.39 ^B	8.86 ± 1.14
22:1n-11	0.09 ^A	9.30 ^B	0.00 ^A	0.35 ± 0.02*
22:1n-9	0.03 ^A	1.47 ^B	0.06 ^A	0.21 ± 0.03*
22:1n-7	0.00 ^A	0.25 ^B	0.00 ^A	0.00 ± 0.00
22:4n-6	0.20 ^A	0.05 ^B	0.47 ^A	0.00 ± 0.00
22:5n-6	1.22 ± 0.07 ^A	0.11 ± 0.03 ^B	0.83 ± 0.07 ^C	0.46 ± 0.05*
22:5n-3	2.76 ± 0.19 ^A	2.16 ± 0.11 ^A	4.53 ± 0.47 ^B	2.44 ± 0.21
22:6n-3	37.47 ± 1.74 ^A	21.78 ± 1.41 ^B	28.63 ± 0.87 ^C	12.11 ± 0.26*
Сумма, мг/г	6.66 ± 0.51 ^A	8.73 ± 0.66 ^B	5.12 ± 0.55 ^A	
20:5n-3, мг/г	0.58 ± 0.04	0.80 ± 0.06	0.64 ± 0.05	
22:6n-3, мг/г	2.45 ± 0.14 ^A	1.90 ± 0.13 ^B	1.47 ± 0.16 ^B	

*-достоверные различия между смолтами и зоопланктоном по t-критерию Стьюдента

16:2n-4, 16:3n-4 и 16:4n-1 в пробах зоопланктона указывает на преобладание диатомей в питании зоопланктона и, вероятно, в составе фитопланктона. Очевидно, что диатомеи являются первым звеном в трофической цепи нерки из оз. Курильское, и их ЖК передаются к рыбам через копепод *Cyclops scutifer*, доминирующих в зоопланктоне озера. У жилой популяции, обитающей в оз. Кроноцкое, содержание маркеров диатомей было ниже, чем в смолтах из оз. Курильское (Таблица 4.4). Относительно невысокий уровень 18:2n-6, 18:3n-3 и 18:3n-6 как в нерке, так и в зоопланктоне (Таблица 4.4), очевидно, обусловлен сравнительно невысоким уровнем в планктоне моря и озёр зеленых микроводорослей и цианобактерий – основных продуцентов данных кислот. Высокое процентное содержание 20:4n-6 у жилой нерки, а также у смолтов по сравнению с вернувшимися из моря взрослыми рыбами, наряду с незначительным уровнем этой ЖК в зоопланктоне оз. Курильское (Таблица 4.4), вероятно, свидетельствует о некотором вкладе в пищу рыб, обитающих в озёрах, наземной составляющей, например, прилипших к поверхностной плёнке воды наземных насекомых. Рыбы, вернувшиеся из моря, были богаты моноеновыми ЖК, а именно, 18:1n-9, 20:1n-11, 20:1n-9, 22:1n-11 и 22:1n-9 (Таблица 4.4). Моноеновые ЖК с 20 и 22 атомами углерода являются маркерами морского зоопланктона, а именно, копепод, составляющих основу пищевой цепи многих морских рыб. Высокий уровень этих ЖК характерен для морских планктофагов (Steffens, 1997). Физиологическое значение длинноцепочечных моноенов неизвестно, предполагается, что эти ЖК биологически неактивные (Ahlgren et al., 1999). Пресноводный зоопланктон из оз. Курильское содержал C20 и C22 моноены, однако пропорция этих кислот была невелика, соответственно и нарка из озера не была богата этими веществами (Таблица 4.4). Подобные результаты были получены и другими авторами (Powell et al., 2010). Очевидно, длинноцепочечные моноены могут быть использованы в качестве маркеров анадромной нерки, питающейся в море. Для наглядной демонстрации ключевых различий между морскими и пресноводными популяциями нерки был проведён канонический

корреспондентный анализ (Рисунок 4.4). Первая и вторая оси объясняли 84.05% и 4.80% инерции данных, соответственно. Действительно, различия между анадромной и жилой популяциями *O. nerka*, главным образом, были обусловлены высоким содержанием 22:1n-11, 20:1n-11, 22:1n-9 и 20:1n-9 в нерке, вернувшейся из моря и высоким содержанием 20:4n-6, 22:4n-6 и 22:5n-6 в жилой популяции (Рисунок 4.4).

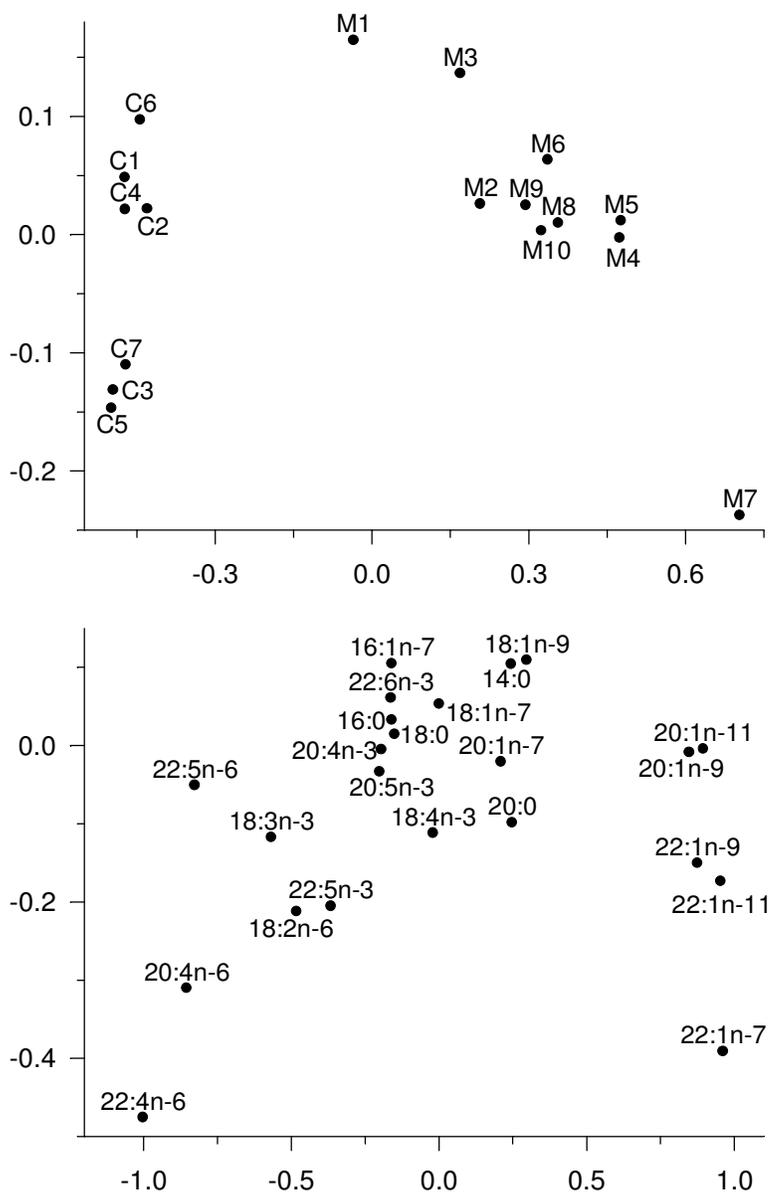


Рисунок 4.4. Результаты канонического корреспондентного анализа процентного содержания ЖК в популяции *O. nerka*, вернувшейся из моря в оз. Курильское (M1–M10), и озёрной популяции (C1–C7) из оз. Кроноцкое.

Таким образом, наличие таких маркеров может помочь при оценке миграции рыб, а также имеет прикладное значение, например, эти маркеры можно использовать для проверки настоящего места вылова рыб, находящихся на прилавках в магазинах. Примеры такого применения ЖК уже имеются в литературе (Thomas et al., 2008; Fasolato et al., 2010).

Для выявления внутривидовых различий ЖК состава *O. nerka*, в том числе половых, и сходства ЖК состава тканей рыб и пищевого источника (зоопланктона) был проведён кластерный анализ, включивший пробы, отобранные в оз. Курильское (Рисунок 4.5).

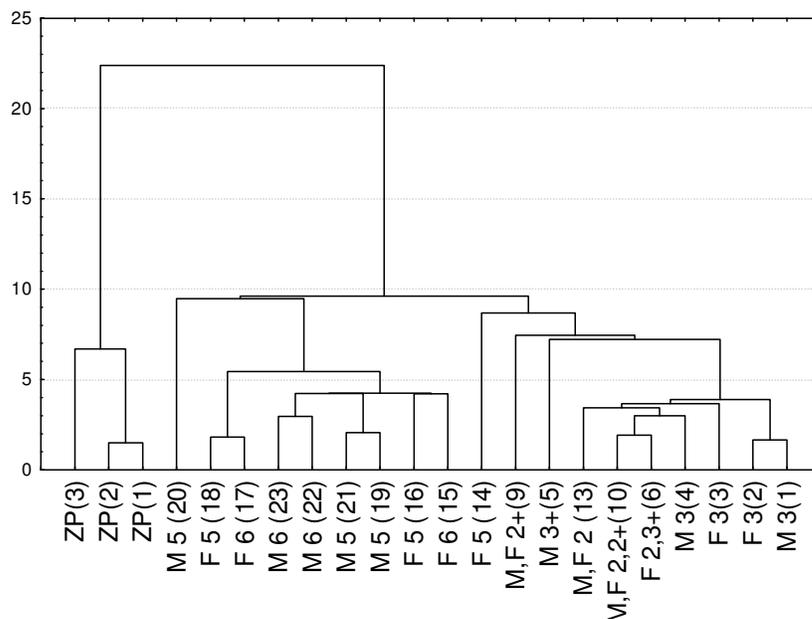


Рисунок 4.5. Дендрограмма кластерного анализа жирнокислотного состава зоопланктона (ZP) и нерки (M – самцы, F – самки, 2–6 – возраст); в скобках – номера проб. Оз. Курильское, июнь-август 2008 г. По оси ординат – евклидово расстояние в 56-мерном пространстве признаков.

Кластерный анализ не обнаружил половых различий в ЖК составе рыб анадромной популяции нерки, но выявил четкие различия между составом ЖК взрослых, вернувшихся из моря рыб, и покатной молоди, а также зоопланктона. Кроме того, сходство между двумя стадиями жизненного цикла нерки оказалось выше, чем между смолтами и их пищей (Рисунок 4.5).

Максимальные значения процентного содержания физиологически ценных ЭПК и ДГК были обнаружены в разных популяциях нерки. Содержание ЭПК было достоверно выше в жилой нерке из оз. Кроноцкое, а ДГК – в покатной молоди из оз. Курильское (Таблица 4.4). Самое низкое содержание этих ПНЖК было обнаружено у особей, вернувшихся из моря. Однако, поскольку суммарное абсолютное содержание ЖК у вернувшихся из моря рыб в среднем было выше, чем у рыб из пресноводных озёр, то абсолютное содержание ЭПК и ДГК в морской нерке оказалось выше, чем у жилой нерки и уступало смолтам только по содержанию ДГК (Таблица 4.4). Эта находка хорошо демонстрирует, что определение пищевой ценности рыб для человека возможно только на основании абсолютного содержания ЭПК и ДГК, в то время как относительное содержание ПНЖК для этой цели не подходит. Этот вывод можно сделать и на примере других видов рыб. Например, процентное содержание ЭПК и ДГК в треске достоверно превышало таковое в кумже, сельди и камбале, однако пищевая ценность трески, определённая по абсолютному содержанию этих ПНЖК оказалась самой низкой (Gladyshev et al., 2007). При высоком относительном содержании ЭПК и ДГК в таких рыбах, как минтай и хек, их пищевая ценность тоже была низкой (Huynh, Kitts, 2009). При сравнении исследованных групп нерки по абсолютному содержанию ЭПК и ДГК в мышцах на единицу сырого веса было обнаружено, что особи, вернувшиеся из моря, имели более высокое содержание этих ПНЖК (2.7 мг/г), чем жилая нерка (2.1 мг/г).

Каковы же возможные причины различий в относительном и абсолютном содержании этих физиологически ценных, в том числе и для рыб, ПНЖК? Процентное содержание ДГК в мышечной массе покатной молоди почти в 3 раза превосходило её содержание в зоопланктоне. Вероятно, молодь нерки способна к собственному синтезу ДГК из предшественников, содержащихся в значительных количествах в зоопланктоне озера, например, 18:4n-3, 20:5n-3 и 22:5n-3. Прямые и косвенные данные подтверждают способность лососеобразных к собственному синтезу ДГК (Ahlgren et al., 1999; Sushchik et

al., 2006; Tocher, 2010). Считается, что морские рыбы в отличие от пресноводных не способны к значительному синтезу длинноцепочечных n-3 ПНЖК в связи с отсутствием или малой активностью соответствующих десатураз и элонгаз (см. Глава 1.2.1; Tocher, Ghioni, 1999; Tocher et al., 2009). Низкую ферментативную активность связывают с высоким содержанием ЭПК и ДГК в пище у морских рыб (Thomassen et al., 2012; Glencross et al., 2015). Кроме того, известно, что при взрослении мальков форели происходит снижение скорости синтеза ДГК в их тканях (Bell, Tocher, 2009). На примере нерки мы, вероятно, видим действие обоих механизмов. Взрослая нерка, питающаяся в море, утратила (частично или полностью) способность синтезировать ДГК, что выражается в более низком процентном содержании конечной и промежуточных ПНЖК по сравнению с таковым в покатной молоди. Причиной этого явления может быть высокое содержание ДГК в пище нерки и её возраст. Жилая нерка, в которой процентное содержание ДГК было ниже, чем в смолтах, но выше, чем в морской нерке, возможно, претерпела изменение активности ферментативных систем, связанное только с взрослением рыб, поскольку её спектр питания существенно не менялся. Следует отметить, что и по литературным данным содержание ДГК в мышцах нерки, постоянно обитающей в озере, не имеющем выхода к морю, было ниже, чем таковое у нерки, пойманной непосредственно в море (Ozawa et al., 1993). Разница в абсолютном содержании ЭПК и ДГК в трёх группах нерки объясняется разной жирностью рыб, т.е. общим содержанием липидов. Теоретически если у жилой популяции нерки увеличится жирность, что, вероятно, может происходить в другие сезоны или в других озёрах, то её пищевая ценность может оказаться существенно выше измеренной нами. С другой стороны, исследованная рыба отбиралась в стандартный период лова, и, следовательно, полученные в работе данные отражают ЖК состав нерки, поступающей в продажу. По сравнению с другими видами лососевых рыб, исследованные популяции нерки обладали невысокой пищевой ценностью в отношении n-3 ПНЖК для человека (см. Глава 1.2.2, Таблица 1.6).

Таким образом, на основании жирнокислотного состава анадромной и жилой популяций нерки были обнаружены особенности спектров питания данных рыб. Специфические пищевые ЖК, а именно 20:1n-11, 20:1n-9, 22:1n-11, 22:1n-9, 20:4n-6 и 22:5n-6, присутствующие в значительных количествах в исследованных группах нерки, могут быть использованы для идентификации места вылова рыб. Пищевая ценность нерки для человека в отношении n-3 ПНЖК оказалась небольшой по сравнению с другими представителями лососеобразных. Из двух исследованных популяций нерки пищевая ценность анадромной популяции была несколько выше, чем жилой.

4.3. Спектры питания амфибионтных позвоночных на примере головастиков

С точки зрения трофических взаимодействий из всего разнообразия обитателей пресноводных экосистем головастики амфибий являются одним из наименее изученных звеньев трофической цепи (Petranka, Kennedy, 1999; Altig et al., 2007). Обитая в разнообразных пресноводных системах и являясь распространённым компонентом в экспериментальных мезокосмах, головастики количественно и качественно мало изучены с точки зрения их экологической роли. Многие распространённые виды лягушек (например, рода *Lithobates*) зачастую рассматриваются как консументы первого порядка, однако это чрезмерно упрощённая оценка. Наличие в желудочно-кишечном тракте головастиков большого количества неидентифицируемых частиц препятствовало адекватной оценке спектров питания этих животных с помощью классических биологических методов. В литературе имеются сведения о разнообразных пищевых предпочтениях лягушек и даже возможном хищничестве (Alford, 1999; Petranka, Kennedy, 1999; Schiesari et al., 2009). Роль земноводных в водных экосистемах может быть весьма значительной. Через трофические взаимодействия они оказывают влияние на функционирование экосистемы в целом и даже могут являться видами – эдификаторами (Wissinger et al., 1999; Davic, Welsh, 2004; Whiles et al., 2006; Regester et al., 2008).

В данной работе спектры питания головастиков изучались на примере трёх широко распространённых видов *Pseudacris crucifer* Wied-Neuwied, *Lithobates clamitans* Latrielle и *Lithobates catesbeianus* Shaw, обитавших в мелких, небольших прудах на юге штата Иллинойс (США). Пруды были условно обозначены буквами латинского алфавита А, В, F и G. Для исследования были собраны пробы мышечной ткани и содержимого кишечника головастиков, а также их потенциальных источников пищи: фитопланктона, перифитона, донных осадков, зоопланктона и водных насекомых.

В жирнокислотном составе фитопланктона всех прудов доминировали кислоты, встречающиеся в большинстве живых организмов, 18:1n-9 и 16:0 (Таблица 4.5-4.8). Характерными особенностями ЖК составов фитопланктона из пруда F было высокое содержание 16:2n-6, 16:3n-3 и 16:4n-3 (маркеров зелёных водорослей); из пруда G – высокое содержание 18:4n-3 (маркера динофитовых и криптофитовых водорослей); а из прудов А и F – высокое содержание 20:5n-3 (маркера диатомей). В перифитоне всех прудов доминировали 16:0, 18:3n-3 и 18:2n-6 (маркеры цианобактерий и зелёных водорослей) (Таблица 4.5-4.8). Дополнительно, в перифитоне прудов В и G обнаружено высокое содержание 16:3n-3 и 16:4n-3, а в перифитоне пруда А – 18:4n-3. Донные осадки из всех прудов были похожи по составу и содержанию ЖК: среднее содержание С16 и С18 ПНЖК и высокое содержание длинноцепочечных насыщенных ЖК (маркеров остатков высшей водной растительности). Среди всех исследованных пищевых источников в донных осадках было обнаружено самое большое содержание бактериальных ЖК (Таблица 4.5-4.8).

В составе водных насекомых в прудах встречались только представители рода *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae), за исключением пруда А, в котором единично были обнаружены личинки комаров (р. *Culex* и р. *Aedes*). Зоопланктон прудов F и G на 90-100% состоял из копепод (в основном, Cyclopoida), пруда В – на 80-90% из кладоцер р. *Daphnia*, а пруда А – на 70% из

клагоцер р. *Scapholeberis* и на 30% из копепод, других клагоцер и мелких личинок хирономид. В жирнокислотном составе всех проб насекомых и зоопланктона доминировали 16:0 и 18:1n-9 (Таблица 4.5-4.8). Дополнительно в зоопланктоне из пруда В было обнаружено высокое содержание 16:1n-7, а из пруда G – 22:6n-3, 18:0 и 20:5n-3. Насекомые из прудов А, В и F были богаты 20:5n-3 (Таблица 4.5-4.8).

Таблица 4.5.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в фитопланктоне, перифитоне, донных осадках, зоопланктоне, насекомых и содержимом кишечника головастиков *P. crucifer* из пруда А (число проб = 3).

ЖК	Фитопл.	Перифит.	Осадки	Зоопл.	Насекомые	<i>P. crucifer</i>
14:0	2.9 \pm 0.2	7.7 \pm 0.8	5.1 \pm 0.9	3.3 \pm 0.2	1.6 \pm 0.2	3.8 \pm 0.4
ai15:0	2.1 \pm 0.2	1.1 \pm 0.2	1.8 \pm 0.4	1.1 \pm 0.2	0.6 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1
15:0	2.1 \pm 0.4	1.3 \pm 0.7	1.1 \pm 0.1	2.3 \pm 0.4	2.0 \pm 0.1	2.2 \pm 0.1
16:0	10.9 \pm 0.6	13.9 \pm 0.9	16.3 \pm 2.4	13.0 \pm 0.9	11.1 \pm 0.7	17.6 \pm 0.6
16:1n-9	1.8 \pm 0.4	0.9 \pm 0.2	1.2 \pm 0.3	2.1 \pm 0.5	0.7 \pm 0.1	0.8 \pm 0.4
16:1n-7	3.9 \pm 0.4	5.2 \pm 0.3	7.5 \pm 0.3	6.2 \pm 2.7	3.7 \pm 0.3	6.8 \pm 0.5
ai17:0	0.4 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	1.0 \pm 0.0	0.9 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1
16:2n-6	0.2 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	1.2 \pm 0.3	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1
i17:0	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	0.5 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1
17:1n-8	0.2 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	1.5 \pm 0.0	0.8 \pm 0.1
16:3n-3	0.2 \pm 0.1	1.5 \pm 0.5	1.2 \pm 0.2	0.7 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.7 \pm 0.0
16:4n-3	0.1 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	н.о.	н.о.	0.5 \pm 0.1
18:0	6.6 \pm 0.8	2.6 \pm 0.1	5.2 \pm 0.5	6.5 \pm 0.3	10.5 \pm 0.4	7.4 \pm 0.5
18:1n-9	26.0 \pm 4.8	7.1 \pm 0.3	11.7 \pm 0.3	23.9 \pm 4.0	16.6 \pm 0.3	10.3 \pm 1.1
18:1n-7	5.1 \pm 0.9	3.1 \pm 0.4	6.3 \pm 0.2	5.7 \pm 1.0	4.5 \pm 0.3	5.2 \pm 0.7
18:2n-6	4.0 \pm 0.2	9.0 \pm 0.3	6.2 \pm 0.7	6.7 \pm 1.4	5.9 \pm 0.3	6.1 \pm 0.1
18:3n-3	6.3 \pm 2.2	19.6 \pm 2.4	4.1 \pm 0.7	3.8 \pm 0.0	6.1 \pm 0.1	6.2 \pm 1.4
18:4n-3	4.2 \pm 1.6	7.6 \pm 1.1	0.6 \pm 0.2	1.6 \pm 0.1	1.5 \pm 0.1	1.0 \pm 0.3
20:0	0.4 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	1.6 \pm 0.2	0.7 \pm 0.1	1.2 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1
20:1n-9	0.8 \pm 0.2	0.6 \pm 0.2	0.6 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.5 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1
20:2n-6	0.3 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1	0.8 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	0.5 \pm 0.0	0.5 \pm 0.0
20:4n-6	1.0 \pm 0.3	1.6 \pm 0.2	2.3 \pm 0.3	1.2 \pm 0.1	3.9 \pm 0.0	4.8 \pm 0.3
20:4n-3	0.9 \pm 0.4	0.2 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	1.2 \pm 0.0	0.8 \pm 0.2
20:5n-3	5.0 \pm 1.6	2.3 \pm 0.3	2.5 \pm 0.4	3.0 \pm 0.2	11.0 \pm 0.3	6.2 \pm 0.7
22:0	0.4 \pm 0.1	0.8 \pm 0.3	2.2 \pm 0.3	0.8 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1
22:5n-6	0.5 \pm 0.3	0.1 \pm 0.0	0.7 \pm 0.1	0.9 \pm 0.2	0.4 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1
22:5n-3	н.о.	н.о.	0.8 \pm 0.2	н.о.	0.5 \pm 0.1	1.9 \pm 0.2
24:0	0.2 \pm 0.0	1.0 \pm 0.3	3.3 \pm 0.5	0.5 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1
22:6n-3	1.8 \pm 0.5	0.3 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	1.6 \pm 0.1
26:0	н.о.	0.3 \pm 0.2	1.7 \pm 0.4	н.о.	н.о.	н.о.

н.о. – не обнаружено

Таблица 4.6.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в фитопланктоне, перифитоне, донных осадках, зоопланктоне, насекомых и содержимом кишечника головастика *L. clमितans* из пруда В (число проб = 3).

ЖК	Фитопл.	Перифит.	Осадки	Зоопл.	Насекомые	<i>L. clमितans</i>
14:0	2.6 \pm 0.4	4.5 \pm 0.5	4.2 \pm 0.5	1.5 \pm 0.1	2.1 \pm 0.2	3.1 \pm 0.3
ai15:0	0.8 \pm 0.1	0.7 \pm 0.3	1.3 \pm 0.1	1.3 \pm 0.2	0.6 \pm 0.0	1.3 \pm 0.1
15:0	1.0 \pm 0.2	0.8 \pm 0.2	2.2 \pm 0.3	1.2 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	2.2 \pm 0.1
16:0	17.0 \pm 4.0	16.9 \pm 0.9	12.9 \pm 0.7	12.3 \pm 0.2	13.4 \pm 1.1	15.1 \pm 0.9
16:1n-9	2.0 \pm 0.2	0.9 \pm 0.0	1.4 \pm 0.3	1.0 \pm 0.6	2.0 \pm 0.1	0.7 \pm 0.5
16:1n-7	4.3 \pm 0.5	6.2 \pm 0.5	5.8 \pm 0.7	16.2 \pm 0.6	7.9 \pm 1.0	9.6 \pm 0.4
ai17:0	0.3 \pm 0.0	0.5 \pm 0.1	1.7 \pm 0.4	1.2 \pm 0.1	1.4 \pm 0.2	2.2 \pm 0.2
16:2n-6	н.о.	1.8 \pm 0.3	3.1 \pm 0.9	0.1 \pm 0.0	н.о.	1.2 \pm 0.2
i17:0	0.3 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	1.2 \pm 0.1	1.3 \pm 0.2	1.1 \pm 0.2
17:1n-8	н.о.	0.6 \pm 0.2	1.1 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	0.9 \pm 0.0
16:3n-3	н.о.	3.8 \pm 0.8	6.0 \pm 1.6	0.2 \pm 0.0	н.о.	2.4 \pm 0.6
16:4n-3	н.о.	7.4 \pm 2.2	0.3 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1	н.о.	н.о.
18:0	13.6 \pm 2.7	1.9 \pm 0.5	3.8 \pm 0.8	7.2 \pm 0.5	12.1 \pm 1.9	6.2 \pm 0.2
18:1n-9	38.7 \pm 5.5	9.2 \pm 2.2	7.5 \pm 0.8	9.8 \pm 1.0	22.3 \pm 2.0	6.3 \pm 0.5
18:1n-7	1.8 \pm 0.1	2.6 \pm 0.6	3.7 \pm 0.4	8.1 \pm 0.3	4.1 \pm 0.4	6.9 \pm 0.7
18:2n-6	4.6 \pm 1.5	7.7 \pm 0.3	10.7 \pm 1.5	4.6 \pm 0.2	4.8 \pm 0.3	8.5 \pm 0.6
18:3n-3	2.4 \pm 0.4	20.0 \pm 1.2	5.6 \pm 0.8	4.8 \pm 0.3	3.1 \pm 0.7	4.4 \pm 0.4
18:4n-3	1.9 \pm 0.5	1.7 \pm 0.7	0.2 \pm 0.0	2.1 \pm 0.3	1.0 \pm 0.3	0.3 \pm 0.0
20:0	0.7 \pm 0.3	0.3 \pm 0.1	2.2 \pm 0.6	0.9 \pm 0.1	1.7 \pm 0.3	0.9 \pm 0.1
20:1n-9	0.3 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1
20:2n-6	н.о.	0.3 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.1 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1
20:4n-6	н.о.	1.8 \pm 0.3	2.1 \pm 0.2	2.2 \pm 0.1	1.6 \pm 0.2	5.1 \pm 0.5
20:4n-3	0.1 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.8 \pm 0.1	1.2 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1
20:5n-3	1.3 \pm 0.1	2.2 \pm 0.2	1.5 \pm 0.1	5.9 \pm 0.2	7.5 \pm 1.0	3.6 \pm 0.6
22:0	0.5 \pm 0.3	0.7 \pm 0.2	2.5 \pm 0.8	1.0 \pm 0.1	0.7 \pm 0.0	0.7 \pm 0.2
22:5n-6	н.о.	н.о.	1.8 \pm 0.2	0.2 \pm 0.0	н.о.	1.2 \pm 0.2
22:5n-3	н.о.	н.о.	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	н.о.	1.6 \pm 0.2
24:0	0.5 \pm 0.3	0.8 \pm 0.2	4.5 \pm 1.0	0.8 \pm 0.1	н.о.	0.7 \pm 0.1
22:6n-3	0.2 \pm 0.2	0.1 \pm 0.0	0.8 \pm 0.1	2.6 \pm 0.5	2.4 \pm 0.5	1.3 \pm 0.0
26:0	н.о.	0.2 \pm 0.1	2.7 \pm 0.7	н.о.	н.о.	н.о.

н.о. – не обнаружено

Таблица 4.7.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в фитопланктоне, перифитоне, донных осадках, зоопланктоне, насекомых и содержимом кишечника головастика *L. catesbeianus* и *L. clamitans* из пруда F (число проб = 3).

ЖК	Фитопл.	Перифит.	Осадки	Зоопл.	Насекомые	<i>L. catesbeianus</i>	<i>L. clamitans</i>
14:0	3.7 \pm 0.6	4.3 \pm 0.6	4.7 \pm 0.2	2.5 \pm 0.1	1.9 \pm 0.2	4.7 \pm 0.5	3.0 \pm 0.4
ai15:0	0.7 \pm 0.1	1.3 \pm 0.3	1.3 \pm 0.3	0.5 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	1.3 \pm 0.2	0.9 \pm 0.2
15:0	4.1 \pm 0.5	2.9 \pm 1.5	3.2 \pm 0.6	1.6 \pm 0.1	4.9 \pm 0.7	4.2 \pm 0.2	3.4 \pm 0.3
16:0	12.0 \pm 0.1	16.3 \pm 1.7	14.4 \pm 0.6	16.3 \pm 0.6	14.3 \pm 1.3	18.3 \pm 0.4	18.1 \pm 1.5
16:1n-9	1.8 \pm 0.2	1.6 \pm 0.4	1.6 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.7 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2
16:1n-7	4.6 \pm 0.3	4.9 \pm 0.6	9.4 \pm 0.7	3.6 \pm 1.0	2.7 \pm 0.4	8.6 \pm 1.3	5.6 \pm 1.1
ai17:0	1.1 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	1.1 \pm 0.4	1.8 \pm 0.1
16:2n-6	1.9 \pm 0.2	1.7 \pm 0.4	1.3 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	н.о.	0.6 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2
i17:0	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.5 \pm 0.0	0.5 \pm 0.2	0.7 \pm 0.1
17:1n-8	1.7 \pm 0.3	1.0 \pm 0.3	1.2 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1	2.7 \pm 0.2	1.8 \pm 0.1	1.1 \pm 0.2
16:3n-3	5.1 \pm 1.0	2.3 \pm 0.7	2.8 \pm 0.3	0.5 \pm 0.2	н.о.	1.7 \pm 0.5	1.0 \pm 0.3
16:4n-3	3.3 \pm 0.7	3.9 \pm 2.0	2.1 \pm 0.4	0.7 \pm 0.3	0.1 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	0.2 \pm 0.2
18:0	4.3 \pm 0.2	2.6 \pm 0.6	3.1 \pm 0.2	9.5 \pm 0.9	7.9 \pm 0.4	8.0 \pm 0.6	6.6 \pm 0.6
18:1n-9	17.1 \pm 1.7	10.9 \pm 1.1	8.9 \pm 0.2	28.6 \pm 3.0	16.5 \pm 1.8	12.4 \pm 0.7	6.7 \pm 0.1
18:1n-7	1.9 \pm 0.4	3.0 \pm 0.5	5.3 \pm 0.6	2.6 \pm 0.3	2.7 \pm 0.2	6.4 \pm 0.4	4.8 \pm 0.5
18:2n-6	6.5 \pm 0.2	11.5 \pm 3.3	5.8 \pm 0.3	7.9 \pm 1.6	6.5 \pm 0.3	4.9 \pm 1.0	7.5 \pm 0.8
18:3n-3	6.8 \pm 0.3	9.6 \pm 3.2	5.6 \pm 0.8	2.8 \pm 0.9	6.4 \pm 0.5	2.8 \pm 0.5	8.1 \pm 2.3
18:4n-3	1.6 \pm 0.5	1.2 \pm 0.2	0.8 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	1.2 \pm 0.3	0.3 \pm 0.0	0.7 \pm 0.0
20:0	0.2 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1	1.4 \pm 0.2	0.8 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.7 \pm 0.0
20:1n-9	0.1 \pm 0.0	0.4 \pm 0.2	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0
20:2n-6	0.5 \pm 0.2	0.8 \pm 0.3	0.4 \pm 0.1	0.5 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1
20:4n-6	2.0 \pm 0.5	2.4 \pm 0.4	2.0 \pm 0.3	1.4 \pm 0.4	4.8 \pm 0.4	2.5 \pm 0.6	5.4 \pm 0.4
20:4n-3	0.4 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.5 \pm 0.1
20:5n-3	3.6 \pm 0.9	2.6 \pm 0.9	2.2 \pm 0.4	2.1 \pm 0.9	10.5 \pm 1.2	1.5 \pm 0.2	4.0 \pm 0.2
22:0	0.2 \pm 0.0	0.6 \pm 0.2	1.9 \pm 0.2	1.4 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1
22:5n-6	1.1 \pm 0.3	0.6 \pm 0.3	0.9 \pm 0.2	0.5 \pm 0.3	0.4 \pm 0.1	0.7 \pm 0.2	1.3 \pm 0.2
22:5n-3	н.о.	н.о.	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	2.0 \pm 0.3
24:0	0.1 \pm 0.1	1.7 \pm 0.9	2.8 \pm 0.5	1.8 \pm 0.4	0.1 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1	0.7 \pm 0.2
22:6n-3	2.1 \pm 0.8	0.7 \pm 0.6	1.5 \pm 0.3	2.3 \pm 1.1	1.2 \pm 0.3	0.8 \pm 0.2	2.1 \pm 0.2
26:0	н.о.	0.4 \pm 0.3	1.8 \pm 0.6	0.8 \pm 0.1	н.о.	н.о.	н.о.

н.о. – не обнаружено

Таблица 4.8.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в фитопланктоне, перифитоне, донных осадках, зоопланктоне, насекомых и содержимом кишечника головастиков *L. clamitans* и *P. crucifer* из пруда G (число проб = 3).

ЖК	Фитопл.	Перифит.	Осадки	Зоопл.	Насекомые	<i>L.clamitans</i>	<i>P.crucifer</i>
14:0	4.7 \pm 0.1	4.6 \pm 0.4	5.1 \pm 0.4	2.1 \pm 0.1	3.3 \pm 0.7	3.7 \pm 0.5	2.8 \pm 0.3
ai15:0	1.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.1	1.6 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1	1.7 \pm 0.2
15:0	1.2 \pm 0.1	0.8 \pm 0.0	1.3 \pm 0.0	1.2 \pm 0.1	1.2 \pm 0.1	2.1 \pm 0.2	1.6 \pm 0.1
16:0	15.5 \pm 0.9	19.5 \pm 0.3	16.0 \pm 0.9	15.4 \pm 0.2	18.7 \pm 2.0	16.9 \pm 0.4	18.6 \pm 1.1
16:1n-9	1.3 \pm 0.2	1.2 \pm 0.2	1.4 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	1.7 \pm 0.5	1.0 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1
16:1n-7	3.5 \pm 0.5	4.8 \pm 0.4	5.7 \pm 0.1	4.3 \pm 0.6	4.9 \pm 1.9	4.3 \pm 0.3	5.7 \pm 0.1
ai17:0	0.4 \pm 0.0	0.5 \pm 0.0	0.8 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	2.0 \pm 0.2
16:2n-6	0.1 \pm 0.0	1.1 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	н.о.	0.2 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0
i17:0	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1
17:1n-8	0.1 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1
16:3n-3	0.2 \pm 0.1	3.2 \pm 0.2	1.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	н.о.	1.0 \pm 0.0	0.9 \pm 0.1
16:4n-3	0.4 \pm 0.1	3.7 \pm 0.3	0.9 \pm 0.4	0.2 \pm 0.1	н.о.	0.7 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1
18:0	8.4 \pm 0.8	2.3 \pm 0.1	5.6 \pm 0.4	11.5 \pm 0.7	13.7 \pm 2.5	9.4 \pm 0.5	8.7 \pm 0.4
18:1n-9	29.9 \pm 1.2	8.3 \pm 0.5	13.5 \pm 0.4	5.8 \pm 0.6	38.4 \pm 5.7	9.0 \pm 0.3	10.8 \pm 0.1
18:1n-7	1.5 \pm 0.1	2.4 \pm 0.1	4.5 \pm 0.3	2.0 \pm 0.4	3.0 \pm 0.8	4.1 \pm 0.2	4.4 \pm 0.4
18:2n-6	5.0 \pm 0.2	9.6 \pm 0.4	6.8 \pm 0.4	2.1 \pm 0.2	4.6 \pm 1.4	6.0 \pm 0.4	4.8 \pm 0.2
18:3n-3	3.0 \pm 0.4	18.5 \pm 1.1	5.4 \pm 0.4	3.7 \pm 0.3	0.8 \pm 0.4	4.6 \pm 0.3	5.2 \pm 0.7
18:4n-3	6.3 \pm 0.2	2.8 \pm 0.2	1.0 \pm 0.1	1.6 \pm 0.3	0.1 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	0.6 \pm 0.0
20:0	0.5 \pm 0.1	1.2 \pm 0.3	1.7 \pm 0.2	0.5 \pm 0.0	1.4 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	0.7 \pm 0.0
20:1n-9	0.4 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0
20:2n-6	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	н.о.	0.4 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0
20:4n-6	0.6 \pm 0.1	1.0 \pm 0.2	2.6 \pm 0.2	2.1 \pm 0.2	0.3 \pm 0.3	5.1 \pm 0.4	5.7 \pm 0.6
20:4n-3	0.3 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1	1.7 \pm 0.1	н.о.	1.1 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1
20:5n-3	2.3 \pm 0.4	0.9 \pm 0.3	2.7 \pm 0.1	7.8 \pm 0.3	1.6 \pm 1.1	3.6 \pm 0.4	4.7 \pm 0.5
22:0	0.5 \pm 0.1	1.3 \pm 0.4	2.4 \pm 0.2	0.7 \pm 0.1	0.7 \pm 0.4	1.1 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1
22:5n-6	0.8 \pm 0.0	н.о.	0.2 \pm 0.2	1.2 \pm 0.1	н.о.	1.4 \pm 0.1	1.1 \pm 0.2
22:5n-3	н.о.	н.о.	0.3 \pm 0.0	0.9 \pm 0.0	н.о.	1.6 \pm 0.1	1.5 \pm 0.2
24:0	0.3 \pm 0.1	1.9 \pm 0.5	4.5 \pm 0.1	1.6 \pm 0.3	н.о.	1.0 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0
22:6n-3	2.2 \pm 0.2	н.о.	2.2 \pm 0.2	24.7 \pm 2.3	0.3 \pm 0.4	5.6 \pm 0.8	2.4 \pm 0.4
26:0	н.о.	0.9 \pm 0.3	1.6 \pm 0.3	н.о.	н.о.	н.о.	н.о.

н.о. – не обнаружено

В содержимом кишечника у *L. catesbeianus* из пруда F было обнаружено относительно высокое содержание ai15:0, 17:1n-8, 16:3n-3, 16:4n-3 и 18:1n-9. Поскольку данные ЖК доминировали в пробах фитопланктона и донных осадков, то, очевидно, головастики *L. catesbeianus* из пруда F потребляли эти пищевые объекты (Таблица 4.7). В содержимом кишечника другого вида

головастиков из этого пруда, *L. clamitans* было обнаружено повышенное содержание 18:2n-6, 18:3n-3, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3, указывающее на потребление перифитона и насекомых. Напротив, этот же вид головастиков из пруда В, вероятно, не питался перифитоном, поскольку содержание 18:3n-3, 16:4n-3 и 16:3n-3, доминирующих в перифитоне, в кишечниках головастиков было низким, сходным с таковым в донных осадках (Таблица 4.6). С другой стороны, на основании более высокого содержания 16:1n-7, 20:4n-6 и 20:5n-3 в содержимом их кишечников, чем в пробах фитопланктона, перифитона и донных осадков, можно заключить, что основу рациона *L. clamitans* из пруда В составляли насекомые и зоопланктон. Третья популяция *L. clamitans* из пруда Г, очевидно, питалась зоопланктоном, поскольку в содержимом их кишечников и зоопланктоне из пруда обнаружено высокое содержание 22:6n-3 (Таблица 4.8).

Напротив, в содержимом кишечников другого вида головастиков – *P. crucifer* из этого же пруда содержание ДГК было низким. Содержание 20:4n-6 в кишечниках обоих видов было значительно выше, чем в исследованных источниках пищи (Таблица 4.8). Вероятно, в питании головастиков *L. clamitans* и *P. crucifer* из пруда Г присутствовали и другие источники пищи, скорее всего наземного происхождения, например, насекомые. Исходя из доли С16 и С18 ПНЖК в содержимом кишечников *L. clamitans* и *P. crucifer* в их рацион также входили донные осадки. Согласно процентному содержанию 20:5n-3, 20:4n-6, 20:4n-3, 17:1n-8, 16:3n-3 и 16:4n-3 в кишечниках *P. crucifer* из пруда А эти головастики потребляли насекомых, перифитон и/или донные осадки.

В жирнокислотном составе мышечной ткани всех трёх видов головастиков доминировали 16:0, 18:1n-9, 18:2n-6, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 (Таблица 4.9). Однако, исследованные виды имели специфические особенности ЖК составов. Процентное содержание С20 и С22 ПНЖК семейства n-6 в *L. catesbeianus* было значительно выше, чем в остальных видах. *P. crucifer* отличались более высоким содержанием 18:1n-9. Головастики *L. clamitans* из

трёх местообитаний значительно различались по содержанию 12:0, 14:0, ai15:0, 15:0, 16:1n-7 и некоторых C20 и C22 ПНЖК (Таблица 4.9).

Таблица 4.9.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в мышечной ткани головастиков *L. clamitans*, *L. catesbeianus*, *P. crucifer*, обитающих в прудах А, В, F и G (число проб = 3).

ЖК	<i>L. clamitans</i>			<i>L. catesbeianus</i>	<i>P. crucifer</i>	
	пруд В	пруд F	пруд G	пруд F	пруд А	пруд G
12:0	0.3 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1
14:0	1.7 \pm 0.0	2.1 \pm 0.3	0.9 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	1.6 \pm 0.2	1.5 \pm 0.3
ai15:0	0.6 \pm 0.0	0.9 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.7 \pm 0.0	1.0 \pm 0.2
i15:0	0.6 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1
15:0	1.5 \pm 0.0	3.1 \pm 0.5	1.2 \pm 0.1	1.9 \pm 0.3	2.4 \pm 0.1	1.5 \pm 0.2
i16:0	0.3 \pm 0.0	0.3 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1
16:0	20.1 \pm 1.5	22.5 \pm 3.3	23.3 \pm 1.3	18.6 \pm 0.6	21.0 \pm 2.0	19.5 \pm 2.3
16:1n-9	0.9 \pm 0.2	1.1 \pm 0.0	0.9 \pm 0.3	1.1 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	1.1 \pm 0.3
16:1n-7	6.4 \pm 0.2	4.8 \pm 0.4	4.0 \pm 0.7	3.9 \pm 0.4	6.0 \pm 0.1	3.3 \pm 1.2
16:1n-6	0.3 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	2.3 \pm 1.8
ai17:0	1.2 \pm 0.0	1.1 \pm 0.2	1.2 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	1.3 \pm 0.2	1.8 \pm 0.3
i17:0	0.8 \pm 0.3	0.7 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2	0.4 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	0.7 \pm 0.2
17:0	1.6 \pm 0.1	3.1 \pm 0.7	2.0 \pm 0.1	2.6 \pm 0.1	2.6 \pm 0.4	2.0 \pm 0.2
17:1n-8	1.0 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	1.4 \pm 0.2	0.9 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1
18:0	6.0 \pm 0.8	7.1 \pm 1.5	8.1 \pm 0.3	8.0 \pm 0.3	7.2 \pm 1.6	7.3 \pm 0.2
18:1n-9	10.2 \pm 0.5	10.6 \pm 0.9	8.9 \pm 0.8	9.3 \pm 0.7	12.4 \pm 0.5	13.3 \pm 1.4
18:1n-7	6.9 \pm 0.2	5.9 \pm 0.5	6.1 \pm 0.5	5.4 \pm 0.3	6.5 \pm 0.7	5.4 \pm 0.7
18:2n-x*	0.4 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1
18:2n-6	7.1 \pm 0.1	6.9 \pm 0.9	5.8 \pm 0.5	5.6 \pm 0.2	5.0 \pm 0.1	4.9 \pm 0.3
18:3n-3	3.1 \pm 0.3	4.2 \pm 1.1	2.7 \pm 0.4	2.1 \pm 0.1	3.8 \pm 0.5	3.6 \pm 0.3
18:4n-3	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1
20:0	0.2 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0
20:2n-6	0.5 \pm 0.0	0.7 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1
20:3n-6	0.8 \pm 0.0	0.8 \pm 0.2	0.9 \pm 0.1	1.2 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.9 \pm 0.0
20:4n-6	6.0 \pm 0.0	4.9 \pm 0.6	6.4 \pm 0.5	8.9 \pm 0.3	4.6 \pm 0.6	6.1 \pm 0.5
20:3n-3	0.3 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.1 \pm 0.6	0.2 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1
20:4n-3	1.3 \pm 0.2	1.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.2	1.7 \pm 0.2	1.1 \pm 0.3	1.3 \pm 0.1
20:5n-3	7.2 \pm 0.5	5.0 \pm 1.4	5.8 \pm 0.2	6.1 \pm 0.1	7.8 \pm 2.1	5.5 \pm 0.3
22:0	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1
22:4n-6	0.5 \pm 0.1	0.4 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.2
22:5n-6	1.0 \pm 0.2	1.1 \pm 0.6	2.8 \pm 0.3	2.7 \pm 0.2	0.9 \pm 0.3	2.4 \pm 0.3
22:5n-3	3.5 \pm 0.3	2.8 \pm 1.0	2.2 \pm 0.2	3.9 \pm 0.1	2.5 \pm 0.6	2.5 \pm 0.2
24:0	0.1 \pm 0.0	0.3 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.1	0.3 \pm 0.2
22:6n-3	5.0 \pm 0.7	2.6 \pm 0.9	9.9 \pm 1.7	7.1 \pm 0.7	3.5 \pm 1.2	4.5 \pm 0.6

* положение двойных связей не определено.

Для обнаружения сходства между одинаковыми пищевыми источниками из 4 прудов был проведён кластерный анализ процентного содержания количественно значимых ЖК в исследованных пробах фитопланктона, перифитона, донных осадков, зоопланктона и насекомых (Рисунок 4.6). Пробы фитопланктона из прудов F и G образовали отдельный кластер (Рисунок 4.6 а). Вариабельность фитопланктона из прудов А и В была выше, чем из прудов F и G. Донные осадки из пруда G образовали отдельный кластер (Рисунок 4.6 б). Хорошо заметна тенденция к образованию отдельного кластера пробами донных осадков из пруда В, однако их вариабельность была выше, чем у проб из пруда G. Донные осадки из прудов А и F имеют сходство ЖК составов между собой и с донными осадками из пруда G, но отличаются от таковых из пруда В (Рисунок 4.6 б). Пробы зоопланктона из прудов G и В образовали отдельные кластеры, в то время как зоопланктон из прудов А и F демонстрировал большую вариабельность ЖК составов (Рисунок 4.6 в). Пробы насекомых из пруда А объединились в один кластер (Рисунок 4.6 г). Тенденция к образованию отдельного кластера заметна у насекомых из пруда G, однако их вариабельность была выше, чем у насекомых из пруда А. Насекомые из прудов В и F похожи по ЖК составу между собой и с насекомыми из пруда А (Рисунок 4.6 г). Пробы перифитона из прудов G и А сформировали отдельные кластеры, в то время как перифитон из прудов В и F имел более высокую вариабельность ЖК составов (Рисунок 4.6 д).

Для выявления сходства между содержимым кишечника всех видов головастиков из разных прудов, а также между потенциальными источниками пищи головастиков и содержимым их кишечника был проведён кластерный анализ процентного содержания 62 маркерных и количественно значимых ЖК в соответствующих пробах (Рисунок 4.7). Пробы содержимого кишечника *L. clamitans* из прудов В и G образовали отдельные кластеры. Дополнительно, отдельные кластеры образовали две из трёх проб *L. clamitans* и *L. catesbeianus* из пруда F (Рисунок 4.7 а).

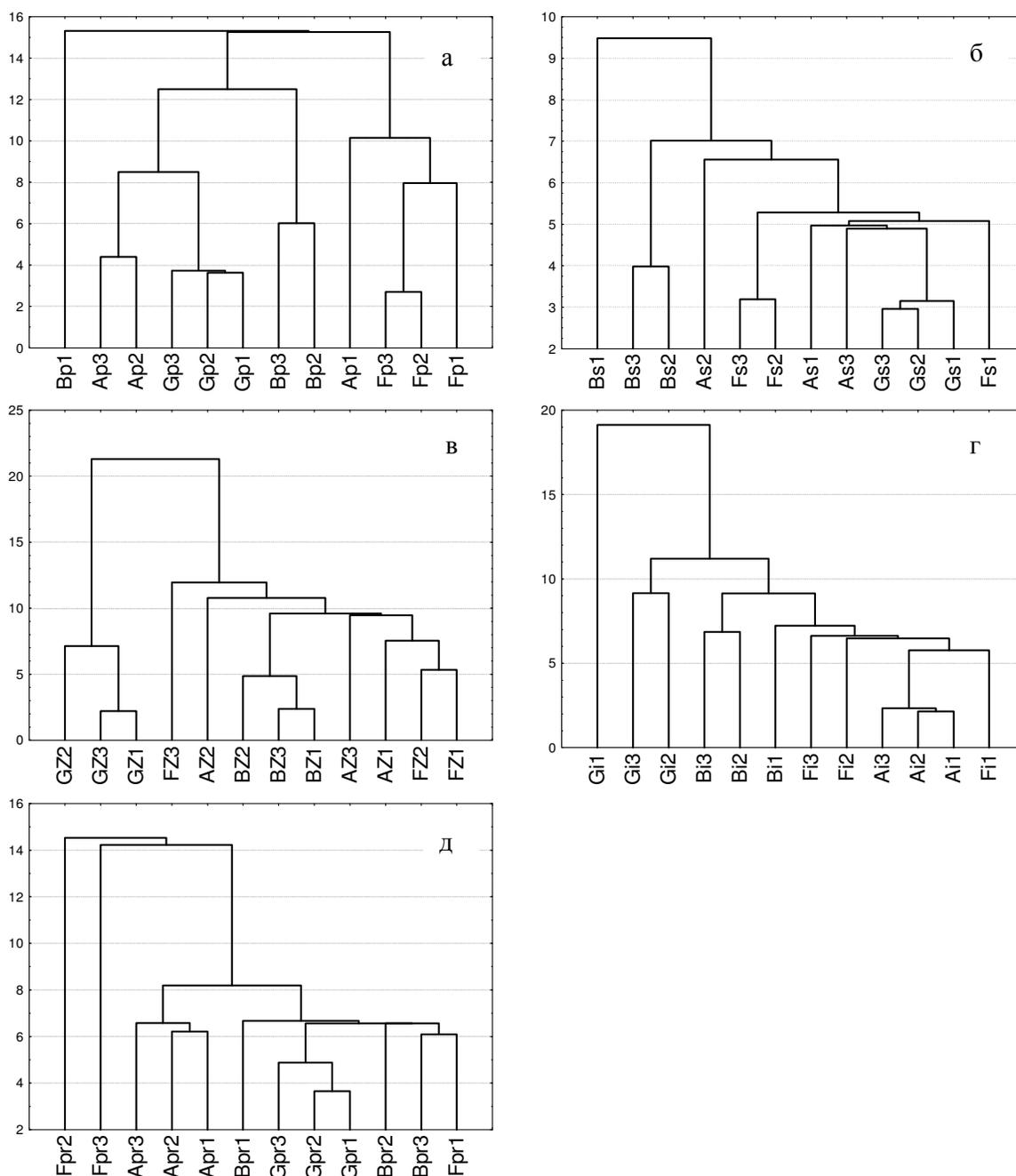


Рисунок 4.6. Дендрограмма кластерного анализа жирнокислотного состава (% от общих ЖК) пищевых источников головастиков: (а) фитопланктон, (б) донные осадки, (в) зоопланктона, (г) водные насекомые, (д) перифитон. По оси ординат – евклидово расстояние. В названии проб первая буква (А, В, F, G) – пруд, вторая буква – название пищевого источника (р-фитопланктон, s-донные осадки, z- зоопланктон, i – насекомые, pr- перифитон), номера повторностей обозначены цифрами (1, 2, 3).

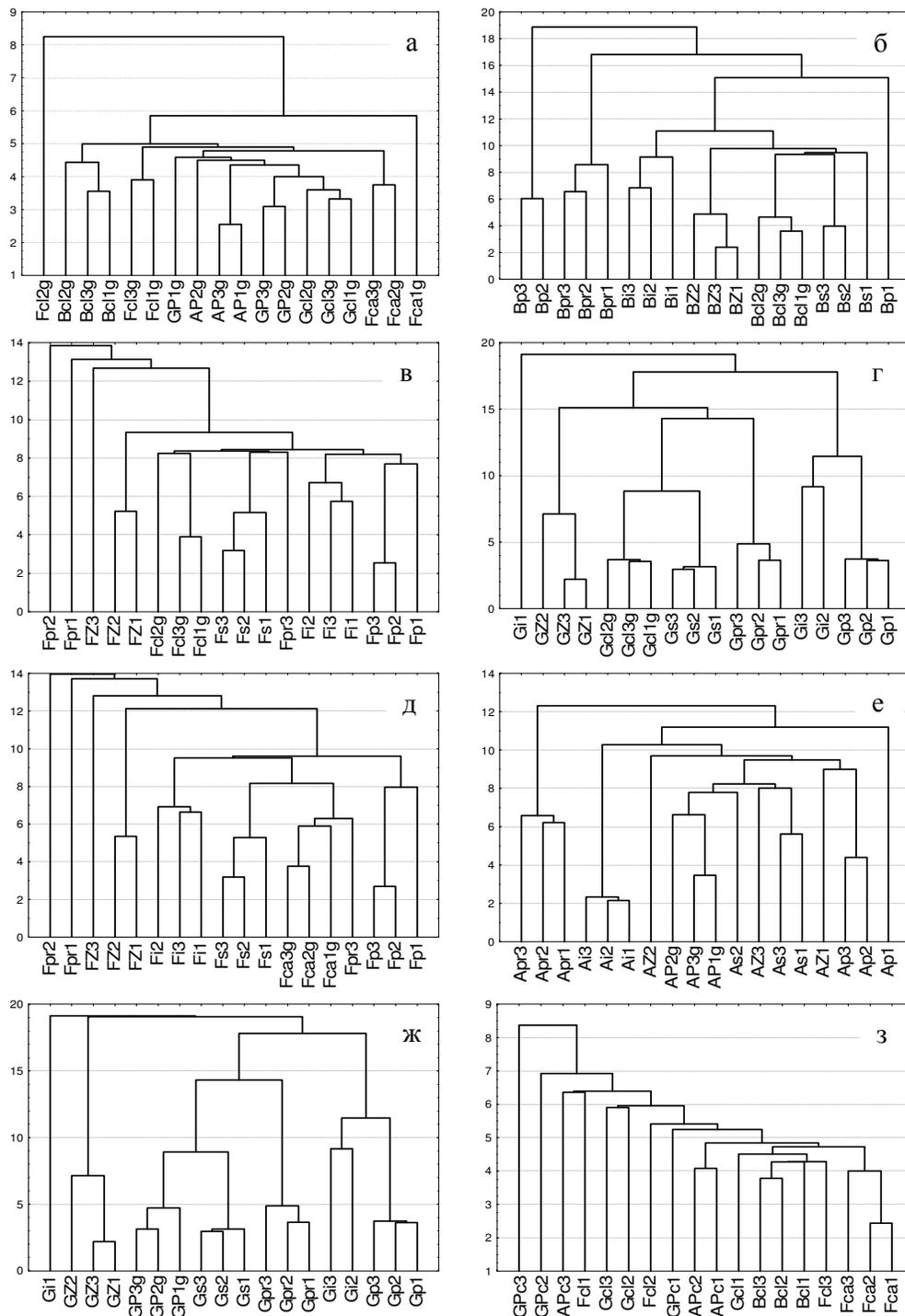


Рисунок 4.7. Дендрограмма кластерного анализа жирнокислотного состава (% от общих ЖК) содержимого кишечника головастиков: все виды из всех прудов (а); *L. clamitans*, пруд В (б); *L. clamitans*, пруд F (в); *L. clamitans*, пруд G (г); *L. catesbeianus*, пруд F (д); *P. crucifer*, пруд А (е); *P. crucifer*, пруд G (ж) и мышечная ткань всех видов из всех прудов (з). По оси ординат – Евклидово расстояние. В названии проб первая буква (А, В, F, G) – пруд, вторая буква – название пищевого источника (р – фитопланктон, s – донные осадки, z – зоопланктон, i – насекомые, pr – перифитон) или видовое название головастиков (cl – *L. clamitans*, ca – *L. catesbeianus*, P – *P. crucifer*), g – содержимое кишечника, номера повторностей обозначены цифрами (1, 2, 3).

Пробы содержимого кишечника *P. crucifer* из прудов А и Г сформировали два подкластера (Рисунок 4.7 а). Содержимое кишечника *L. clamitans*, зоопланктон и донные осадки из пруда В объединились в отдельный кластер (Рисунок 4.7 б). Пробы содержимого кишечника этого же вида головастиков, но из пруда F образовали совместный кластер с пробами донных осадков, одной пробой перифитона, а также с пробами насекомых и фитопланктона, но не с зоопланктоном, как в случае с этим видом из пруда В (Рисунок 4.7 в). В пруду G было обнаружено сходство ЖК составов содержимого кишечника *L. clamitans*, донных осадков, зоопланктона и перифитона, что привело к образованию отдельного кластера этими пробами (Рисунок 4.7 г). Содержимое кишечника *L. catesbeianus*, донные осадки, насекомые, фитопланктон и одна проба перифитона из пруда F образовали отдельный кластер (Рисунок 4.7 д). Пробы содержимого кишечника *P. crucifer* из пруда А образовали совместный кластер с пробами донных осадков и одной пробой зоопланктона (Рисунок 4.7 е). Пробы содержимого кишечника этого же вида головастиков из пруда G объединились в один кластер с донными осадками и перифитоном (Рисунок 4.7 ж).

Пробы мышечной ткани *L. catesbeianus* из пруда F сформировали отдельный кластер, продемонстрировав отличие ЖК состава данного вида от остальных головастиков (Рисунок 4.7 з). Все пробы мышечной ткани *L. clamitans* из пруда В, а также по одной пробе этого вида головастиков из прудов F и G объединились в кластер (Рисунок 4.7 з). ЖК состав остальных проб *L. clamitans* из прудов F и G, а также всех проб мышечной ткани *P. crucifer* был более вариабельный, что не позволило этим пробам сформировать кластеры (Рисунок 4.7 з).

Для выделения из всего ЖК состава головастиков кислот, которые синтезировались этими животными *de novo* или происходили из одного источника, был составлен корреляционный граф процентного содержания ЖК в мышечной ткани головастиков *L. clamitans* (Рисунок 4.8). В корреляционном графе можно выделить три отдельные группы кислот. Первая группа была

представлена ЖК-маркерами бактерий и детрита высших водных растений (разветвлённые ЖК с нечётным количеством атомов углерода и длинноцепочечные насыщенные ЖК, соответственно) (Рисунок 4.8 а).

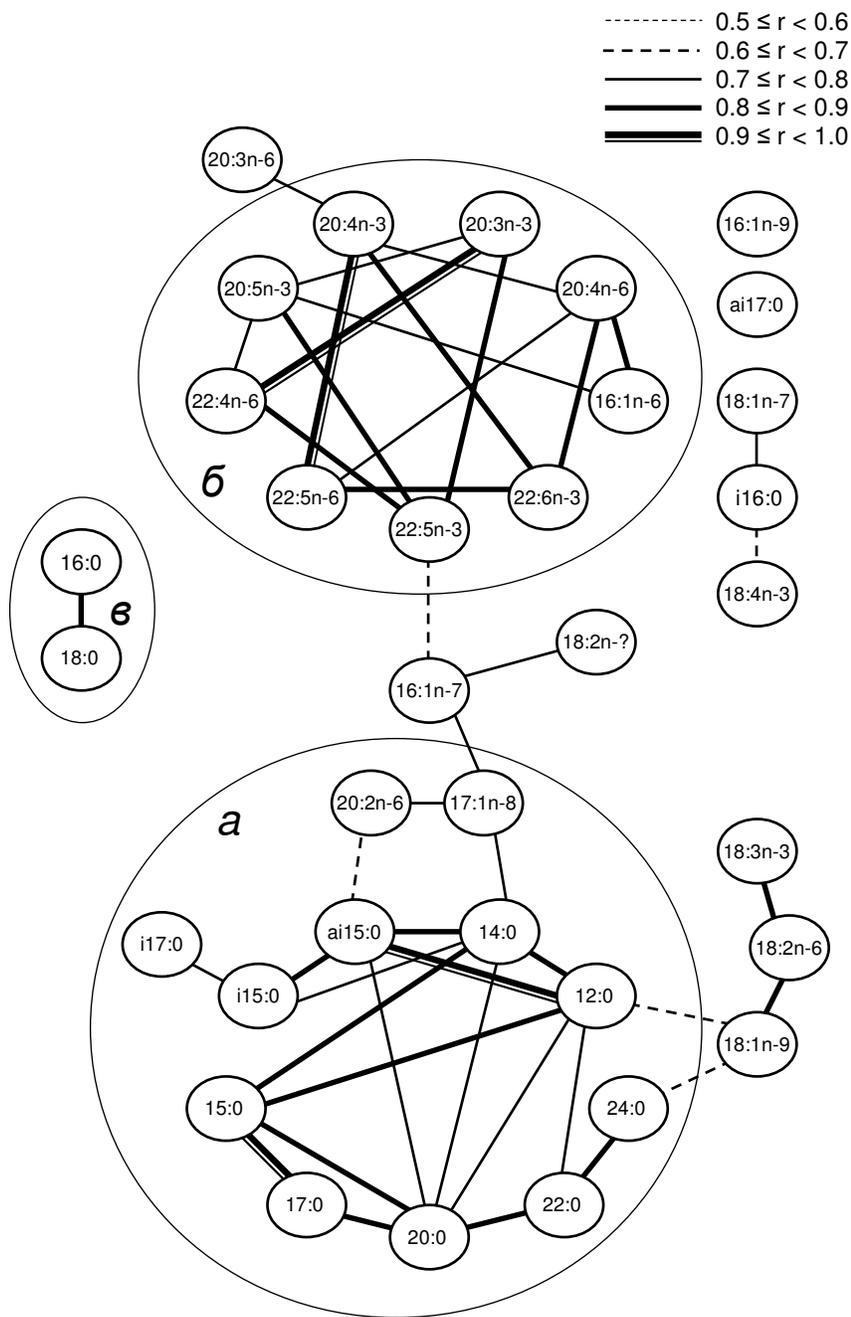


Рисунок 4.8. Корреляционный граф процентного содержания ЖК в мышечной ткани *L. clamitans* из прудов В, F и G. Линии, соединяющие ЖК отражают значения коэффициентов корреляции (r) между этими ЖК.

Вторая группа состояла из маркерных кислот планктона (ПНЖК семейства n-3 и n-6) (Рисунок 4.8 б). Третья группа была сформирована двумя ЖК 16:0 и 18:0 (Рисунок 4.8 в), которые, очевидно, являются результатом собственного синтеза головастика. Как мы видим, *de novo* биосинтез ЖК у головастика не был разнообразным. Это не удивительно, поскольку в период активного роста энергия животного в большей степени расходуется на рост и развитие, а потреблённые с пищей ЖК метаболизируются в исходном виде.

ЖК состав содержимого кишечника всех видов головастика из всех прудов имел много общего с ЖК составом донных осадков: сходное содержание С16 и С18 МНЖК, ПНЖК и разветвлённых ЖК с нечётным количеством атомов углерода. Хотя содержание длинноцепочечных насыщенных ЖК в донных осадках было существенно выше, чем в содержимом кишечника головастика. Сходство ЖК состава мышечной ткани головастика и содержимого их кишечника подтверждает, что проглоченная пища переваривалась и ассимилировалась животными. Судя по ЖК составу, основу донных осадков составлял детрит, состоящий из остатков высшей растительности (22:0, 24:0 и 26:0) и бактерий (15:0, ai15:0, i17:0, ai17:0 и 17:1n-8). Содержание ЖК маркеров остатков высшей растительности в пробах планктона и перифитона было значительно ниже, чем в донных осадках. Поэтому кажется сомнительным поступление этих ЖК к головастикам из других пищевых источников кроме донных осадков. В работе Schiesari с соавторами (2009) с помощью стабильных изотопов были получены сходные результаты: основу рациона головастика рода *Lithobates* из прудов в районе оз. Мичиган составляли донные осадки обогащённые бактериями.

Помимо донных осадков в состав пищи исследованных нами видов головастика входили перифитон, фитопланктон, зоопланктон и насекомые. Зачастую при отсутствии точной информации о спектре питания головастика и мелких рыб, их классифицируют как консументов первого порядка (Petranka, Kennedy, 1999; Altig et al., 2007; Wickramasinghe et al., 2007; Schiesari et al., 2009). Однако многие из этих видов на самом деле получают большую часть

питательных веществ и энергии из гетеротрофных источников. Например, рацион *Campostoma anomalum*, рыбы из отряда карпообразных, обитающей в мелководных ручьях и считающейся растительноядной, на 53% состоял из беспозвоночных, детрита и отмерших остатков листьев и лишь на 47% - из нитчатых водорослей и диатомей (Evans-White et al., 2003).

Изучение состава ассимилированной пищи головастиков с использованием метода стабильных изотопов позволило установить, что спектр питания *L. catesbeianus* и *L. clamitans* включает пищу животного происхождения, а у *L. catesbeianus* животные составляют основу рациона (Schiesari et al., 2009). Хотя наши и некоторые другие исследования не подтвердили хищный способ питания данного вида головастиков (Pryor, Bjorndal, 2005 а, б). Тем не менее, совокупность литературных и наших данных свидетельствует о всеядности головастиков (например, *Lithobates* spp.) и их способности приспосабливаться к разным пищевым условиям. Вероятно, следует пересмотреть экологическую роль головастиков, а именно представления о них как о консументах первого порядка (Petranka, Kennedy, 1999; Schiesari et al., 2009).

Различия в степени хищничества между *L. catesbeianus* из прудов в районе оз. Мичиган и исследованных нами из прудов на юге Иллинойса, возможно, вызваны различиями в климате регионов и, как следствие, в длине жизненных циклов головастиков. У *L. catesbeianus* из района оз. Мичиган период роста гораздо короче, чем у иллинойских головастиков, что связано с длиной вегетационного сезона. Хищничество может способствовать увеличению скорости роста и развития головастиков при коротком вегетационном сезоне. Головастики, имеющие в рационе пищу животного происхождения, растут и развиваются гораздо быстрее, чем те же виды, не питающиеся животными (Heinen, Abdella, 2005).

Пища исследованных нами головастиков включала водоросли. На рисунке корреляционных графов три ЖК 18:1n-9, 18:2n-6 и 18:3n-3, источником которых наиболее вероятно являлся перифитон, состоящий из зелёных

микроводорослей и цианобактерий, сильнее всего связаны с группой ЖК детритного происхождения (Рисунок 4.8 а). Кроме того, фитопланктон, включавший диатомовые, динофитовые и криптофитовые водоросли, а также зоопланктон и насекомые, вероятно, были основными источниками ассимилированных головастиками ПНЖК, объединившихся в отдельную группу в корреляционном графе.

Доступная для головастиков пища в разных прудах была неодинаковая, что становится очевидным, если сравнить спектры питания одного вида головастиков, обитавшего в трёх прудах. Спектр питания *L. clamitans* из пруда В включал зоопланктон и донные осадки, этот же вид из пруда F главным образом потреблял водных насекомых, фитопланктон и донные осадки, а из пруда G – перифитон и донные осадки. Эти внутривидовые различия в спектрах питания, вероятно, объясняются доступностью тех или иных пищевых источников в прудах и их пищевой ценностью. Например, пруды F и G, в которых важными источниками пищи для головастиков служили перифитон и фитопланктон, были в меньшей степени закрыты лесным пологом, чем пруды А и В. При большей освещённости первичная продукция в прудах F и G, очевидно, была выше, чем в остальных прудах, и обеспечивала головастиков питательными веществами. Взаимодействие головастиков с другими консументами, обитающими в исследованных прудах, например, с саламандрами и крупными насекомыми (личинками стрекоз (Odonata), жуков (Coleoptera) и клопами (Hemiptera)) тоже могли оказывать влияние на их пищевое поведение. Примеры такого взаимодействия описаны в литературе (например, Peacor, Werner, 1997; Eklov, Werner, 2000).

Основу питания двух других видов головастиков, а именно *L. catesbeianus* и *P. crucifer*, составляли донные осадки, хотя и у этих видов тоже были обнаружены особенности питания. Помимо донных осадков в спектр питания *L. catesbeianus* (пруд F) входил фитопланктон, а *P. crucifer* из пруда А – зоопланктон и фитопланктон, и из пруда G – перифитон. Влияние затенения прудов на спектр питания головастиков, обнаруженное у *L. clamitans*, можно

видеть и на других видах. В условиях отсутствия затенения (в прудах F и G) пища головастиков в основном состояла из фитопланктона и перифитона, а в условиях пониженной освещённости (в пруде А) в спектре питания головастиков появляется пища животного происхождения.

Итак, с помощью жирных кислот были определены спектры питания трёх видов головастиков *L. clमितans*, *L. catesbeianus* и *P. crucifer*. Спектры питания головастиков различались как между видами, так и между популяциями одного вида, обитающими в разных прудах. Общим для всех видов было присутствие донных осадков в их рационах. В спектрах питания *L. clमितans* из пруда В и *P. crucifer* из пруда А присутствовала пища животного происхождения, что может быть связано с возможной низкой первичной продукцией в данных прудах, вызванной их затенением. Вопреки существующему мнению о том, что головастики потребляют только растительную пищу и донные осадки, большинство исследованных видов потребляли пищу животного происхождения.

4.4. Исследование спектров питания водных беспозвоночных с помощью изотопных соотношений углерода в отдельных жирных кислотах

Изотопный анализ отдельных веществ, например, жирных кислот (ИАОВ, в англоязычной литературе известный как CSIA) объединяет в себе два подхода, использующихся для изучения трофических взаимодействий – маркерные ЖК и изотопы. Этот метод успешно использовался для определения трофических взаимодействий в морских экосистемах (Budge et al., 2008). ИАОВ обладает преимуществами перед анализом процентного содержания маркерных ЖК в том случае, если 1) исследуемые организмы слишком малы и не могут быть разделены физически; 2) качественно важный компонент имеет очень низкое количество; 3) разные пищевые источники не отличаются по значениям стабильных изотопов углерода и составу маркерных ЖК (Gladyshev et al., 2009; 2012).

Первый случай встречается, когда пищевыми источниками являются, например, компоненты сестона из природных экосистем, в которых помимо фитопланктона присутствуют бактерии, гетеротрофные простейшие и детрит (Veefkind, 2003; Boschker et al., 2005). С помощью данного метода Boschker с соавторами (2005) обнаружили, что в пресноводной части эстуария реки Шельда значения изотопных сигналов бактериальных ЖК были близки к таковым ВОВ, а значения изотопных сигналов ЖК водорослей были ниже, чем ВОВ. Напротив, в морской части эстуария значения изотопных сигналов ЖК водорослей были близки к таковым бактериальных ЖК и ВОВ. На основании полученного результата авторы заключили, что в пресноводной части эстуария источником углерода для бактерий служило аллохтонное органическое вещество, в то время как в морской части эстуария основным источником углерода для бактерий являлось автохтонное органическое вещество, происходящее из водорослей (Boschker et al., 2005).

Второй случай встречается, когда нужно обнаружить количественно незначительный компонент, но который играет важную роль как источник незаменимых физиологически ценных веществ. Например, с помощью данного метода Koussoroplis с соавторами (2010) обнаружили, что рыбы *Liza saliens* после перехода с планктонных источников пищи на бентосные продолжают потреблять небольшое количество планктонных организмов, богатых физиологически ценной для рыб ПНЖК, а именно 22:6n-3, для поддержания необходимого уровня этой кислоты.

Третий случай встречается, когда источником пищи являются организмы, принадлежащие к одному таксону и имеющие одни и те же маркерные ЖК. Например, Budge с соавторами (2008) с помощью данного метода в морской экосистеме определили структуры трофических сетей, базирующихся на подлёдных диатомеях и на пелагических.

Интерпретация данных полевых исследований с применением ИАОВ базируется на предположении, что изотопный состав незаменимых ПНЖК (т.е. не синтезируемых организмом), количественно выражаемый как соотношение

тяжелых и легких стабильных изотопов углерода $\delta^{13}\text{C}$, в тканях консумента остается точно таким же, как в пище (Budge et al., 2008; Koussoroplis et al., 2010; Вес et al., 2011; Wang et al., 2015). Однако многими авторами были обнаружены существенные различия в значениях изотопных соотношений незаменимых ЖК между пищей и консументами, т.е. трофическое фракционирование (Jim et al., 2003; Budge et al., 2011). Наличие трофического фракционирования усложняет использование данного метода в природных экосистемах (Вес et al., 2011). Поэтому, прежде чем пользоваться методом ИАОВ для изучения трофических взаимодействий в водных экосистемах, необходимо провести экспериментальные работы, которые позволят понять, от чего зависят значения трофического фракционирования конкретных ЖК.

В данной работе в экспериментальных условиях проводилось изучение трофического фракционирования изотопных соотношений углерода отдельных ЖК в планктонных ракообразных *Daphnia galeata* Sars, часто доминирующих в пресноводных экосистемах. Во время эксперимента дафнии питались двумя видами водорослей – *Chlorella vulgaris* Beyerink и *Cryptomonas* sp.

Во всех пробах было идентифицировано 43 ЖК. Процентное содержание количественно значимых ЖК приведено в Таблице 4.10. *Chlorella* и *Cryptomonas* содержали типичные для представителей этих таксонов ЖК. Высокое содержание маркеров зелёных микроводорослей, а именно, 18:3n-3, 16:0, 16:3n-3, 18:2n-6, 16:2n-6 и 16:4n-3 было обнаружено у *Chlorella*, а у *Cryptomonas* доминировали ЖК, характерные для криптофитовых водорослей – 16:0, 18:4n-3, 18:3n-3, 20:5n-3, 18:5n-3 и 22:6n-3 (Таблица 4.10). Используемые для кормления дафний лабораторные культуры микроводорослей не были аксенными, т.е. содержали бактерий, что видно из ЖК состава микроводорослей (Таблица 4.10). Процентное содержание ЖК-маркеров бактерий (i15:0, ai15:0, 15:0, 17:0, 18:1n-7) в культуре криптофитовых водорослей было выше, чем в культуре зелёных, что, очевидно, свидетельствует о более высокой доле бактерий в культуре *Cryptomonas* (Таблица 4.10).

Таблица 4.10.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в биомассе *Chlorella vulgaris* (число проб, n = 9), *Cryptomonas* sp. (n = 6), *Daphnia galeata*, питающейся *Ch. vulgaris* (*Daphnia* (Chl), n = 6), и *D. galeata*, питающейся *Cryptomonas* sp. (*Daphnia* (Cry), n = 5). Средние, обозначенные одинаковыми буквами достоверно не различались при P < 0.05 – Тьюки HSD post hoc тест.

ЖК	<i>Chlorella</i>	<i>Cryptomonas</i>	<i>Daphnia</i> (Chl)	<i>Daphnia</i> (Cry)
12:0	0.16 \pm 0.01 ^A	0.86 \pm 0.14 ^B	0.19 \pm 0.01 ^A	0.26 \pm 0.02 ^A
14:0	0.40 \pm 0.01 ^A	1.04 \pm 0.11 ^B	1.35 \pm 0.16 ^B	1.05 \pm 0.05 ^B
i15:0	0.03 \pm 0.00 ^A	0.41 \pm 0.14 ^B	0.38 \pm 0.02 ^B	0.62 \pm 0.05 ^B
ai15:0	0.02 \pm 0.01 ^A	0.15 \pm 0.06 ^B	0.11 \pm 0.01 ^{AB}	0.21 \pm 0.01 ^B
15:0	0.25 \pm 0.01 ^A	0.45 \pm 0.03 ^B	1.40 \pm 0.04 ^C	0.85 \pm 0.04 ^D
16:0	19.20 \pm 0.21 ^A	18.21 \pm 0.87 ^A	17.83 \pm 1.04 ^A	14.48 \pm 0.47 ^B
16:1n-9	0.69 \pm 0.02 ^A	0.51 \pm 0.06 ^B	1.38 \pm 0.02 ^C	1.46 \pm 0.05 ^C
16:1n-7	0.89 \pm 0.02 ^A	3.16 \pm 0.87 ^B	3.05 \pm 0.41 ^B	5.48 \pm 0.18 ^C
16:1n-13tr	4.33 \pm 0.06 ^A	0.63 \pm 0.06 ^B	0.00 \pm 0.00 ^C	0.00 \pm 0.00 ^C
i17:0	0.00 \pm 0.00 ^A	0.00 \pm 0.00 ^A	0.65 \pm 0.01 ^B	0.71 \pm 0.02 ^C
16:2n-6	4.81 \pm 0.08 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	3.33 \pm 0.23 ^C	0.96 \pm 0.06 ^D
ai17:0	0.00 \pm 0.00 ^A	0.00 \pm 0.00 ^A	0.11 \pm 0.01 ^B	0.29 \pm 0.02 ^C
16:2n-4	0.09 \pm 0.00 ^A	1.22 \pm 0.05 ^B	0.07 \pm 0.00 ^A	0.09 \pm 0.00 ^A
i17:1	0.00 \pm 0.00 ^A	0.00 \pm 0.00 ^A	1.10 \pm 0.07 ^B	1.02 \pm 0.05 ^B
17:0	0.38 \pm 0.04 ^A	0.37 \pm 0.03 ^A	1.32 \pm 0.03 ^B	1.28 \pm 0.04 ^B
16:3n-3	14.02 \pm 0.19 ^A	0.00 \pm 0.00 ^B	8.41 \pm 0.58 ^C	2.09 \pm 0.11 ^D
16:4n-3	3.92 \pm 0.08 ^A	0.05 \pm 0.02 ^B	1.77 \pm 0.13 ^C	0.60 \pm 0.04 ^D
18:0	0.62 \pm 0.04 ^A	2.62 \pm 0.16 ^B	4.94 \pm 0.19 ^C	5.76 \pm 0.12 ^D
18:1n-9	1.10 \pm 0.03 ^A	1.09 \pm 0.11 ^A	6.40 \pm 0.90 ^B	6.50 \pm 0.12 ^B
18:1n-7	1.73 \pm 0.05 ^A	7.42 \pm 1.33 ^B	3.64 \pm 0.11 ^A	10.54 \pm 0.17 ^C
18:2n-6	12.45 \pm 0.21 ^A	0.49 \pm 0.04 ^B	12.05 \pm 0.58 ^A	4.73 \pm 0.08 ^C
18:3n-3	34.02 \pm 0.32 ^A	16.27 \pm 0.92 ^B	26.22 \pm 1.39 ^C	15.56 \pm 0.36 ^B
18:4n-3	0.00 \pm 0.00 ^A	17.92 \pm 1.30 ^B	0.00 \pm 0.00 ^A	7.07 \pm 0.31 ^C
20:0	0.07 \pm 0.00 ^A	0.01 \pm 0.01 ^B	0.22 \pm 0.02 ^C	0.20 \pm 0.02 ^C
18:5n-3	0.00 \pm 0.00 ^A	2.23 \pm 0.21 ^B	0.00 \pm 0.00 ^A	0.22 \pm 0.01 ^A
20:2n-6	0.02 \pm 0.01 ^A	0.73 \pm 0.05 ^B	0.06 \pm 0.00 ^{AC}	0.13 \pm 0.00 ^C
20:4n-6	0.22 \pm 0.02 ^A	0.34 \pm 0.04 ^A	1.20 \pm 0.24 ^B	1.86 \pm 0.08 ^C
20:3n-3	0.00 \pm 0.00 ^A	0.00 \pm 0.00 ^A	0.34 \pm 0.01 ^B	0.17 \pm 0.02 ^B
20:4n-3	0.00 \pm 0.00 ^A	0.51 \pm 0.04 ^B	0.00 \pm 0.00 ^A	0.58 \pm 0.02 ^B
20:5n-3	0.00 \pm 0.00 ^A	13.95 \pm 0.86 ^B	0.65 \pm 0.10 ^A	11.53 \pm 0.54 ^C
22:0	0.03 \pm 0.01 ^A	0.00 \pm 0.00 ^A	0.25 \pm 0.02 ^B	0.40 \pm 0.02 ^C
22:5n-6	0.00 \pm 0.00 ^A	2.06 \pm 0.22 ^B	0.00 \pm 0.00 ^A	0.16 \pm 0.01 ^A
22:6n-3	0.00 \pm 0.00 ^A	3.35 \pm 0.27 ^B	0.05 \pm 0.02 ^A	0.31 \pm 0.02 ^A

В дафниях содержание ЖК, характерных для зелёных и криптофитовых водорослей, было таким же высоким, как и в самих водорослях (*Daphnia–Chlorella*: 16:0, 18:2n-6; *Daphnia–Cryptomonas*: 18:3n-3) или высоким, но несколько ниже, чем в водорослях (*Daphnia–Chlorella*: 16:3n-3, 18:3n-3; *Daphnia–Cryptomonas*: 16:0, 18:4n-3, 20:5n-3) (Таблица 4.10). Однако, содержание некоторых маркерных ЖК в дафниях было в несколько раз ниже, чем в пище, или полностью отсутствовало (*Daphnia–Chlorella*: 16:2n-6 и 16:4n-3; *Daphnia–Cryptomonas*: 18:5n-3 и 22:6n-3) (Таблица 4.10).

Процентное содержание большинства ЖК-маркеров бактерий было выше в дафниях по сравнению с их пищей (Таблица 4.10). Кроме того, в дафниях содержалось больше 18:0, 20:0, 22:0, 16:1n-9, 16:1n-7, 18:1n-9, 20:4n-6 и 20:3n-3, чем в микроводорослях (Таблица 4.10). Дафнии, питающиеся разными видами водорослей, отличались по процентному содержанию 15:0, 16:0, 16:1n-7, 17:0, 16:2n-6, 17:0, 16:3n-3, 16:4n-3, 18:0, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-6, 20:4n-3, 20:5n-3 и 22:0 (Таблица 4.10). Очевидно, что ЖК состав дафний отражал ЖК состав потребляемой пищи. Однако, наличие длинноцепочечных ПНЖК, а именно 20:3n-3 и 20:5n-3 в дафниях, питающихся хлореллой, в которой эти ЖК полностью отсутствовали, свидетельствует о собственном синтезе 20:3n-3 и 20:5n-3 из полученной из пищи 18:3n-3. Содержание 20:4n-6 в дафниях было в 5 раз выше, чем в пище, что, возможно, тоже объясняется синтезом данной ЖК в дафниях из её предшественника – 18:2n-6. Наличие собственного синтеза именно этих ЖК (ЭПК и АРК), вероятно, связано с их высокой физиологической ролью в генеративном и соматическом росте дафний. Но даже при наличии собственного синтеза ПНЖК его эффективность была незначительна. Такой низкий процент ЭПК, позволявший *Daphnia* выживать в лабораторной культуре, вряд ли позволил бы ей выжить в естественных условиях. Минимальный уровень ЭПК, зарегистрированный в природной популяции дафний, составил 2.5% (Gladyshev et al., 2015a). Дафнии не способны обеспечить себя достаточным количеством физиологически ценной ЭПК только за счёт собственного синтеза. В полевых и

экспериментальных работах были установлены пороговые концентрации ЭПК в пище для разных видов рода *Daphnia* (Müller-Navarra, 1995; Müller-Navarra et al., 2000; Becker, Woersma, 2005; Gladyshev et al., 2006).

Средние значения изотопных соотношений углерода количественно значимых ЖК в *Chlorella*, *Cryptomonas* и дафниях, питающихся хлореллой (далее по тексту *Daphnia* (Chl)) и криптомонасом (*Daphnia* (Cry)) приведены на Рисунке 4.9.

Практически все ЖК дафнии имели более лёгкий изотопный состав, чем водоросли. Исключениями были 16:4n-3 и 18:0 в паре *Daphnia*–*Chlorella* и 22:6n-3 в паре *Daphnia*–*Cryptomonas* (Рисунок 4.9).

Значения изотопных соотношений углерода 20:5n-3 у *Daphnia* (Chl) были значительно ниже, чем изотопные значения предшественника этой ЖК, незаменимой 18:3n-3: $\delta^{13}\text{C}_{18:3n-3} - \delta^{13}\text{C}_{20:5n-3} = 5.55\text{‰}$, $t = 7.80$, $n-1 = 10$ ($n-1$ – число степеней свободы). В дафниях, выращенных на криптомонасе, были получены подобные результаты, но разница в изотопных соотношениях была несколько ниже: $\delta^{13}\text{C}_{18:3n-3} - \delta^{13}\text{C}_{20:5n-3} = 1.60\text{‰}$, $t = 3.07$, $n-1 = 8$. В случае с 20:4n-6, изотопные сигналы этой ЖК тоже были ниже, чем у её предшественника 18:2n-6, но только для варианта *Daphnia* (Cry): $\delta^{13}\text{C}_{18:2n-6} - \delta^{13}\text{C}_{20:4n-6} = 2.93\text{‰}$, $t = 2.39$, $n-1 = 8$. В варианте *Daphnia* (Chl) обнаружено недостоверное увеличение изотопных соотношений: $\delta^{13}\text{C}_{18:2n-6} - \delta^{13}\text{C}_{20:4n-6} = -1.10\text{‰}$, $t = 1.38$, $n-1 = 10$.

Значения изотопных соотношений углерода двух ЖК 16:0 и 18:3n-3 в *Chlorella* были достоверно выше, чем в *Cryptomonas*, $t = 13.90$ и $t = 2.64$, соответственно, $n-1 = 13$. Напротив, изотопные сигналы 18:1n-9 в *Chlorella* были достоверно ниже, чем в *Cryptomonas* $t = 4.19$, $n-1 = 13$. Различий между изотопными соотношениями углерода 18:0 и 18:2n-6 в водорослях обнаружено не было (Рисунок 4.9). Значения изотопных соотношений углерода 18:1n-9 в *Daphnia* (Chl) были достоверно ниже, чем в *Daphnia* (Cry), $t = 3.62$, $n-1 = 9$, что отражало различия между пищевыми источниками дафний (Рисунок 4.10). Аналогичная тенденция была получена для изотопных сигналов 18:3n-3: как и в пищевых источниках значения $\delta^{13}\text{C}_{18:3n-3}$ были достоверно выше в *Daphnia*

(Chl), чем в *Daphnia* (Cry), $t = 7.56$, $n-1 = 9$ (Рисунок 4.9). В отношении других ЖК различий в значениях изотопных соотношений между дафниями, питающимися разными водорослями, обнаружено не было (Рисунок 4.9).

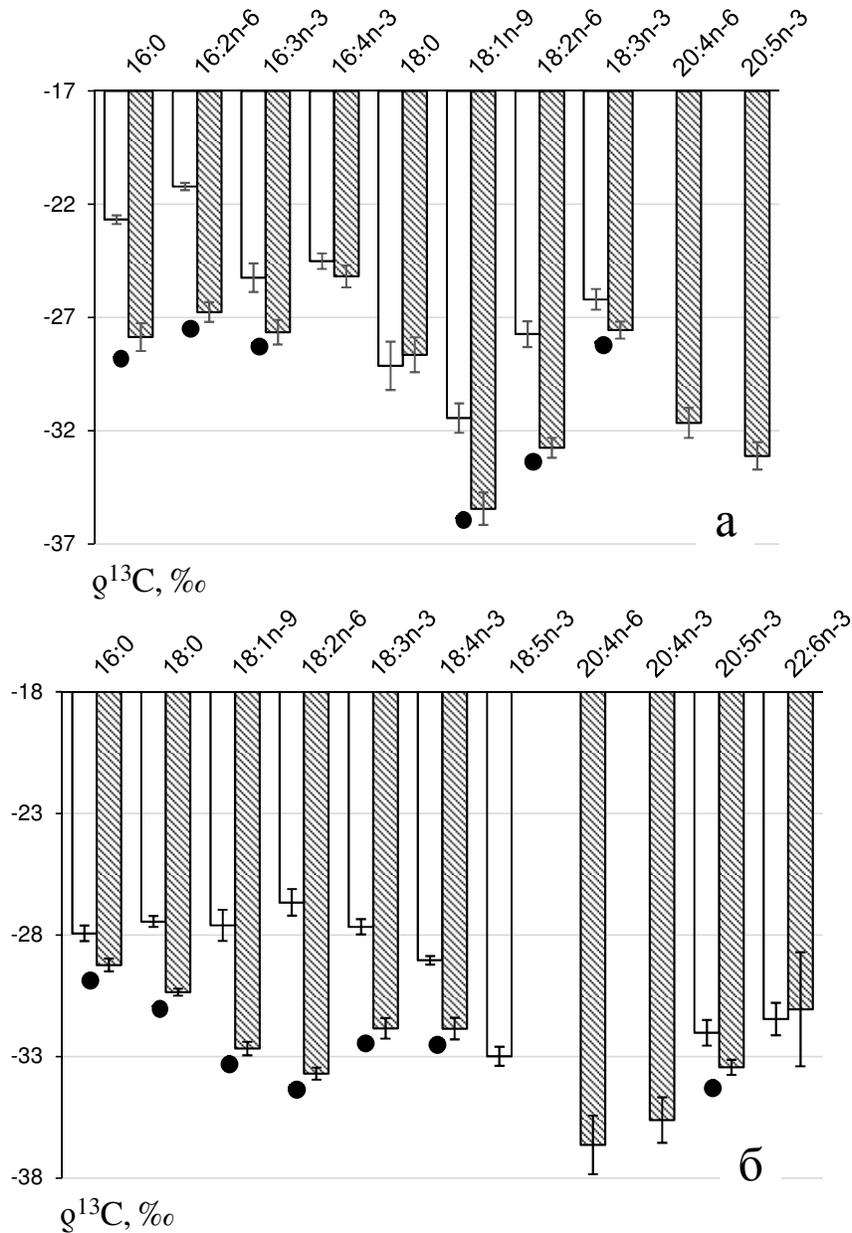


Рисунок 4.9. Средние значения изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) отдельных ЖК водорослей (не закрашенные столбики) и *Daphnia galeata* (заштрихованные столбики), питающиеся а) *Chlorella vulgaris*, б) *Cryptomonas* sp. Статистически достоверные различия (t-тест Стьюдента, $p < 0.05$) между животными и водорослями обозначены закрашенным кружком.

Полученные нами результаты противоречили основному принципу, на котором основывалось использование метода изотопных соотношений углерода в жирных кислотах, об идентичности изотопных соотношений незаменимых ЖК в пище и в консументах. В среднем значения $\delta^{13}\text{C}$ незаменимых ЖК, а именно, 18:2n-6 и 18:3n-3 в *Daphnia* (Chl) и в *Daphnia* (Cry) были ниже, чем в водорослях на 5.02‰, 1.35‰ и 7.04‰, 4.18‰, соответственно. Некоторые авторы относят 20:5n-3 к незаменимым ЖК для дафний (Вес et al., 2011). Значения изотопных соотношения углерода 20:5n-3 в *Daphnia* (Cry) были ниже, чем в криптомонасе на 1.42‰. Получается, что если следовать главному принципу использования данного метода, то по полученным нами результатам сравнения изотопных соотношений углерода в жирных кислотах нужно сделать вывод, что исследованные животные имели иной источник пищи, а не *Chlorella* или *Cryptomonas*, поскольку значения изотопных соотношений ЖК в водорослях и дафниях не совпадали. Действительно, в питании дафний кроме водорослей в сравнительно небольших количествах присутствовали бактерии, но они влияли только на значения изотопных соотношений углерода бактериальных ЖК – i15:0, ai15:0, 15:0, i17:0, ai17:0, 17:0 и 18:1n-7, и частично на 16:0, 18:0 и 16:1n-7, но не на интересующие нас ПНЖК, а именно, 18:2n-6, 18:3n-3, 20:4n-6 и 20:5n-3. Таким образом, по полученным данным очевидно наличие трофического фракционирования между пищей и потребителями. Предположение о существовании константы фракционирования, которая могла бы облегчить использование данного метода для изучения трофических взаимодействий в природных условиях (Гладышев и др., 2014) было опровергнуто результатами проведённого эксперимента. Значения трофического фракционирования варьировали для незаменимых ЖК от 1.35‰ до 7.04‰.

Чем определяется такая вариабельность трофического фракционирования? Фракционирование может происходить во время синтеза ЖК, а именно, в процессе удлинения углеродной цепи и встраивания двойных связей (кинетический изотопный эффект), во время катаболизма ЖК (β-

окисления) и во время ассимиляции ЖК в желудочно-кишечном тракте (гидролиз, этерификация, реэтерификация) (DeNiro, Epstein, 1977; Abrajano et al., 1994; Rhee et al., 1997; Koussoroplis et al., 2010; Budge et al., 2011; Bec et al., 2011; Gladyshev et al., 2012б; Nixson et al., 2014б). Согласно кинетическому изотопному эффекту, во время синтеза ЖК происходит уменьшение значений изотопных соотношений углерода в конечных продуктах по отношению к предшественникам. Однако в нашем эксперименте во многих случаях наблюдалась обратная зависимость. Например, в *Chlorella* значения изотопных соотношений (сигналов) углерода 16:2n-6, 18:2n-6 и 18:3n-3 были выше, чем изотопные значения 16:0, 18:1n-9 и 18:2n-6, соответственно; а в *Cryptomonas* значения изотопных соотношений углерода 18:2n-6 и 18:0 были выше, чем 18:1n-9 и 16:0, соответственно. В *Daphnia* (Chl) значения изотопных соотношений углерода 20:4n-6 были выше, чем 18:2n-6. С другой стороны, в некоторых случаях различия между изотопными сигналами ЖК-конечных продуктов и сигналами их ЖК-предшественников, например, 20:5n-3 и 18:3n-3 в *Daphnia* (Chl), соответствовали кинетическому изотопному эффекту (Рисунок 4.9).

Разные ЖК с разной интенсивностью синтезируются, катаболизируются и ассимилируются животными, что, вероятно, и приводит к различиям в значениях трофического фракционирования. Исходя из процентного содержания ЖК в дафниях и их пище, 18:0 аккумулировалась дафниями. Однако механизмы увеличения содержания 18:0 в *Daphnia* (Chl) и *Daphnia* (Cry) были разные. В *Chlorella* содержание 18:0 было очень низкое и дафнии, вероятно, синтезировали 18:0 *de novo*. Поскольку водоросли и животные в лабораторном эксперименте имели один и тот же источник углерода для синтеза ЖК, то и различий между изотопными соотношениями углерода этой ЖК в *Daphnia* (Chl) и *Chlorella* обнаружено не было. Напротив, содержание 18:0 в *Cryptomonas* было высоким и дафнии, очевидно, ассимилировали и аккумулировали 18:0 из пищи, а не синтезировали её *de novo*. В результате фракционирования 18:0 в кишечнике *Daphnia* (Cry), при котором в первую

очередь используются ЖК с лёгкими изотопами, $\delta^{13}\text{C}_{18:0}$ в *Daphnia* (Cry) были легче, чем в *Cryptomonas*.

Рассмотрим изотопные значения другой ЖК, 20:5n-3, которая в варианте с *Chlorella*, вероятно, синтезировалась дафниями из 18:3n-3, а в варианте с *Cryptomonas* потреблялась с пищей. Значения изотопных соотношений 20:5n-3 в *Daphnia* (Chl) и *Daphnia* (Cry) были сходные, а поскольку данная ЖК отсутствовала в *Chlorella*, то сравнить изотопные сигналы *Daphnia* (Chl) и пищи невозможно. В некоторых случаях более информативным может оказаться сравнение не абсолютных значений, а относительных, например, сравнение изотопных сигналов в физиологически ценной 20:5n-3 и её предшественнике 18:3n-3 (Schouten et al., 1998). В *Daphnia* (Chl) изотопные сигналы 20:5n-3 были значительно ниже, чем 18:3n-3, что, вероятно, объясняется кинетическим изотопным эффектом. В свою очередь в *Daphnia* (Cry) различия между изотопными сигналами этих ЖК были маленькими, что, вероятно, объясняется тем, что *Daphnia* (Cry) получала 20:5n-3 из пищи, а не синтезировала её.

Значения изотопных соотношений углерода большинства ЖК в *Chlorella* были выше, чем в *Cryptomonas*, хотя обе культуры водорослей имели один источник углерода. Причиной этих различий является в два раза более высокая скорость роста *Chlorella* по сравнению с *Cryptomonas* (Кравчук и др., 2014). Известно, что увеличение скорости роста у водорослей приводит к увеличению значений $\delta^{13}\text{C}$ (например, Pel et al., 2003; Tolosa et al., 2004). В отличие от большинства ЖК значения изотопных соотношений углерода 18:1n-9 в *Chlorella* были значительно ниже, чем в *Cryptomonas*. На дафниях мы наблюдаем тот же результат: изотопные сигналы большинства ЖК в *Daphnia* (Chl) были выше, чем в *Daphnia* (Cry), кроме 18:1n-9, изотопные сигналы которой были ниже. Таким образом, общей закономерности для фракционирования незаменимых и всех остальных ЖК, очевидно, не существует. Так, фракционирование абсолютно незаменимой 18:2n-6 в обоих случаях (*Daphnia* (Cry) и *Daphnia* (Chl)) было большим, а в случае с другой

абсолютно незаменимой ЖК, 18:3n-3, существенное фракционирование (4.18‰) наблюдалось только в *Daphnia* (Cry). В то время как *Daphnia* (Chl) аккумулировали 18:3n-3 из пищи с высокой интенсивностью, поскольку дополнительно использовали её для синтеза 20:5n-3, что согласно изотопному кинетическому эффекту приводило к снижению значений фракционирования для 18:3n-3. Более того, для синтеза 20:5n-3, согласно изотопному кинетическому эффекту, использовались 18:3n-3 с лёгкими изотопами, а значит оставшийся пул 18:3n-3 имел более тяжёлый изотопный состав. Другая физиологически ценная для дафний ЖК, 20:4n-6, присутствовала в обоих видах водорослей (Таблица 4.10) и поэтому синтез 20:4n-6 из 18:2n-6 в дафниях был, вероятно, незначительный. В результате трофическое фракционирование 18:2n-6 было высоким во всех дафниях, но в особенности в *Daphnia* (Cry) (7.04‰). Таким образом, можно предположить, что чем ниже собственный синтез ПНЖК из незаменимых предшественников, тем выше значения трофического фракционирования незаменимых ЖК в процессе их ассимиляции из пищи.

Подобные результаты были получены Вес с соавторами (2011) для дафний и других видов водорослей. Однако эти авторы использовали не общий ЖК состав, который наиболее часто используется для исследований спектров питания (Budge et al., 2008; Lau et al., 2009; Gladyshev et al., 2012б; Wang et al., 2015), а ЖК в отдельных классах липидов. Тем не менее, по их данным значения изотопных соотношений углерода ЖК в консументах, как и в нашем эксперименте, были ниже, чем в пище (Вес et al., 2011). Кроме того, авторы указывали на недостатки своего эксперимента, связанные с неучтённым периодом полной замены ЖК состава в дафниях при переходе на другую пищу. В нашем эксперименте дафнии проходили недельный (Taipale et al., 2009; Gladyshev et al., 2010) период адаптации к условиям эксперимента. Дополнительно, в отличие от эксперимента Вес с соавторами (2011) в нашем эксперименте удалось проследить влияние собственного синтеза ЖК (на примере 20:5n-3 и 18:0) на значения трофического фракционирования.

Итак, значения изотопных соотношений углерода незаменимых ЖК ($18:2n-6$ и $18:3n-3$) в консументах и их пищевых источниках не идентичны. В целом консументы имеют более лёгкий изотопный состав, чем потребляемая ими пища. Значения трофического фракционирования для разных ЖК разные, т.е., не существует одной константы фракционирования для всех ЖК.

Следующим этапом изучения возможностей применения метода изотопных соотношений углерода в отдельных ЖК для изучения трофических взаимодействий в водных экосистемах является его апробация в естественных условиях. С этой целью были исследованы ЖК составы и изотопные соотношения ЖК в звеньях трофической цепи реки Енисей, а именно, в перифитонне и в водном мхе (*Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw.) – звено продуцентов, в личинках ручейников (*Apatania cymophila* McLachlan) – звено консументов первого порядка, в гаммарусах (*Eulimnogammarus viridis* Dybowsky) – звено консументов второго порядка и в рыбе (*Thymallus arcticus* Pallas) – звено консументов третьего порядка.

Процентное содержание ЖК в исследуемых группах организмов приведено в Таблице 4.11. В перифитоне было обнаружено высокое содержание маркеров диатомовых и зелёных микроводорослей и цианобактерий ($16:1n-7$, $18:2n-6$, $18:3n-3$, $18:4n-3$ и $20:5n-3$). Все животные имели высокое содержание $18:1n-9$. В личинках ручейников дополнительно было обнаружено высокое содержание $18:2n-6$, $18:3n-3$, $18:4n-3$, и самое низкое содержание $22:6n-3$, по сравнению с другими животными (Таблица 4.11). Особенностью ЖК состава гаммарусов было высокое содержание $20:5n-3$. Рыбы накапливали другую физиологически ценную ПНЖК - $22:6n-3$, содержание которой в несколько раз превосходило таковое во всех источниках пищи (Таблица 4.11). В водном мхе было обнаружено высокое содержание $18:2n-6$, $18:3n-3$, $18:3n-6$, $20:4n-6$ и специфических ацетиленовых ПНЖК, а именно, $6a,9,12-18:3$ и $8a,11,14-20:3$ (Таблица 4.11). В целом ЖК состав гидробионтов в данный период исследования был такой же, как описанный нами в предыдущих работах (Калачева и др., 2009; Sushchik et al., 2003; Kalachova et al., 2011).

Таблица 4.11.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в биомассе перифитона (число проб, n = 38), личинок ручейников (*A. crymophila*, n= 21), гаммарусов (*E. viridis*, n=39), хариуса (*T. arcticus*, n=16) и водного мха (*F. antipyretica*, n=4), из литорали р. Енисей, 2008 – 2011 гг.

ЖК	Перифитон	Ручейники	Гаммарусы	Хариус	Мох
14:0	5.5 \pm 0.34	2.5 \pm 0.13	3.1 \pm 0.15	2.0 \pm 0.19	1.1 \pm 0.25
i15:0	0.4 \pm 0.03	0.2 \pm 0.02	0.4 \pm 0.03	0.2 \pm 0.02	н.о.
15:0	0.4 \pm 0.02	0.2 \pm 0.02	0.3 \pm 0.01	0.2 \pm 0.02	0.4 \pm 0.07
16:0	17.2 \pm 0.60	18.9 \pm 0.71	17.0 \pm 0.53	16.8 \pm 1.24	10.7 \pm 2.12
16:1n-9	0.5 \pm 0.08	0.3 \pm 0.04	0.2 \pm 0.02	0.2 \pm 0.02	н.о.
16:1n-7	18.0 \pm 1.19	18.1 \pm 0.91	13.7 \pm 0.39	6.0 \pm 0.52	1.1 \pm 0.23
16:1n-5	0.5 \pm 0.05	0.3 \pm 0.05	0.4 \pm 0.04	0.3 \pm 0.04	н.о.
16:2n-4	2.7 \pm 0.15	2.7 \pm 0.19	1.8 \pm 0.07	0.6 \pm 0.08	0.2 \pm 0.07
16:3n-4	3.0 \pm 0.24	1.7 \pm 0.16	1.6 \pm 0.08	0.5 \pm 0.07	н.о.
16:3n-3	1.4 \pm 0.16	1.5 \pm 0.17	0.4 \pm 0.03	0.2 \pm 0.03	4.1 \pm 0.81
16:4n-3	2.5 \pm 0.44	5.5 \pm 0.33	0.4 \pm 0.05	0.1 \pm 0.01	0.4 \pm 0.07
16:4n-1	3.6 \pm 0.34	1.7 \pm 0.18	1.5 \pm 0.10	0.2 \pm 0.04	н.о.
18:0	1.2 \pm 0.10	3.3 \pm 0.27	1.9 \pm 0.09	3.5 \pm 0.27	0.8 \pm 0.25
18:1n-9	3.0 \pm 0.30	9.9 \pm 0.39	16.6 \pm 0.61	12.4 \pm 1.02	1.1 \pm 0.19
18:1n-7	2.7 \pm 0.21	2.0 \pm 0.09	4.3 \pm 0.13	3.2 \pm 0.26	1.1 \pm 0.36
18:2n-6	3.7 \pm 0.38	3.1 \pm 0.37	2.4 \pm 0.08	2.0 \pm 0.18	8.6 \pm 1.15
18:3n-6	0.6 \pm 0.06	0.4 \pm 0.03	0.5 \pm 0.04	0.1 \pm 0.02	3.7 \pm 0.73
18:3n-3	5.2 \pm 0.49	7.6 \pm 0.67	2.4 \pm 0.13	2.0 \pm 0.19	13.2 \pm 2.38
18:4n-3	4.2 \pm 0.65	2.1 \pm 0.23	1.5 \pm 0.12	0.8 \pm 0.09	0.8 \pm 0.12
20:1n-9	0.4 \pm 0.06	0.1 \pm 0.05	0.5 \pm 0.04	0.4 \pm 0.07	0.1 \pm 0.03
6a,9,12-18:3	0.1 \pm 0.03	0.1 \pm 0.04	0.2 \pm 0.07	н.о.	22.3 \pm 1.23
20:4n-6	0.8 \pm 0.07	0.6 \pm 0.07	1.4 \pm 0.07	2.1 \pm 0.17	2.3 \pm 0.36
20:4n-3	0.3 \pm 0.02	0.2 \pm 0.02	0.3 \pm 0.01	0.6 \pm 0.04	н.о.
20:5n-3	14.4 \pm 0.88	10.0 \pm 0.57	16.0 \pm 0.42	9.3 \pm 0.71	2.7 \pm 0.58
8a,11,14-20:3	н.о.	н.о.	0.2 \pm 0.07	н.о.	5.1 \pm 1.07
22:5n-3	0.7 \pm 0.07	0.1 \pm 0.03	1.2 \pm 0.07	3.3 \pm 0.25	0.4 \pm 0.13
22:6n-3	0.9 \pm 0.08	0.2 \pm 0.04	2.1 \pm 0.15	20.2 \pm 1.67	н.о.

н.о. – не обнаружено

Значения изотопных соотношений углерода в личинках ручейников, гаммаридов и рыбе были практически одинаковые, но согласно t-критерию Стьюдента, достоверно ниже, чем в перифитоне (все данные имели нормальное распределение по тесту Колмогорова-Смирнова) (Рисунок 4.10). Самые низкие изотопные сигналы были обнаружены в пробах мха (Рисунок 4.10). На основании значений изотопных соотношений азота в личинках ручейников, гаммарусах и рыбе (Рисунок 4.10) были рассчитаны их трофические позиции.

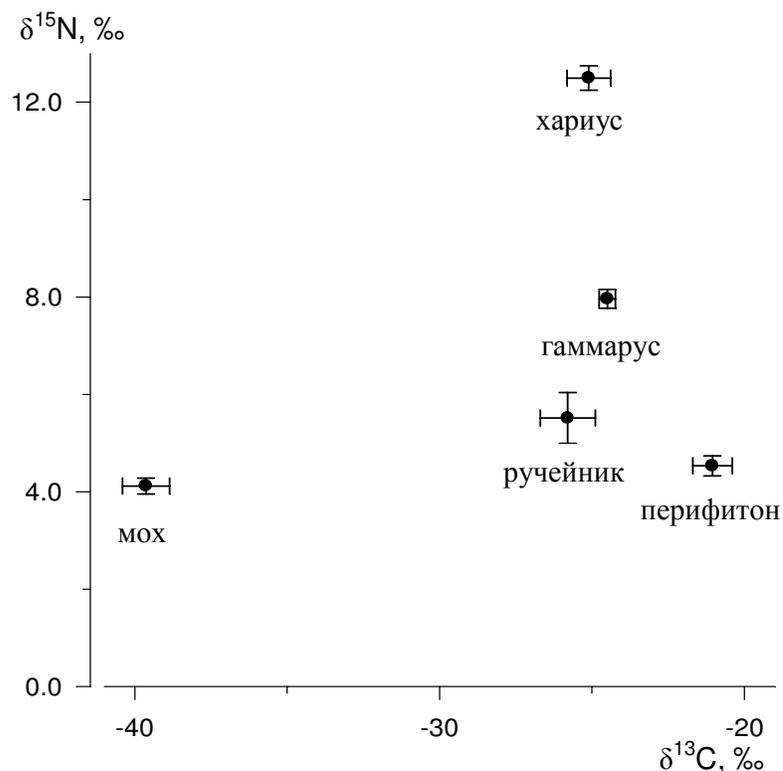


Рисунок 4.10. Средние значения изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) и азота ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) в перифитоне, водном мхе (*F. antipyretica*), личинках ручейников (*A. crytophila*), гаммарусах (*E. viridis*) и хариусе (*T. arcticus*) из литорали р. Енисей, 2008–2011 гг.

Среди животных наименьшие значения $\delta^{15}\text{N}$ были обнаружены в личинках ручейников, поэтому ручейникам была присвоена наименьшая трофическая позиция ТП=2 – консументы первого порядка. Действительно, по ЖК составу запасных липидов (ТАГ) ручейников было показано, что эти гидробионты, обитающие в р. Енисей, главным образом питались диатомовыми и зелёными микроводорослями (Sushchik et al., 2003), доминирующими в перифитоне реки (Sushchik et al., 2007, 2010; Anishchenko et al., 2010). *A. crytophila* из р. Енисей кроме микроводорослей в небольших количествах потребляла водный мох, о чём свидетельствовало наличие специфических ацетиленовых ЖК в тканях личинок ручейников (Kalachova et al., 2011). В целом ручейники рода *Apatania* считаются соскребателями, предпочитающими

перифитонные микроводоросли (Becker, 1994), что было подтверждено и нашими данными.

Рассчитанная трофическая позиция гаммарусов составила 2.7, что практически соответствует третьему трофическому уровню (консументы второго порядка). Виды рода *Eulimnogammarus* (*Philolimnogammarus*) считаются всеядными (Morino et al., 2000). По нашим данным *E. viridis*, действительно, всеядный вид, который может получать часть углерода, потребляя непосредственно перифитонные микроводоросли (Sushchik et al., 2003), но большая доля его пищи приходится на источники животного происхождения, как и у многих других гаммарид (MacNeil et al., 1997). Кроме того, гаммариды, как и личинки ручейников из реки Енисей, в небольших количествах могли потреблять водный мох (Kalachova et al., 2011). Более низкие значения изотопных соотношений углерода в гаммарусах и личинках ручейников по сравнению с перифитоном, возможно, объясняются присутствием небольшого количества водного мха в питании животных, который характеризовался очень низкими значениями $\delta^{13}\text{C}$ (Рисунок 4.10).

Рассчитанная трофическая позиция хариуса составила 4.1, что полностью соответствует четвёртому трофическому уровню (консументы третьего порядка). Этот результат хорошо согласуется с нашими предыдущими исследованиями, в которых на основании ЖК состава мышечной ткани хариуса и визуального анализа содержимого его кишечника было установлено, что основу питания хариуса из р. Енисей составляет зообентос, а особенно гаммариды, богатые ДГК (Sushchik et al., 2006).

Общепринятая разница $\delta^{15}\text{N}$ между трофическими уровнями составляет 3.4‰, хотя вариабельность этого значения может быть весьма существенной (Vander Zanden, Rasmussen, 2001; Lau et al., 2009). В нашей работе, используя константу 3.4‰ для расчёта трофических позиций, мы подтвердили литературные данные о спектрах питания исследуемых гидробионтов.

Значения изотопных соотношений углерода основных ЖК перифитона, зообентоса и рыбы приведены на Рисунке 4.11. Среди С18 ЖК самые низкие

изотопные соотношения во всех организмах принадлежали незаменимой 18:3n-3, за исключением перифитона и хариуса, в которых изотопные значения 18:3n-3 достоверно не отличались от таковых 18:4n-3 (Рисунок 4.11). Кроме того, изотопные соотношения 18:3n-3 были ниже, чем изотопные соотношения C20 и C22 ПНЖК, кроме 20:4n-6, 22:6n-3 в личинках ручейников и 20:4n-3 в рыбе (Рисунок 4.11). Значения изотопных соотношений углерода другой незаменимой ЖК, а именно, 18:2n-6 были ниже, чем значения 18:0 и 18:1n-9 в гаммаридах и хариусе (Рисунок 4.11). Во всех исследованных организмах значения изотопных сигналов 18:2n-6 и 20:4n-6 достоверно не отличались друг от друга и от значений 20:5n-3 и 22:6n-3 (Рисунок 4.11).

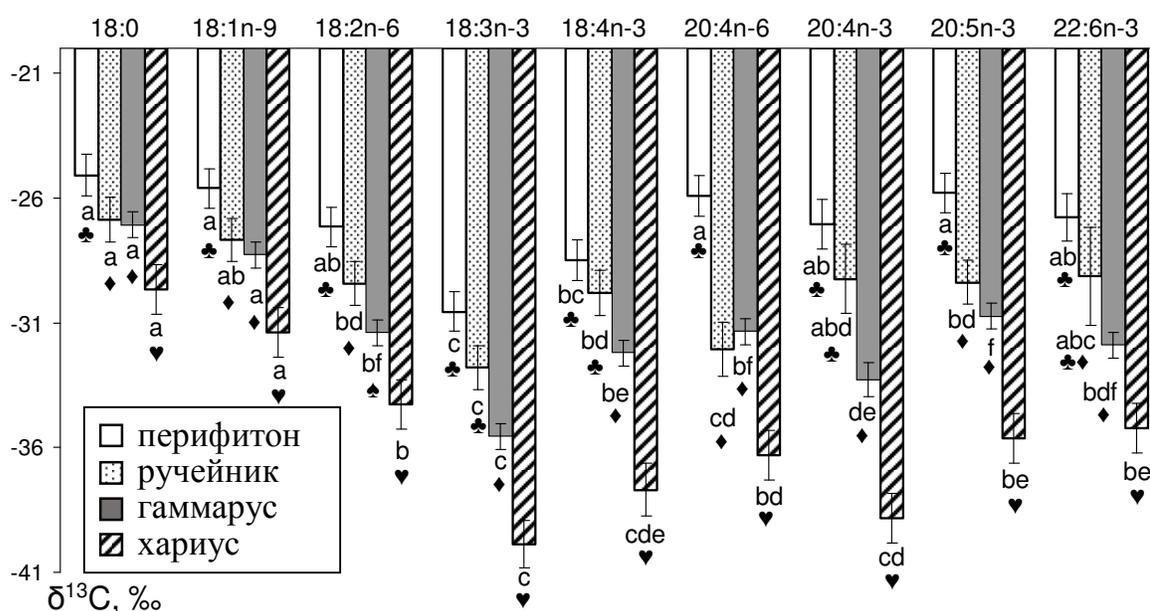


Рисунок 4.11. Средние значения изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) отдельных ЖК в перифитоне, личинках ручейников (*A. crytophila*), гаммарусах (*E. viridis*) и хариусе (*T. arcticus*) из литорали р. Енисей, 2008–2011 гг. Значения ЖК (столбики), обозначенные одинаковыми буквами достоверно не различались внутри одного вида, столбики, обозначенные одинаковыми символами достоверно не различались между разными видами при $P < 0.05$ – тест Фишера LSD *post hoc*.

Для всех исследованных ЖК прослеживается общая тенденция, состоящая в понижении доли тяжёлых изотопов углерода ^{13}C с увеличением трофического уровня организма. То есть, у следующего трофического звена изотопный состав ЖК легче, чем у предыдущего (Рисунок 4.11). Хотя не для всех ЖК полученные различия были статистически достоверны. Перифитон и личинки ручейников достоверно не различались по значениям $\delta^{13}\text{C}$ 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-3 и 22:6n-3 (Рисунок 4.11). Личинки ручейников и гаммариды достоверно не различались по значениям $\delta^{13}\text{C}$ 18:0, 18:1n-9, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3 (Рисунок 4.11). Напротив, в рыбах значения изотопных соотношений углерода всех ЖК были достоверно ниже по сравнению с таковыми в гаммаридах и в остальных звеньях трофической цепи (Рисунок 4.11). Данные со средними значениями изотопных соотношений углерода ЖК в водном мхе представлены на отдельном рисунке (Рисунок 4.12), поскольку во мхе было обнаружено только 5 из 9 исследуемых ЖК, и изотопные значения были существенно ниже по сравнению с остальными организмами.

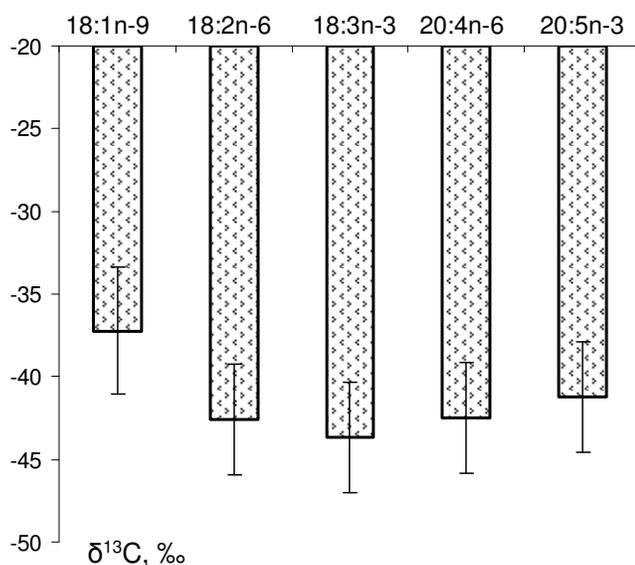


Рисунок 4.12. Средние значения изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) отдельных ЖК водного мха (*F. antipyretica*) из литорали р. Енисей, 2008–2011 гг.

Среди ЖК мха самые низкие изотопные сигналы были обнаружены в 18:3n-3. Однако, различия между значениями $\delta^{13}\text{C}$ всех ЖК были статистически недостоверные, вероятно, из-за небольшого числа повторностей. Однако, значения изотопных соотношений углерода во всех ЖК мха были достоверно (тест Фишера *post-hoc*) ниже по сравнению с таковыми в остальных организмах, а именно, в перифитоне, личинках ручейников, гаммаридах и рыбе.

Поскольку некоторые исследователи измеряют изотопные соотношения углерода ЖК отдельных фракций липидов, в основном ТАГ и полярных липидов (Koussoroplis et al., 2010; Vec et al., 2011), мы дополнительно сравнили значения изотопных соотношений углерода ЖК общих липидов и ТАГ гаммарид. Согласно параметрическому и непараметрическому тестам, достоверных различий ни для одной ЖК обнаружено не было (Таблица 4.12).

Таблица 4.12.

Средние значения изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C} \pm \text{SE}$, ‰) отдельных ЖК общих липидов и триацилглицеринов гаммарусов *E. viridis* из литорали р. Енисей. Достоверность различий определялась по *t*-тесту Стьюдента и Т-тесту Вилкоксона.

ЖК	Общие липиды	ТАГ	<i>t</i>	T
18:0	-26.6 ± 1.0	-26.7 ± 0.7	0.084	18.0
18:1n-9	-28.6 ± 1.5	-27.9 ± 0.8	0.474	15.0
18:2n-6	-32.0 ± 1.9	-32.4 ± 1.1	0.221	21.0
18:3n-3	-36.8 ± 1.1	-35.8 ± 0.9	0.990	15.0
18:4n-3	-32.5 ± 0.9	-33.7 ± 0.8	2.057	6.0
20:4n-6	-29.9 ± 1.2	-29.9 ± 1.0	0.052	22.0
20:4n-3	-35.3 ± 3.8	-28.1 ± 4.0	0.466	17.0
20:5n-3	-29.8 ± 1.1	-29.3 ± 0.7	0.532	20.0
22:6n-3	-27.8 ± 1.1	-28.6 ± 1.1	0.172	17.0

Как и эксперименты с дафниями, полевые исследования наглядно демонстрируют трофическое фракционирование значений изотопных соотношений углерода всех исследованных ЖК, включая незаменимые 18:2n-6

и $18:3n-3$, между пищевыми источниками и потребителями (в цепи от перифитонных микроводорослей до рыбы). Снижение значений изотопных соотношений углерода в отдельных ЖК у потребителей по сравнению с пищевыми источниками было обнаружено многими авторами. Например, в экспериментальных условиях значения $\delta^{13}C$ ЖК двух видов фораминифер были ниже таковых их источников пищи (Uhle et al., 1997). Значения $\delta^{13}C$ $18:3n-3$ в *Caridina cantonensis* (креветках из ручьёв Гонконга) были значительно ниже, чем в перифитоне (Lau et al., 2009). В экспериментах с контролируемой диетой человека Rhee с соавторами (1997) обнаружили более низкие значения изотопных соотношений углерода $18:2n-6$ (на ‰) в сыворотке крови, чем в пище, что не было обнаружено для насыщенных и моноеновых ЖК.

Таким образом, существование трофического фракционирования изотопных значений углерода незаменимых ЖК между источниками пищи и потребителями не вызывает сомнений. Следовательно, полученные нами экспериментальные и полевые данные, а также многочисленные литературные данные противоречат основному принципу использования метода ИАОВ – идентичности значений изотопных соотношений углерода незаменимых $18:2n-6$ и $18:3n-3$ в потребителях и их источниках пищи. Некоторые авторы, получив результаты, подобные нашим, ссылаются на существование дополнительного неучтённого уникального источника пищи у исследуемых консументов (Abrajano et al., 1994; Pond et al., 2008). Однако, Veefkind (2003), обобщив свои и литературные данные по морским экосистемам, заключил, что объяснение данной закономерности, обнаруженной у организмов различных трофических уровней из разных экосистем, наличием уникального неучтённого источника пищи, кажется весьма сомнительным. Более того, существование уникальных неучтённых источников пищи не может объяснить результаты, полученные в экспериментальных условиях с контролируемой диетой (Rhee et al., 1997; Parrish et al., 2007; Vec et al., 2011).

В нашей работе дополнительный источник пищи – водный мох, вероятно, мог вызвать занижение значений изотопных соотношений углерода

незаменимых ЖК в личинках ручейников и гаммарусах относительно их основного источника пищи - перифитона. Хотя, судя по процентному содержанию специфических ацетиленовых ЖК водного мха в зообентосе (Таблица 4.11) его вклад в питание животных был пренебрежимо мал и составляет не более 5% (Kalachova et al., 2011). Более того, водный мох не объясняет более низкие значения изотопных соотношений углерода ЖК в хариусе по сравнению с зообентосом, поскольку водный мох не являлся компонентом питания хариуса. Основным источником пищи для хариуса были гаммариды, поскольку они составляли основу пищевого комка хариуса, и биомасса гаммарусов в 10 раз превышала суммарную биомассу всех остальных таксонов зообентоса на исследуемом участке р. Енисей (Sushchik et al., 2006, 2007).

Итак, на основании результатов экспериментальной работы, полевых исследований и литературных данных мы полагаем, что более низкие значения изотопных соотношений углерода ЖК, в том числе незаменимых, в консументах по сравнению с источниками пищи – это общее явление, характерное для всех трофических цепей в водных экосистемах. Вариабельность такого трофического фракционирования на данном этапе сложно предсказать, необходимы дополнительные исследования большого количества разнообразных консументов из различных водных экосистем.

При обобщении полученных значений $\delta^{13}\text{C}$ в водном мхе, перифитоне, личинках ручейников, гаммарусах и рыбе была обнаружена параболическая зависимость: $18:0 > 18:1n-9 > 18:2n-6 > 18:3n-3 < 18:4n-3 < 20:4n-6 < 20:5n-3 \approx 22:6n-3$ (Рисунок 4.11 и 4.12). Подобную тенденцию с самыми низкими значениями $\delta^{13}\text{C}$ в незаменимых ЖК можно встретить в работах других авторов. Например, аналогичная зависимость представлена в работе Veefkind (2003) для морской пелагической трофической цепи. Parrish с соавторами (2007) в экспериментальной работе, проведённой на трёх звеньевой трофической цепи, состоящей из простейших, коловраток и трески, обнаружили, что длинноцепочечные ПНЖК имели более низкие значения изотопных

соотношений углерода по сравнению с остальными ЖК. Значения $\delta^{13}\text{C}$ C20 и C22 ПНЖК динофлагелят *Amphidinium* sp. и *Gymnodinium* были на 8‰ выше, чем значения $\delta^{13}\text{C}$ C18 ЖК (Schouten et al., 1998). В некоторых таксонах зоопланктона, а именно в видах родов *Bosmina*, *Euchlanis* и *Brachionus* значения $\delta^{13}\text{C}$ C18 ненасыщенных ЖК были ниже, чем таковые 18:0 и 20:5n-3 (Pel et al., 2003). Значения $\delta^{13}\text{C}$ 18:3n-3 и 18:4n-3 в осаждающихся органических частицах в Средиземном море были ниже, чем значения $\delta^{13}\text{C}$ остальных ЖК, включая 20:5n-3, 22:6n-3 и особенно 18:1n-9 (Tolosa et al., 2004). В таких рыбах, как дорадо (*Sparus aurata*) и морской окунь из природной экосистемы и аквакультуры, значения $\delta^{13}\text{C}$ 18:2n-6 были существенно ниже, чем таковые 18:0, 18:1n-9, 20:5n-3 и 22:6n-3 (Bell et al., 2007; Morrison et al., 2007). В работе Budge с соавторами (2011) тоже изображена параболическая зависимость для $\delta^{13}\text{C}$ ЖК морских птиц с известным рационом.

В первой части параболической зависимости (18:0 > 18:1n-9 > 18:2n-6 > 18:3n-3) незаменимые ЖК, особенно 18:3n-3, имеют более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с более насыщенными предшественниками, что хорошо согласуется с кинетическим изотопным эффектом, согласно которому в более ненасыщенных ЖК значения изотопных соотношений углерода ниже, чем у их предшественников (Abrajano et al., 1994; Johnston et al., 1995; Vec et al., 2011). Напротив, вторая часть параболической зависимости (18:3n-3 < 18:4n-3 < 20:4n-6 < 20:5n-3 ≈ 22:6n-3) противоречит кинетическому изотопному эффекту. Известно, что в растениях десатуразы, участвующие в синтезе 18:2n-6 и 18:3n-3, “отсчитывают” место десатурации с метильного конца молекулы, в то время как $\Delta 6$ десатураза, синтезирующая 18:4n-3 из 18:3n-3, “отсчитывает” место десатурации с карбоксильного конца молекулы (Sperling et al., 2003). Возможно, что изотопное фракционирование, происходящее в соответствии с кинетическим изотопным эффектом, способны осуществлять только метилен-концевые десатуразы, но не карбоксил-концевые десатуразы, хотя это лишь умозрительное предположение, требующее тщательной проверки.

Остаётся непонятным, почему значения $\delta^{13}\text{C}$ в 20:5n-3 и 22:6n-3 были выше на 3–6‰, чем таковые в их предшественниках 18:2n-6 и 18:3n-3. Попытаемся объяснить полученный результат. Известно, что ЖК синтезируются *de novo* из пула ацетата (ацетил-КоА), имеющего определённое значение $\delta^{13}\text{C}$ (Рисунок 4.13). Согласно кинетическому изотопному эффекту, ферменты избирательно связываются с молекулами с более лёгким изотопным составом, в результате чего образовавшиеся продукты имеют более лёгкий изотопный состав, чем их предшественники (DeNiro, Epstein, 1977). Однако, для синтеза 20:5n-3 из 18:3n-3 элонгазам необходимо присоединить 2 дополнительных атома углерода, т.е. ацетатную группу к ЖК-предшественнику. Очевидно, что для элонгации будет использоваться ацетил-КоА из общего пула ацетатов. Опираясь на кинетический изотопный эффект и на тот факт, что среди всех компонентов жирные кислоты имеют самые низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ (DeNiro, Epstein, 1977; Veefkind, 2003; Chamberlain et al., 2006), мы предполагаем, что значения $\delta^{13}\text{C}$ ацетатного пула должны быть существенно выше, по сравнению с таковыми ЖК. Действительно, в нашей работе значения изотопных соотношений общего углерода во всех организмах были на 5-15 ‰ выше, чем значения изотопных соотношений углерода ЖК. Очевидно, что в таком случае после добавления двух атомов углерода с высокими значениями $\delta^{13}\text{C}$ получившаяся 20:5n-3 будет иметь более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с 18:3n-3 (Рисунок 4.13).

Итак, применяя метод ИАОВ для изучения трофических взаимодействий в водных экосистемах необходимо учитывать две обнаруженные закономерности: 1) консументы имеют более низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ жирных кислот, чем их пищевые источники; 2) во всех трофических звеньях из С18, С20 и С22 ПНЖК самыми низкими значениями $\delta^{13}\text{C}$ обладают незаменимые С18 ПНЖК (параболическая зависимость).

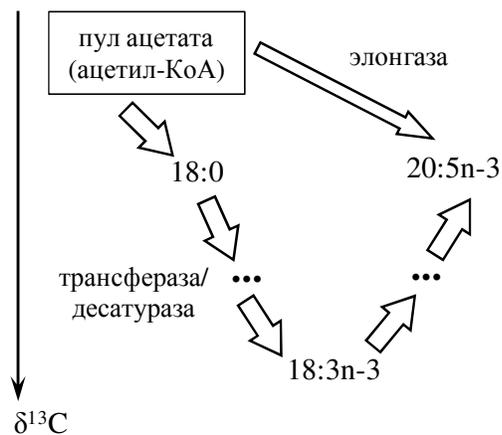


Рисунок 4.13. Схема синтеза ЖК из ацетил-КоА с учётом изменений изотопных соотношений углерода $\delta^{13}\text{C}$. Промежуточные продукты обозначены “...” (пояснения к рисунку находятся в тексте).

Однако, даже в относительно простом лабораторном эксперименте интерпретация полученных результатов ИАОВ оказалась довольно сложной. Мы полагаем, что использование этого метода для выявления трофических взаимодействий в естественных многокомпонентных сообществах может оказаться ещё более затруднительным, а интерпретация полученных результатов неоднозначной и ненадёжной.

ГЛАВА. 5. ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕНОСА ВЕЩЕСТВ РАЗНОЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ПО ТРОФИЧЕСКИМ ЦЕПЯМ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Количественная оценка переноса вещества и энергии по трофическим цепям составляет одну из ключевых задач экологии. Одной из количественных характеристик является эффективность переноса вещества и энергии между звеньями трофической цепи, что выражается в соотношении продукции одного трофического уровня к продукции предыдущего трофического уровня (Lindeman, 1942; Pauly, Christensen, 1995; Schulz et al., 2004). Со времён пионерской работы Раймонда Линдемана (Lindeman, 1942) принято считать, что эффективность переноса вещества и энергии от предыдущего трофического звена к следующему составляет в среднем около 10%, т.е., лишь 10% органического вещества, продуцированного на предыдущем трофическом уровне, включается в продукцию следующего трофического уровня, а 90% органического вещества сжигается в процессе метаболизма. Десятипроцентная эффективность передачи вещества и энергии между трофическими уровнями отражена в основополагающем принципе “экологических пирамид”, а именно, «пирамиды энергии (или пирамиды продукции)» (Одум, 1975). Более позднее изучение эффективности переноса вещества и энергии в морских экосистемах обнаружило высокую вариабельность данного показателя, а именно, от 2% до 24%, однако в среднем эффективность переноса составляла 10% (Pauly, Christensen, 1995). В озёрах эффективность переноса органического вещества между фито- и зоопланктоном варьировала в широких пределах: 5-30% (Lacroix et al., 1999), в то время как для более высоких трофических уровней в пелагических пищевых цепях эффективность переноса составляла около 10% (Schulz et al., 2004). Основным строительным компонентом и источником энергии консументов служит органический углерод, который либо образует новую биомассу, либо катаболизируется, поэтому зачастую продуктивность и эффективность переноса органического вещества оценивается по общему

органическому углероду без разделения на отдельные вещества (Pauly, Christensen, 1995; Schulz et al., 2004).

Однако, некоторые органические вещества могут накапливаться в биомассе, а, следовательно, эффективность их переноса может оказаться значительно выше, чем общего углерода. Напротив, другие вещества могут, в основном, расходоваться для получения энергии и тогда эффективность их переноса окажется существенно ниже. Среди физиологически ценных веществ есть такие, которые считаются незаменимыми для животных, поскольку они не могут быть синтезированы животными *de novo*, например, ПНЖК семейства n-3, а именно АЛК, ЭПК и ДГК (Arts et al., 2001; Wacker, Von Elert, 2001; Soreman et al., 2002; Garg et al., 2006). С другой стороны, к животным с пищей попадают ЖК, например, С16 ПНЖК семейства n-4 и n-1, которые не играют особой физиологической роли у животных и не используются для синтеза других физиологически ценных веществ. Эти ЖК служат лишь источником энергии для животных, подвергаясь митохондриальному β -окислению (Leonard et al., 2004). Нами впервые была поставлена и решалась задача сравнительной оценки эффективности переноса по трофической цепи различных органических веществ.

5.1. Эффективность переноса ПНЖК и общего органического углерода между продуцентами и консументами эвтрофного водохранилища

В данной главе представлены результаты сравнения эффективности переноса (ЭП) физиологически ценных ПНЖК и ПНЖК, являющихся только источником энергии для животных. Работы выполнялись на небольшом водохранилище, расположенном на р. Бугач в окрестностях г. Красноярск. ЭП групп ПНЖК и общего органического углерода между продуцентами (фитопланктоном) и консументами первого порядка (зоопланктоном) были рассчитаны для трёх вариантов. В первом варианте ЭП рассчитывалась для пары фитопланктон-зоопланктон, собранных в одну дату. Этот вариант был обозначен как ЭП “без сдвига”. Во втором варианте ЭП рассчитывалась с

учётом того, что перенос вещества между трофическими звеньями происходит не мгновенно, а с задержкой. Например, известно, что наилучшие значения коэффициентов корреляции между ЖК составами фито- и зоопланктона были получены с недельным сдвигом (Taipale et al., 2009; Gladyshev et al., 2010). Поэтому во втором варианте ЭП была рассчитана для пары фитопланктон-зоопланктон с использованием данных по фитопланктону, собранных на неделю раньше, чем зоопланктон. Этот вариант был обозначен как ЭП “со сдвигом”. В третьем варианте использовались данные фито- и зоопланктона усреднённые за один месяц. Этот вариант был обозначен как ЭП “месяц”.

В течение вегетационных сезонов (май-сентябрь) 2007 и 2008 гг. первичная продукция варьировала в пределах 0.13 – 7.56 г С/м² в сутки, кроме двух дат в мае, когда продукция фитопланктона достигала экстремально высоких значений, обусловленных интенсивным развитием диатомовых водорослей (Рисунок 5.1). Среднее значение первичной продукции за весь исследованный период составило 4.50 ± 1.02 г С/м² в сутки. Продукция зоопланктона варьировала от 0.002 до 0.783 г С/м² в сутки, и в среднем составляла 0.151 ± 0.026 г С/м² в сутки (Рисунок 5.1). Увеличение продукции зоопланктона не совпадало с увеличением продукции фитопланктона, а происходило с некоторой задержкой во времени (Рисунок 5.1). Сезонное повышение отношения абсолютного содержания С18-С22 ПНЖК n-3 к содержанию общего органического углерода (С18-С22 ПНЖК n-3/С) в фитопланктоне происходило весной, в период доминирования диатомей, и осенью, в период массового развития динофитовых и диатомовых водорослей (Рисунок 5.1). Соотношение С18-С22 ПНЖК n-3/С в зоопланктоне в два раза превосходило таковое в фитопланктоне, 35.3 ± 2.9 мг/г и 19.4 ± 1.3 мг/г, соответственно (парный тест Вилкоксона, $T = 32.0$, $p = 0.000001$, число пар, $n = 37$). Сезонные динамики соотношений С16 ПНЖК/С и С18-С22 ПНЖК n-3/С в фитопланктоне были похожими (Рисунок 5.1 и 5.2), коэффициент корреляции (r) составил 0.67 (при $p < 0.05$, $n = 38$). Напротив, сезонные динамики соотношений С16 ПНЖК/С и С18-С22 ПНЖК n-3/С в зоопланктоне

различались ($r = 0.14$, при $p < 0.05$, $n = 37$) (Рисунок 5.1 и 5.2). В отличие от соотношений C18-C22 ПНЖК n-3/C, средние значения C16 ПНЖК/C в зоопланктоне были достоверно ниже, чем в фитопланктоне, 3.4 ± 0.5 мг/г и 5.4 ± 1.5 мг/г, соответственно ($T = 88.0$, $p = 0.000070$, $n = 37$).

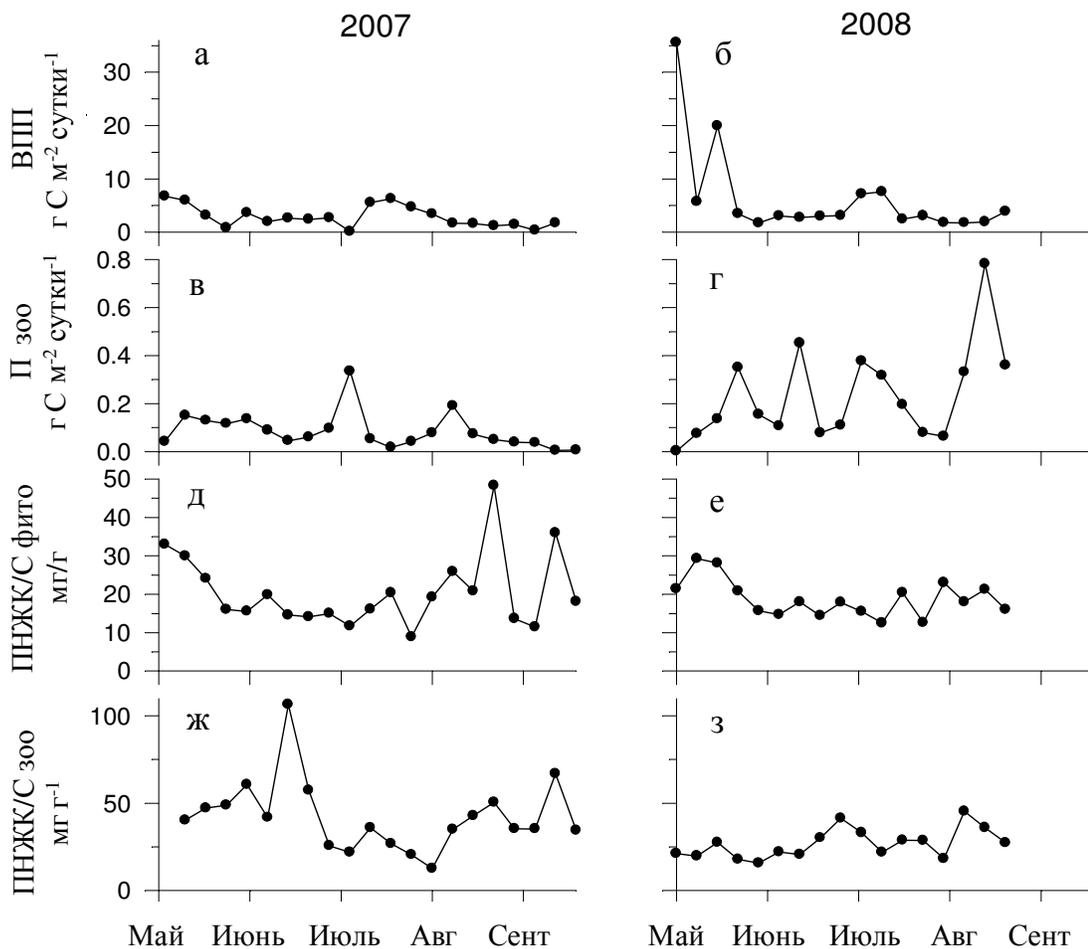


Рисунок 5.1. Сезонная динамика (а, б) валовой первичной продукции фитопланктона (ВПП, $\text{г С м}^{-2} \text{сутки}^{-1}$), (в, г) вторичной продукции зоопланктона (П зоо , $\text{г С м}^{-2} \text{сутки}^{-1}$) и отношения абсолютного содержания C18-C22 ПНЖК семейства n-3 к содержанию общего органического углерода (ПНЖК/С, мг г^{-1}) в биомассе фитопланктона (д, е) и зоопланктона (ж, з) в водохранилище Бугач с мая по сентябрь 2007 и 2008 гг.

Продукция C18-C22 ПНЖК n-3 фитопланктоном варьировала в пределах 1.5 – 746.4 мг/м² в сутки, и в среднем составляла 92.9 ± 23.7 мг/м² в сутки. Продукция C18-C22 ПНЖК n-3 зоопланктоном варьировала в пределах 0.05 – 28.15 мг/м² в сутки, и в среднем составляла 4.92 ± 0.86 мг/м² в сутки. Продукция C16 ПНЖК фитопланктоном варьировала в пределах 0.5 – 374.3 мг/м² в сутки, и в среднем составляла 31.3 ± 10.5 мг/м² в сутки. Продукция C16 ПНЖК зоопланктоном варьировала в пределах 0.02–3.46 мг/м² в сутки, и в среднем составляла 0.47 ± 0.10 мг/м² в сутки.

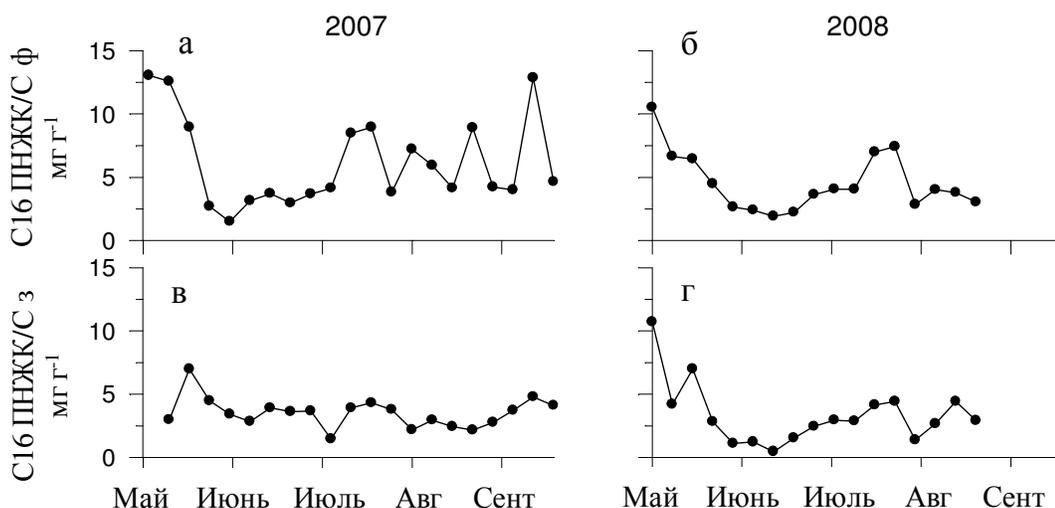


Рисунок 5.2. Сезонная динамика соотношения абсолютного содержания C16 ПНЖК и содержания общего органического углерода (C16 ПНЖК/С, мг г⁻¹) в биомассе фитопланктона (а, б) и зоопланктона (в, г) в водохранилище Бугач с мая по сентябрь 2007 и 2008 гг.

Средние значения ЭП для общего органического углерода, C18-C22 ПНЖК n-3 и C16 ПНЖК приведены в Таблице 5.1. При расчёте ЭП “без сдвига” и ЭП “со сдвигом” данные от 18 июля 2007 года были исключены из анализа (Рисунок 5.3), поскольку полученные значения были чрезмерно высокими 260%, 488% и 92%. Однако при усреднении ЭП за месяц выбивающихся значений получено не было, поэтому данные от 18 июля 2007 так же были использованы для расчётов. Самые высокие значения ЭП “месяц”

для общего органического углерода, C18-C22 ПНЖК n-3 и C16 ПНЖК были обнаружены в августе 2008 г. и составили 13%, 27% и 11%, соответственно (Рисунок 5.4). Во всех трёх вариантах расчётов ЭП C18-C22 ПНЖК семейства n-3 была достоверно выше, чем общего органического углерода (Таблица 5.1). Напротив, эффективность переноса C16 ПНЖК в вариантах “без сдвига” и “со сдвигом” была достоверно ниже, чем ЭП общего органического углерода. В варианте “месяц” достоверных различий в эффективности переноса C16 ПНЖК и общего органического углерода обнаружено не было (Таблица 5.1).

Таблица 5.1.

Средние значения эффективности переноса, % (\pm SE) общего органического углерода (C), C18–C22 ПНЖК семейства n-3 (ПНЖК) и C16 ПНЖК при трёх вариантах расчётов; статистическая достоверность (p) согласно парному тесту Вилкоксона, (n , число пар).

Вариант	C	ПНЖК	C16 ПНЖК	$p_{C/ПНЖК}$	$p_{C/C16 ПНЖК}$	n
ЭП “без сдвига”	5.9 \pm 1.2	12.0 \pm 2.6	5.0 \pm 1.5	0.000006	0.001252	36
ЭП “со сдвигом”	6.2 \pm 1.5	12.7 \pm 3.2	5.0 \pm 1.6	0.000004	0.004188	34
ЭП “месяц”	4.8 \pm 1.3	9.3 \pm 2.7	3.3 \pm 0.2	0.007686	0.050613	9

Между ЭП “месяц” общего органического углерода и C18-22 ПНЖК семейства n-3 и усреднённой за месяц первичной продукцией была обнаружена обратная зависимость (r для логарифмированных данных составил -0.69 и -0.70, соответственно, при $p < 0.05$, $n = 9$). Подобные результаты были получены при расчёте ЭП “без сдвига”: для общего органического углерода и первичной продукции $r = -0.65$, и для C18-22 ПНЖК семейства n-3 и первичной продукции $r = -0.69$ (при $p < 0.05$, $n = 35$).

Обнаруженное нами более высокое соотношение C18-C22 ПНЖК семейства n-3/C в зоопланктоне по сравнению с таковым в фитопланктоне было описано и другими авторами (например, Kainz et al., 2004; Smyntek et al., 2008). Однако, эти авторы не предлагают объяснений полученных результатов. В

отличие от фитопланктона, зоопланктон, как и большинство других животных, не способны синтезировать n-3 ПНЖК *de novo* (например, Bell, Tocher, 2009), следовательно, их источником является пища. Нами впервые было продемонстрировано, что причиной более высокого абсолютного содержания n-3 ПНЖК в зоопланктоне является в два раза более высокая эффективность переноса этих ПНЖК, по сравнению с общим углеродом.

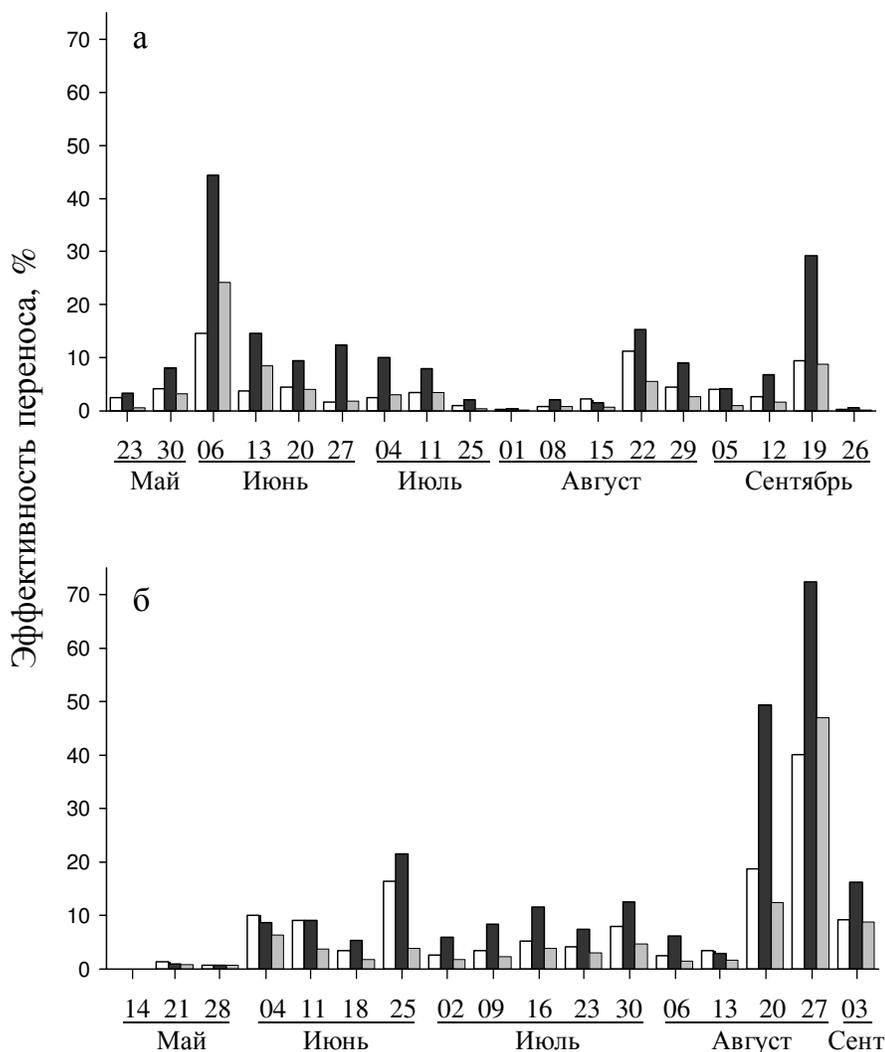


Рисунок 5.3. Эффективность переноса “без сдвига” общего органического углерода (белые столбики), С18–С22 ПНЖК семейства n-3 (чёрные столбики) и С16 ПНЖК (серые столбики) между продуцентами (фитопланктоном) и консументами (зоопланктоном) в водохранилище Бугач с мая по сентябрь 2007 (а) и 2008 (б) годах. Столбики за 14 мая 2008 г. не видны, поскольку значения слишком малы (0.006%, 0.007% и 0.007%, соответственно).

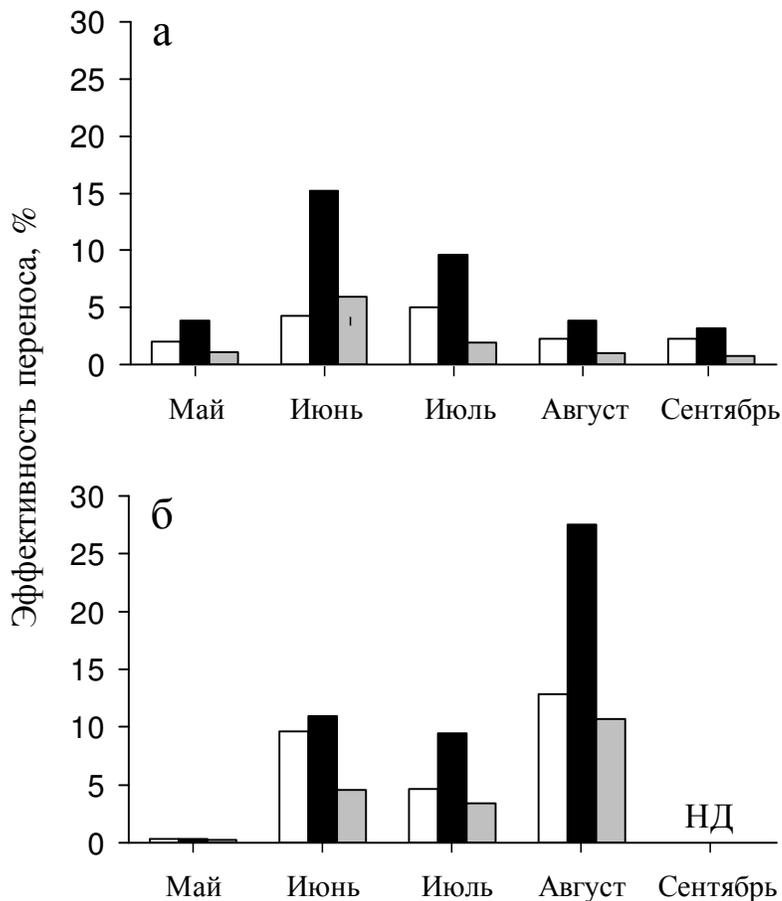


Рисунок 5.4. Эффективность переноса “месяц” общего органического углерода (белые столбики), C18–C22 ПНЖК семейства n-3 (чёрные столбики) и C16 ПНЖК (серые столбики) между продуцентами (фитопланктоном) и консументами (зоопланктоном) в водохранилище Бугач с мая по сентябрь 2007 (а) и 2008 (б) годах. НД – нет данных.

Напротив, C16 ПНЖК, не играющие важной физиологической роли, и синтезируемые исключительно фитопланктоном, передавались от продуцентов к консументам с эффективностью переноса ниже, чем общего органического углерода и, тем более, чем C18-C22 ПНЖК семейства n-3. Абсолютное содержание C16 ПНЖК в зоопланктоне в среднем было в 1.6 раза меньше, чем в сестоне (фитопланктоне). Количество энергии, выделяющееся при окислении липидов, более чем в два раза превосходит количество энергии, выделяющееся при окислении той же массы других углерод содержащих молекул (Lehninger et

al., 1993). Очевидно, С16 ПНЖК у животных в большей степени подвергаются окислению, чем другие органические вещества, включая физиологически ценные n-3 ПНЖК. На лабораторной культуре дафний Brett с соавторами (2006) показали, что незаменимые ПНЖК аккумулировались в биомассе этих животных. Авторы предположили, что для поддержания высокого содержания n-3 ПНЖК дафнии преимущественно катаболизируют другие ЖК (Brett et al., 2006). Это предположение подтверждается и нашими данными. Однако полученные нами данные распространяются только на определённый видовой состав и две размерные группы: < 130 мкм (фитопланктон) и > 130 мкм (зоопланктон). Возникает вопрос: если использовать другие размерные группы фито- и зоопланктона и другой видовой состав, будут ли получены подобные результаты? Некоторые авторы исследовали ЖК состав нескольких размерных групп сестона и зоопланктона (Maazouzi et al., 2008; Kainz et al., 2009). Maazouzi с соавторами (2008) не обнаружили достоверных различий в абсолютном содержании ЖК между двумя мелкоразмерными группами планктона (50-100 мкм и 100-200 мкм) и двумя крупноразмерными группами планктона (200-500 мкм и > 500 мкм). Kainz с соавторами (2009) тоже не обнаружили достоверных различий в абсолютном содержании незаменимых ПНЖК между тремя размерными группами сестона, а именно, 0.7–35 мкм, 35–64 мкм и 64–100 мкм, но обнаружили увеличение абсолютного содержания незаменимых ПНЖК в размерной группе > 200 мкм, соответствовавшей зоопланктону. Таким образом, наш выбор двух размерных групп (< 130 мкм - фитопланктон и > 130 мкм - зоопланктон), основанный на данных многих работ (Ahlgren et al., 1997; DeMott, Gulati, 1999; Gutseit et al., 2007; Taipale et al., 2009) кажется вполне целесообразным. Поскольку многие авторы обнаружили более высокое абсолютное содержание незаменимых ПНЖК в зоопланктоне разных таксонов, например, ветвистоусых и веслоногих ракообразных (Kainz et al., 2004; Smyntek et al., 2008), включая морские виды (Rossi et al., 2006), то, очевидно, не видовой состав зоопланктона из водохранилища Бугач повлиял на в 2 раза более высокую эффективность переноса n-3 ПНЖК по сравнению с

общим органическим углеродом. Кроме того, аккумуляцию ЭПК и ДГК нами было обнаружено и в трофической паре перифитон-зообентос в реке Енисей (Гладышев и др., 2009). Соотношение абсолютного содержания ЭПК+ДГК к содержанию общего органического углерода в фитоперифитоне составляло 8.7 ± 2.2 мг/г, в то время как в разных группах зообентоса, а именно, гаммаридах, личинках ручейников и хирономид 25.5 ± 2.8 мг/г, 29.2 ± 3.5 мг/г и 31.5 ± 4.7 мг/г, соответственно (Гладышев и др., 2009). Более высокая эффективность переноса физиологически ценных n-3 ПНЖК означает, что в концепции «пирамиды продукций» следует в отдельности рассматривать эффективности переносов разных органических веществ. Мы полагаем, что эта концепция нуждается в уточнении согласно новым данным и представлениям.

Незаменимые ПНЖК могут составлять существенную часть общего органического углерода организмов разных трофических уровней. В исследуемом водохранилище в биомассе продуцентов эти ПНЖК составляли около 2% от общего органического углерода, а в биомассе консументов – около 11%. Очевидно, что от абсолютного содержания ПНЖК в фитопланктоне зависит эффективность переноса этих веществ по пищевым цепям в водных экосистемах. Согласно гипотезе, выдвинутой Müller-Navarra с соавторами (2000, 2004), низкое абсолютное содержание незаменимых ПНЖК в фитопланктоне, по сути, создаёт эффект “бутылочного горлышка” для транспорта углерода от продуцентов к консументам в пелагических пресноводных экосистемах. Результаты нашей работы подтверждают данную гипотезу.

Какие же могут быть причины и последствия такой variability эффективности переноса ПНЖК? Эффективность переноса ПНЖК в водохранилище Бугач отрицательно коррелировала с первичной продукцией. Вероятно, при высокой доступности ПНЖК, обеспечиваемой высокой первичной продукцией, зоопланктон интенсивно катаболизирует ПНЖК, включая незаменимые. Напротив, в условиях низкой первичной продукции, сопровождаемой дефицитом ПНЖК, эти физиологически ценные вещества не

катаболизируются, а аккумулируются в биомассе зоопланктона. Такая биоаккумуляция важна для организмов высших трофических уровней, например, для молоди рыб, которым для нормального роста и развития необходимы высокие количества физиологически ценных ПНЖК (Sargent et al., 1999; Soreman et al., 2002; Vizcaino-Ochoa et al., 2010). Аккумулируя ПНЖК, зоопланктон увеличивает качество пищи для последующих звеньев трофической цепи водоёмов. Такое увеличение может быть особенно важным в условиях дефицита пищи, например, при низкой первичной продукции.

Сезонные максимумы эффективности переноса углерода от продуцентов к консументам в исследуемом нами эвтрофном водохранилище были зафиксированы в начале и конце лета (или начале осени). В олиготрофном озере Штехлин (Германия) эффективность переноса углерода от продуцентов (фитопланктон) к первичным консументам (зоопланктон) была минимальна в апреле (7.1%) и максимальна в сентябре (38.1%) (Schulz et al., 2004). Значения эффективности переноса углерода в олиготрофном озере оказались значительно выше, чем полученные нами значения для эвтрофного водохранилища Бугач. Lacroix с соавторами (1999) обнаружили связь между трофностью водоёма и эффективностью переноса углерода: чем выше трофический статус водоёма, тем ниже эффективность переноса углерода. По их данным эффективность переноса углерода от фитопланктона к зоопланктону в ультра-олиготрофных озёрах составляла около 30%, а в эвтрофных озёрах – около 7% (Lacroix et al., 1999). Таким образом, данные по олиготрофному озеру Штехлин и по изученному нами эвтрофному водохранилищу Бугач подтверждают закономерность, обнаруженную Lacroix с соавторами. Дополнительно Lacroix с соавторами (1999) рассчитали среднегодовую эффективность переноса углерода между фито- и зоопланктоном в мелководных и глубоководных эвтрофных озёрах, которая составила 7% и 5%, соответственно. В водохранилище Бугач среднее за вегетационный сезон значение эффективности переноса углерода составляло около 5%, что хорошо согласуется с данными Lacroix с соавторами и отражает общую закономерность эффективности

переноса для эвтрофных водоёмов. Среднемесячная эффективность переноса углерода, измеренная нами для одного водохранилища, отрицательно коррелировала со среднемесячной первичной продукцией аналогично данным мета-анализа среднегодовой эффективности переноса углерода и трофности нескольких озёр, полученным Lacroix с соавторами (1999).

Согласно всем трём вариантам подсчёта, эффективности переноса незаменимых ПНЖК семейства n-3 в 2 раза превышали эффективности переноса общего органического углерода. Самым объективным вариантом подсчёта эффективности переноса, мы полагаем, можно считать среднемесячный вариант, поскольку он демпфировал неправдоподобно высокие значения, полученные в отдельные даты. Кроме того, перенос веществ по трофической цепи является не одномоментным процессом, а интегральным за период времени.

Обнаруженная нами более высокая эффективность переноса физиологически ценных веществ, а, следовательно, их аккумуляция в биомассе верхних звеньев пищевых цепей, имеет важное значение для понимания некоторых экологических процессов. В нашем исследовании физиологически ценными веществами являлись длинноцепочечные ПНЖК семейства n-3, а именно ЭПК и ДГК. Поскольку синтезировать ЭПК и ДГК *de novo* в значительных количествах способны только некоторые группы микроводорослей, например, диатомовые, криптофитовые и динофитовые (Heinz, 1993; Cohen et al., 1995b; Harwood, 1996; Tocher et al., 1998), то водные экосистемы играют уникальную роль в биосфере, как основной источник длинноцепочечных ПНЖК семейства n-3 для всех животных, включая обитателей наземных экосистем (Gladyshev et al., 2009). ЭПК и ДГК, синтезированные микроводорослями, попадают к наземным животным через довольно длинные трофические цепи. Эти цепи помимо большого числа водных консументов включают амфибионтных насекомых, амфибий, околоводных птиц и хищников прибрежной зоны (Gladyshev et al., 2009). Обнаруженная нами более высокая эффективность переноса ЭПК и ДГК

относительно общего углерода в трофических цепях водных экосистем и, следовательно, аккумуляцию этих ПНЖК в биомассе верхних звеньев трофических цепей объясняет, каким образом верхние звенья получают необходимое количество этих физиологически ценных веществ. По закону классической «пирамиды продукции» это было бы невозможно.

Итак, в данной работе было обнаружено, что эффективность переноса физиологически ценных ЭПК и ДГК между фито- и зоопланктоном в два раза превышала эффективность переноса общего органического углерода. Полученные с пищей физиологически ценные ПНЖК не расходовались зоопланктоном на получение энергии, а аккумуляровались в биомассе, приводя к увеличению пищевого качества зоопланктона для следующих звеньев трофической цепи. Аккумуляция ЭПК и ДГК мы также наблюдали в трофической паре фитоперифитон-зообентос в р. Енисей (Гладышев и др., 2009). В экосистемах с низкой первичной продукцией концентрирование ЭПК и ДГК может оказаться особенно важным. На основании полученных нами данных мы полагаем, что аккумуляция ЭПК и ДГК происходит не только в паре продуценты – консументы первого порядка, но и в других парах трофической цепи. Однако, данное предположение нуждается в проверке.

5.2. Эффективность переноса ПНЖК и общего органического углерода между водной и наземной экосистемами через трофическую пару рыбы-птицы

Для проверки предположения аккумуляции физиологически ценных веществ в высших звеньях трофических цепей, и, соответственно о более высокой эффективности переноса этих веществ, были исследованы состав и содержание ЖК в птицах, а именно, в серой цапле (*Ardea cinerea* Linnaeus) и её основном источнике пищи - рыбе, а именно, в густере (*Blicca bjoerkna* Linnaeus). Колония серых цапель численностью более 100 взрослых особей, обитающая на расстоянии около 30 метров от уреза воды оз. Чистое (бассейн Горьковского водохранилища), из 16 видов рыб, зафиксированных в озере,

главным образом питалась густерой. Данный вывод был сделан на основании остатков пищи, обнаруженных под гнёздами.

Процентное содержание количественно значимых ЖК и суммарное абсолютное содержание ЖК в мышечной ткани серой цапли и густеры приведены в Таблице 5.2. ЖК состав этих видов животных был исследован впервые. В мышечной ткани серой цапли доминировали 18:1n-9, 16:0 и 18:0 (Таблица 5.2). Среди ПНЖК преобладали кислоты семейства n-6, а именно 20:4n-6 и 18:2n-6. Суммарное содержание физиологически ценных ЭПК и ДГК в серой цапле составляло $\approx 6\%$. Полученное значение оказалось приблизительно таким же, как в мышечной ткани домашних уток, питавшихся кормом, обогащенным рыбьим жиром (Schiavone et al., 2004). В мышцах того же вида уток, выращенного в экспериментальных условиях на корме, не содержащем рыбные компоненты, процент ЭПК и ДГК был на порядок ниже.

В мышечной ткани густеры доминировали 16:0 и 22:6n-3 (Таблица 5.2). Кроме того, было обнаружено высокое содержание 18:0, 18:1n-9, 20:4n-6 и 20:5n-3. Суммарное содержание ЭПК и ДГК в рыбе было в 4 раза выше, чем в птице и составляло $\approx 24\%$ (Таблица 5.2). Абсолютное содержание суммы всех ЖК в мышечной ткани серой цапли было в среднем в 6 раз выше, чем в мышцах густеры. Влажность мышечной ткани серой цапли и густеры составляла $70.4 \pm 0.9\%$ и $80.2 \pm 0.5\%$, соответственно.

В биохимических исследованиях, например, связанных с синтезом ЖК, а также в некоторых экологических исследованиях, например, при изучении спектров питания животных, важное значение имеет ЖК состав гидробионтов и относительное содержание отдельных ЖК. Однако, для количественного изучения трофических взаимодействий, в том числе оценки эффективности переноса веществ по трофическим цепям, и для определения пищевой ценности трофических звеньев необходимо измерять абсолютное содержание веществ (Gladyshev et al., 2007; 2017, 2018). В противном случае выводы могут оказаться ошибочными. Например, в данной работе процентное содержание ЭПК + ДГК у густеры оказалось в несколько раз выше, чем у цапли (Таблица 5.2).

Таблица 5.2.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) и суммарное абсолютное содержание ЖК (Сумма ЖК, мг/г сырой массы) в серой цапле *A. cinerea* (число проб, n=9), и в густере *B. bjoerkna* (n=9), из оз. Чистое (июнь-август 2008 г.).

ЖК	<i>A. cinerea</i>	<i>B. bjoerkna</i>
14:0	1.4 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1
ai15:0	0.4 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
i15:0	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0
i16	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
16:0	15.7 \pm 0.9	18.9 \pm 0.4
16:1n-9	0.5 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1
16:1n-7	8.2 \pm 0.5	2.8 \pm 0.2
ai17:0	0.6 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1
16:2n-6	0.1 \pm 0.1	0.0 \pm 0.0
16:2n-4	0.2 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
16:3n-4	0.1 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
18:0	15.2 \pm 1.0	9.8 \pm 0.7
18:1n-9	16.3 \pm 0.5	9.6 \pm 0.7
18:1n-7	4.7 \pm 0.2	3.9 \pm 0.1
18:2n-6	7.2 \pm 0.5	3.4 \pm 0.2
18:3n-3	2.7 \pm 0.2	1.9 \pm 0.2
18:4n-3	0.3 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0
20:0	0.3 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0
20:1n-9	0.4 \pm 0.0	0.3 \pm 0.1
20:2n-6	0.4 \pm 0.0	0.7 \pm 0.1
20:4n-6	9.8 \pm 0.9	10.0 \pm 0.5
20:5n-3	3.3 \pm 0.3	8.1 \pm 0.7
22:4n-6	1.0 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1
22:5n-6	0.6 \pm 0.0	1.3 \pm 0.1
22:5n-3	1.1 \pm 0.1	2.4 \pm 0.2
22:6n-3	2.7 \pm 0.4	15.5 \pm 0.8
Сумма ЖК	19.3 \pm 2.21	2.98 \pm 0.21

Однако, при пересчете на абсолютное содержание этих ПНЖК в биомассе животных получается противоположный результат. Абсолютное содержание

ЭПК + ДГК в мышечной ткани густеры составило в среднем 0.60 ± 0.02 мг/г сырого веса, в то время как в мышцах серых цапель этот показатель был в два раза выше, чем в рыбе, и составил 1.19 ± 0.17 мг/г. Различия между средними являются статистически достоверными по критерию Стьюдента: $t = 3.44$, $p < 0.01$, при степени свободы =16. Такое низкое абсолютное содержание ЭПК и ДГК в густере характерно и для некоторых массовых видов пресноводных рыб, включая, плотву, судака, окуня и линя (Cladis et al., 2014; Gladyshev et al., 2014; Joordens et al., 2014; Vasconi et al. 2015). Следует отметить, что перечисленные виды рыб наряду с густерой входили в рацион серых цапель.

Таким образом, абсолютное содержание физиологически ценных ПНЖК в грудных мышцах, составляющих основную часть биомассы цапель, увеличивалось по сравнению с таковым в биомассе их основного источника пищи – рыб.

Для определения пищевых источников ЖК у цапель был построен корреляционный граф процентного содержания ЖК запасных липидов (ТАГ) данных птиц (Рисунок 5.5). Анализ корреляционных графов выявил наличие двух основных кластеров ЖК. Кластер, состоящий из ЖК растительных (водорослевых) и бактериальных компонентов (Рисунок 5.5 а) и кластер, состоящий из ЖК, поступающих к серым цаплям с рыбной пищей (Рисунок 5.5 б). Отсутствие связи между α -линоленовой кислотой и ЭПК, ДГК позволяет сделать вывод об отсутствии эффективного собственного синтеза ЭПК и ДГК из предшественника (18:3n-3) у цапель. Как было установлено в Главе 5.1, повышение абсолютного содержания незаменимых ПНЖК в биомассе верхнего трофического уровня по сравнению с нижним может происходить только в том случае, если эффективность переноса ЭПК + ДГК по трофической цепи превышает эффективность переноса общего органического углерода, составляющую, как известно, около 10%. Очевидно, в исследованной трофической паре густера–серая цапля имела место именно более эффективная передача ПНЖК, противоречащая экологическому правилу 10% в «пирамиде продукции».

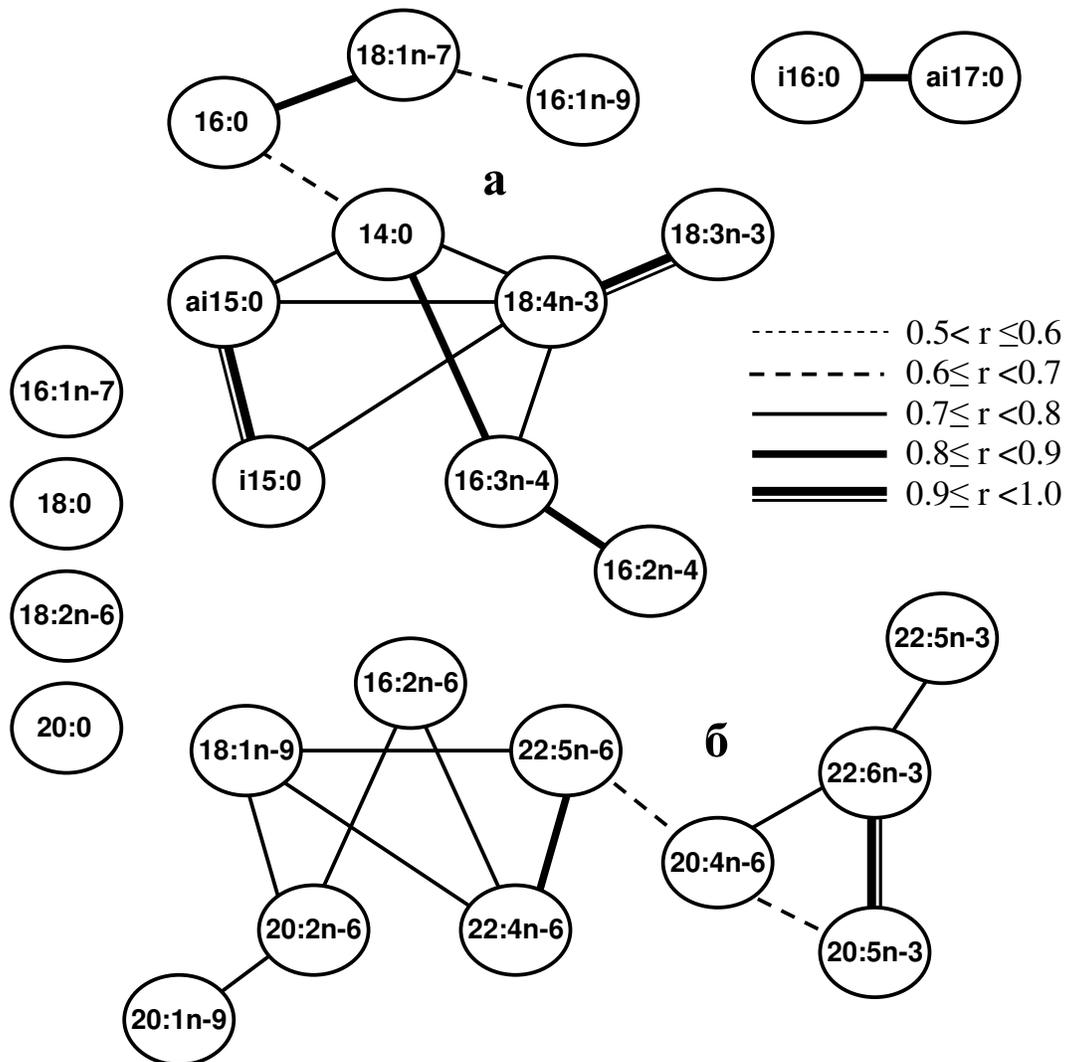


Рисунок 5.5. Корреляционный граф ЖК состава (% от общей суммы ЖК) триацилглицеринов серой цапли оз. Чистое (июнь-август 2008 г.): r – коэффициент корреляции Пирсона.

Итак, перенос незаменимых ПНЖК из водных экосистем в наземные по трофической цепи в паре рыбы–птицы может происходить с более высокой эффективностью, чем перенос общего органического углерода.

ГЛАВА. 6. ИЗУЧЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПИЩЕВЫХ ИСТОЧНИКОВ N-3 ПНЖК ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА И ПОИСК АЛЬТЕРНАТИВНЫХ ИСТОЧНИКОВ

6.1. Абсолютное содержание физиологически ценных n-3 ПНЖК в консервированной рыбе

Эффективно синтезировать физиологически ценные n-3 ПНЖК способны лишь некоторые виды водорослей, простейших, грибов, мхов и бактерий (Sayanova, Napier, 2004; Uttaro, 2006). Самое большое количество ЭПК и ДГК содержат микроводоросли (Таблица 6.1). На биосферном уровне более половины ЭПК и ДГК синтезируется именно микроводорослями, такими как, криптофитовые, диатомовые и динофитовые (Guschina, Harwood, 2009).

Таблица 6.1.

Абсолютное содержание (мг/г С) ЭПК, ДГК и их суммы в автотрофных и гетеротрофных организмах, способных синтезировать эти ПНЖК *de novo*. Цитируемая литература (источник).

Таксон	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
Микроводоросли				
Eustigmatophyceae				
<i>Nannochloropsis limnetica</i>	100.9	0.0	100.9	Martin-Creuzburg et al., 2010
Cryptophyceae				
<i>Cryptomonas</i> sp.	29.9	5.3	35.2	Martin-Creuzburg et al., 2010
<i>Rhodomonas lacustris</i> ^A	26.2	7.6	33.8	Ahlgren et al., 1992
<i>Rhodomonas lacustris</i>	44.5	3.0	47.5	Wenzel et al., 2012
<i>Rhodomonas salina</i>	22.6	17.9	40.5	Chu et al., 2008
<i>Rhodomonas salina</i>	20.7	13.3	34.0	Chen et al., 2011
<i>Rhodomonas</i> sp.	5.8	2.9	8.7	Chen et al., 2012
Bacillariophyceae				
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	20.6	2.1	22.7	Chu et al., 2008
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	40.8	11.4	52.2	Muller-Navarra, 1995
<i>Thalassiosira oceanica</i>	45.9	7.5	53.4	Chen et al., 2011
<i>Thalassiosira weissflogii</i>	18.6	3.2	21.8	Chen et al., 2012
Dinophyceae				
<i>Gyrodinium dominans</i>	11.1	38.4	49.5	Chu et al., 2008
<i>Oxryrhis marina</i>	4.0	47.6	51.6	Chu et al., 2008
<i>Prorocentrum dentatum</i>	0.5	6.2	6.7	Chen et al., 2012
<i>Peridiniopsis borgeti</i> ^A	8.3	11.7	20.0	Ahlgren et al., 1992
Prymnesiophyceae				
<i>Isochrysis galbana</i>	3.7	22.1	25.8	Wacker et al., 2002
<i>Isochrysis galbana</i>	8.1	27.0	35.1	Chen et al., 2011
<i>Phaeocystis globosa</i> ^B	1.7	4.9	6.6	Arendt et al., 2005
Prasinophyceae				
<i>Tetraselmis suecica</i>	22.0	0.0	22.0	Chu et al., 2008
Макроводоросли				

Таксон	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
Pheophyceae^C				
<i>Laminaria saccharina</i>	1.7	0.0	1.7	Fleurence et al., 1994
<i>Laminaria digitata</i>	1.5	0.0	1.5	Fleurence et al., 1994
<i>Fucus vesiculosus</i>	1.5	0.0	1.5	Fleurence et al., 1994
<i>Undaria pinnatifida</i>	4.5	0.0	4.5	Fleurence et al., 1994
<i>Halidrys siliquosa</i>	0.5	0.0	0.5	Fleurence et al., 1994
Rhodophyceae^D				
<i>Porphyra umbilicalis</i>	26.1	0.0	26.1	Fleurence et al., 1994
<i>Chondrus crispus</i>	1.0	0.0	1.0	Fleurence et al., 1994
<i>Palmaria palmata</i>	13.4	0.1	13.6	Fleurence et al., 1994
<i>Gracilaria verrucosa</i>	5.2	0.0	5.2	Fleurence et al., 1994
Водный мох				
Bryophyta				
<i>Fontinalis antipyretica^E</i>	10.1	0.4	10.5	Kalacheva et al., 2009
Арбускулярные микоризные грибы				
Glomeromycota				
<i>Glomus</i> spp.	6.0	0.0	6.0	Olsson et al., 1995
<i>Glomus irregulare^F</i>	6.6	0.0	6.6	Debiane et al., 2011
Сапротрофные грибы				
Zygomycota				
<i>Mortierella alpina^F</i>	8.1	0.0	8.1	Yu et al., 2011
Траустохитриды				
Labyrinthulomycetes^G				
<i>Aurantiochytrium</i> sp.	5.4	86.4	91.7	Chang et al., 2012
<i>Schizochytrium</i> sp.	7.8	30.0	37.8	Chang et al., 2012
<i>Thraustochytrium</i> sp.	14.7	56.6	71.3	Chang et al., 2012
Бактерии				
Gamma Proteobacteria				
<i>Shewanella putrefaciens^F</i>	2.4	0.0	2.4	Nichols et al., 1994
<i>Shewanella gelidimarina^F</i>	11.0	0.0	11.0	Nichols et al., 1997

A – рассчитано по таблицам 4 и 8 из Ahlgren et al., 1992.

B – рассчитано по таблице 1 из Arendt et al., 2005.

C – рассчитано, как средняя (30% C от сухой массы) по Flores-Moya, Fernandez, 1995; Henley, Dunton, 1995; Gomez, Wiencke, 1995; Gordillo et al., 2006.

D – рассчитано по Gordillo et al., 2006 (30% C от сухой массы).

E – рассчитано по таблице 1 и рисунку 1 из Kalacheva et al., 2009 (41% C от сухой массы).

F – рассчитано по Olsson et al., 1995 (50% C от сухой массы).

G – рассчитано по рисунку 4 из Chang et al., 2012

Синтезированные *de novo* ПНЖК по трофическим цепям от микроводорослей поступают к зоопланктону, к зообентосу и, наконец, к рыбам. Очевидно, что основным источником n-3 ПНЖК для человека служит именно рыба (например, Robert, 2006; Adkins, Kelley, 2010). Однако, абсолютное содержание ЭПК и ДГК в мышечной ткани разных видов рыб варьирует более, чем на два порядка (Gladyshev et al., 2013). Самое высокое и самое низкое абсолютное содержание суммы ЭПК и ДГК на сегодняшний день обнаружено в сайре *Cololabis saira* (36 мг/г сырой массы), представителе отряда Сарганообразные и в *Gymnura* spp. (0.12 мг/г сырой массы), представителе

отряда Хвостоклообразные (скаты), соответственно (Таблица 6.2). Итак, по абсолютному содержанию ЭПК+ДГК разные виды рыб могут различаться в 300 раз. Следовательно, для получения суточной нормы ЭПК+ДГК (0.5-1 г в сутки), рекомендованной различными организациями здравоохранения, одних рыб потребуется лишь несколько граммов, других же придётся съесть несколько килограммов.

Таблица 6.2.

Абсолютное содержание эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК), докозагексаеновой кислоты (ДГК) и их суммы (ЭПК+ДГК) (мг/г, сырой массы) в рыбе. Отряды и виды ранжированы по убыванию абсолютного содержания ЭПК + ДГК. Цитируемая литература (источник).

Таксон	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
Order Beloniformes				
<i>Cololabis saira</i> (сайра)	12.0	24.0	36.0	[1]
<i>Hemiramphus far</i>	0.47	3.90	4.37	[2]
<i>Belone belone</i> (белон)	0.01	0.15	0.16	[3]
Order Salmoniformes				
<i>Salvelinus boganidie</i>	10.0	22.8	32.8	[36]
<i>Coregonus autumnalis</i> (омуль)	8.1	9.1	17.3	[35]
<i>Salmo salar</i> (сёмга)	6.2	5.8	12.0	[22]
<i>Coregonus macrophthalmus</i>	6.41	4.34	10.75	[10]
<i>Oncorhynchus keta</i> (кета)	4.0	6.0	10.0	[23]
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (кижуч)	2.51	5.95	8.31	[11, 13]
<i>Salvelinus namaycush</i> (озёрный голец)	2.31	5.94	8.26	[11, 12, 13, 16]
<i>Coregonus lavaretus</i> (сиг)	3.02	4.93	7.94	[35]
<i>Coregonus sardinella</i> (ряпушка)	2.9	5.0	7.91	[35]
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (чавыча)	2.76	4.21	6.96	[11, 16]
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (горбуша)	1.97	4.47	6.43	[4, 23, 24]
<i>Coregonus nasus</i> (чир)	3.55	2.65	6.20	[36]
<i>Oncorhynchus nerka</i> (нерка)	2.12	3.88	6.01	[11, 23, 25]
<i>Coregonus tugun</i> (тугун)	2.59	3.13	5.71	[35]
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (микижа)	1.70	3.96	5.65	[11, 13, 26]
<i>Coregonus clupeaformis</i> (сельдевидный сиг)	2.40	3.23	5.63	[11, 13, 27]
<i>Salmo trutta</i> (кумжа)	1.03	3.12	4.15	[2, 26]
<i>Salvelinus alpinus</i> (арктический голец)	1.3	2.8	4.1	[26]
<i>Coregonus pelad</i> (пелядь)	1.1	2.1	3.22	[35]
<i>Coregonus albula</i>	0.7	2.42	3.12	[35]
<i>Thymallus thymallus</i> (европейский хариус)	0.9	2.0	2.9	[18]
<i>Thymallus arcticus</i> (сибирский хариус)	0.72	1.92	2.6	[28, 29]
Order Clupeiformes				
<i>Sardinops sagax</i> (перуанская сардина)	6.6	19.0	25.6	[4]
<i>Hilsa macrura</i> (гильза длиннохвостая)	20.42	1.69	22.11	[5]
<i>Sardina pilchardus</i> (европейская сардина)	8.5	8.37	16.87	[6]
<i>Etrumeus teres</i> (сельдь-круглобрюшка)	12.34	4.33	16.67	[7]
<i>Sprattus sprattus</i> (европейский шпрот)	6.27	10.13	16.4	[34]
<i>Dussumieria acuta</i>	3.43	10.16	13.59	[8]
<i>Clupea harengus pallasi</i> (тихоокеанская сельдь)	5.21	6.67	11.88	[2, 4, 9]
<i>Alosa fallax lacustris</i>	5.83	4.04	9.87	[10]
<i>Sardinella melanura</i>	1.05	7.91	8.96	[2]
<i>Amblygaster leiogaster</i>	0.8	7.6	8.4	[2]

Таксон	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
<i>Stolephorus commersonii</i>	2.42	5.53	7.95	[2]
<i>Alosa sapidissima</i>	1.33	4.7	6.03	[11]
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	2.11	2.25	4.36	[5]
<i>Alosa pseudoharengus</i>	1.07	1.66	2.73	[12]
<i>Chirocentrus dorab</i>	0.24	0.54	0.78	[5]
<i>Alosa alosa</i> (алоза)	0.12	0.43	0.5	[3]
Order Perciformes				
<i>Dissostichus eleginoides</i> (патагонский клыкач)	12.77	11.53	24.3	[11]
<i>Scomber scombrus</i> (скумбрия)	7.88	11.07	18.95	[2]
<i>Trachurus mediterraneus</i>	4.4	5.49	9.89	[6]
<i>Leiostomus xanthurus</i>	4.85	4.64	9.49	[11]
<i>Scomberomorus commerson</i>	1.6	7.72	9.32	[8]
<i>Selaroides leptolepis</i> (желтополосый селар)	0.97	7.82	8.79	[5]
<i>Ambloplites rupestris</i>	2.23	5.75	7.98	[12]
<i>Trachurus trachurus</i> (ставрида)	1.64	5.86	7.5	[3]
<i>Trachurus trachurus</i>	1.64	5.86	7.5	[3]
<i>Pomatomus saltatrix</i> (луфарь)	1.66	5.23	6.89	[11]
<i>Caesio</i> sp.	1.13	5.62	6.75	[2]
<i>Pagellus acarne</i>	3.19	3.41	6.6	[6]
<i>Paraupeneus barberinus</i>	1.76	4.84	6.6	[2]
<i>Ruvettus pretiosus</i>	1.13	5.33	6.46	[7]
<i>Euthynnus affinis</i>	0.93	5.51	6.44	[8]
<i>Tilapia</i> sp.	1.45	4.96	6.41	[2]
<i>Trachinotus carolinus</i> (помпано обыкновенный)	1.48	4.69	6.17	[11]
<i>Cephalopholis miniata</i>	0.76	5.44	6.2	[2]
<i>Oligoplites altus</i>	1.05	5.02	6.07	[7]
<i>Seriola lalandi</i>	1.57	4.42	5.99	[11]
<i>Xiphias gladius</i> (меч-рыба)	0.91	5.04	5.95	[7, 11]
<i>Priacanthus</i> sp.	2.17	3.8	5.97	[2]
<i>Scomberomorus maculatus</i> (макрель пятнистая)	1.02	4.61	5.63	[11]
<i>Nemipterus japonicus</i>	2.59	2.93	5.52	[5]
<i>Morone americana</i> (американский лаврак)	2.80	2.69	5.49	[11, 13]
<i>Thunnus thynnus</i>	0.92	4.53	5.45	[2]
<i>Sebastes alutus</i> (тихоокеанский клювач)	2.72	2.72	5.44	[11]
<i>Plectorhinchus gaterinus</i>	1.81	3.47	5.28	[2]
<i>Atule mate</i>	0.73	4.31	5.04	[2]
<i>Micropogonias undulates</i> (крокер обыкновенный)	2.07	2.87	4.94	[11]
<i>Gazza minuta</i>	0.68	4.19	4.87	[2]
<i>Morone saxatilis</i> (полосатый лаврак)	1.78	2.93	4.71	[11]
<i>Seagrass parrotfish</i>	1.65	2.96	4.61	[2]
<i>Cheilio inermis</i>	1.16	3.49	4.65	[2]
<i>Lethrinus harak</i>	1.78	2.59	4.37	[2]
<i>Morone chrysops</i>	1.69	2.64	4.34	[13]
<i>Lethrinus lentjan</i>	1.71	2.59	4.30	[2]
<i>Siganus</i> sp.	1.06	3.01	4.07	[2]
<i>Acanthocybium solandri</i> (колючая пелагида)	0.45	3.56	4.01	[11]
<i>Lobotes surinamensis</i>	0.68	3.22	3.9	[7]
<i>Chrysiptera annulata</i>	1.71	2.15	3.86	[2]
<i>Pomoxis annularis</i>	1.07	2.73	3.8	[12]
<i>Arhanopus carbo</i> (чёрная сабля-рыба)	0.8	2.9	3.7	[14]
<i>Lepomis auritus</i>	0.92	2.77	3.69	[12]
<i>Stenotomus chrysops</i> (скап)	1.31	2.29	3.6	[11]
<i>Lethrinus</i> sp.	1.09	2.41	3.5	[2]
<i>Parastromateus niger</i>	0.73	2.77	3.5	[5]
<i>Thunnus tonggol</i> (тунец длиннохвостый)	0.53	2.92	3.45	[8]
<i>Diplodus sargus</i> (белый сарг)	1.0	2.3	3.3	[15]
<i>Paralabrax auroguttatus</i>	0.98	2.21	3.19	[7]
<i>Trachinotus blochii</i> (тупорылый помпано)	1.77	1.23	3.0	[5]
<i>Epinephelus fasciatus</i>	1.01	1.98	2.99	[5]
<i>Sander vitreus</i> (светлопёрый судак)	0.92	2.06	2.99	[11, 12, 13, 16]
<i>Sparus aurata</i> (золотистый спар)	0.9	2.0	2.9	[15]
<i>Cynoscion nebulosus</i> (пятнистый горбыль)	0.97	1.92	2.89	[7, 11]

Таксон	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
<i>Centropristis striata</i> (чёрный морской окунь)	0.85	1.93	2.78	[11]
<i>Lepomis gibbosus</i> (обыкновенная солнечная рыба)	0.8	1.86	2.66	[12, 16]
<i>Pampus argentus</i> (серебристый памп)	1.16	1.48	2.64	[5]
<i>Gerres sp.</i>	0.51	2.12	2.63	[2]
<i>Ocyurus chrysurus</i> (рабирубия)	0.37	2.22	2.59	[11]
<i>Lutjanus campechanus</i> (берикс)	0.57	1.96	2.53	[11]
<i>Rhomboplites aurorubens</i>	0.32	2.07	2.39	[11]
<i>Morone americana</i>	1.13	1.22	2.35	[12]
<i>Lutjanus argentimaculatus</i> (красный луциан)	0.24	2.1	2.34	[5]
<i>Lates calcarifer</i> (латес)	1.39	0.95	2.34	[5]
<i>Scomberomorus cavalla</i> (королевская макрель)	0.42	1.86	2.28	[11]
<i>Dicentrarchus labrax</i> (лаврак)	0.47	1.78	2.25	[2, 3]
<i>Scomberomorus guttatus</i> (пятнистая пелагида)	0.37	1.86	2.23	[5, 8]
<i>Acanthurus sp.</i>	1.43	0.76	2.19	[2]
<i>Megalopsis cordyla</i>	0.19	1.96	2.15	[5]
<i>Etheostoma flabellare</i>	1.09	0.97	2.06	[12]
<i>Micropterus dolomieu</i>	0.38	1.65	2.03	[12, 16]
<i>Sparus aurata</i>	0.45	1.56	2.01	[3, 17]
<i>Aplodinotus grunniens</i>	1.49	0.52	2.01	[12]
<i>Atractoscion nobilis</i> (белый горбыль)	0.27	1.57	1.84	[11]
<i>Lates niloticus</i> (нильский окунь)	0.36	1.44	1.8	[2, 21]
<i>Pomoxis nigromaculatus</i>	0.58	1.19	1.77	[12, 16]
<i>Haplochromis sp.</i>	0.41	1.24	1.65	[2]
<i>Perca flavescens</i> (жёлтый окунь)	0.57	1.07	1.63	[11, 12, 16]
<i>Lepomis macrochirus</i>	0.36	1.26	1.62	[12, 16]
<i>Thunnus albacores</i> (желтопёрый тунец)	0.23	1.38	1.6	[7, 11]
<i>Boops boops</i>	0.63	0.94	1.57	[6]
<i>Coryphaena hippurus</i>	0.17	1.39	1.56	[11]
<i>Lopholatilus chamaeleonticeps</i>	0.13	1.41	1.54	[11]
<i>Eleutheronema tetradactylum</i>	0.96	0.53	1.49	[5]
<i>Lutjanus griseus</i>	0.45	1.03	1.48	[7]
<i>Perca fluviatilis</i> (речной окунь)	0.38	1.05	1.44	[2, 10, 18, 19]
<i>Mullus barbatus</i>	0.48	0.94	1.42	[3]
<i>Trichiurus lepturus</i> (рыба-сабля)	0.17	1.2	1.37	[2]
<i>Seriola dumerili</i> (большая сериола)	0.11	1.25	1.36	[11]
<i>Lopholatilus chamaeleonticeps</i>	0.12	1.23	1.35	[11]
<i>Hyporthodus flavolimbatu</i>	0.12	1.23	1.35	[11]
<i>Mueteroperca microlepis</i> (морской окунь)	0.12	1.08	1.2	[11]
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (обыкновенный ёрш)	0.4	0.8	1.2	[18]
<i>Makaira nigricans</i>	0.15	1.04	1.19	[7]
<i>Micropterus salmoides</i>	0.13	0.98	1.11	[16]
<i>Alectis indicus</i>	0.24	0.82	1.06	[5]
<i>Epinephelus morio</i> (красный групер)	0.13	0.87	1.0	[11]
<i>Sander lucioperca</i> (обыкновенный судак)	0.28	1.04	1.36	[2, 18, 20]
<i>Mullus barbatus</i> (обыкновенная барабулька)	0.34	0.64	0.98	[2, 3]
<i>Rastrelliger kanagurta</i>	0.54	0.23	0.77	[5]
<i>Tilapia zilli</i>	0.1	0.5	0.7	[21]
<i>Oreochromis niloticus</i> (нильская тиляпия)	0.1	0.6	0.7	[21]
<i>Peprilus paru</i>	0.08	0.57	0.65	[7]
<i>Lutjanus johnii</i>	0.07	0.19	0.26	[5]
<i>Sciaena umbra</i> (тёмный горбыль)	0.05	0.19	0.24	[3]
<i>Sarda sarda</i> (атлантическая пелагида)	0.03	0.15	0.18	[3]
Order Scorpaeniformes				
<i>Anoplopoma fimbria</i> (угольная рыба)	6.53	5.66	12.19	[11]
<i>Sebastes pinniger</i>	3.5	5.4	8.9	[4]
<i>Sebastes auriculatus</i>	1.07	2.44	3.51	[11]
<i>Sebastes entomelas</i>	1.1	2.28	3.38	[11]
<i>Ophiodon elongates</i> (зубастый терпуг)	0.99	2.02	3.01	[11]
<i>Paracottus knerii</i> (каменная широколобка)	1.83	0.99	2.82	[19]
<i>Scorpaena plumieri</i>	0.22	2.28	2.5	[7]
<i>Cholidonichthys lucernus</i>	0.55	1.2	1.75	[2]
<i>Scorpaena scrofa</i> (золотистая скорпена)	0.29	1.4	1.69	[3]

Таксон	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
<i>Cottus cognatus</i>	0.75	0.77	1.52	[12]
Order Osmeriformes				
<i>Hypomesus pretiosus</i>	3.6	5.7	9.3	[4]
<i>Mallotus villosus</i> (мойва)	3.6	4.6	8.2	[4]
<i>Osmerus mordax</i> (корюшка)	1.24	2.22	3.45	[11, 12]
<i>Osmerus eperlanus</i>	0.65	0.81	1.46	[2]
Order Siluriformes				
<i>Bagrus orientalis</i>	0.45	8.76	9.21	[2]
<i>Synodontis afrofisheri</i>	2.06	5.96	8.02	[2]
<i>Schilbe intermedius</i>	1.19	2.6	3.79	[2]
<i>Ictalurus punctatus</i> (канальный сомик)	1.42	1.98	3.77	[12, 13]
<i>Ameiurus nebulosus</i>	1.14	2.43	3.57	[12]
<i>Ictalurus melas</i> (чёрный сомик)	1.23	1.42	2.65	[10]
<i>Plotosus</i> spp.	1.46	0.89	2.35	[5]
<i>Bagrus docmas</i> (суданский сом)	0.42	1.84	2.26	[2, 21]
<i>Clarias gariepinus</i> (африканский клариевый сом)	0.69	1.27	1.95	[2, 21]
<i>Synodontis victoriae</i>	0.6	1.06	1.66	[2, 21]
<i>Silurus glanis</i> (сом обыкновенный)	0.33	1.12	1.44	[10]
Order Aulopiformes				
<i>Synodus variegatus</i>	0.92	7.0	7.92	[2]
Order Pleuronectiformes				
<i>Samariscus triocellatus</i>	0.87	4.51	5.38	[2]
<i>Pseudopleuronectes americanus</i> (зимняя камбала)	1.79	1.94	3.73	[11]
<i>Lepidopsetta bilineata</i> (двухлинейная камбала)	1.8	1.1	2.9	[9]
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	1.6	1.26	2.86	[11]
<i>Eopsetta jordani</i>	1.02	1.8	2.82	[11]
<i>Parophrys vetulus</i>	1.3	1.3	2.6	[11]
<i>Hippoglossus stenolepis</i> (белокорый палтус)	0.90	1.66	2.56	[11]
<i>Limanda ferruginea</i> (желтохвостая лиманда)	1.03	1.41	2.44	[11]
<i>Pleuronectes platessa</i> (морская камбала)	0.97	1.38	2.35	[2]
<i>Limanda limanda</i>	0.69	1.14	1.83	[2]
<i>Platichthys flesus</i> (речная камбала)	0.68	0.69	1.37	[2]
<i>Solea solea</i> (европейская соля)	0.29	1.05	1.34	[2]
Order Tetraodontiformes				
<i>Sufflamen fraenatus</i>	1.26	3.92	5.18	[2]
<i>Canthigaster solandri</i>	1.47	2.09	3.56	[2]
Order Cypriniformes				
<i>Labeo victorinus</i>	2.05	2.93	4.98	[2]
<i>Barbatula = Orthrias toni</i> (усатый голец)	2.97	1.73	4.70	[19]
<i>Phoxinus czekanowskii</i> (гольян Чекановского)	2.64	1.9	4.53	[19]
<i>Rhinichthys cataractae</i>	1.83	2.49	4.32	[12]
<i>Moxostoma valenciennesi</i>	2.14	2.0	4.14	[12]
<i>Gobio gobio</i> (пескарь обыкновенный)	2.49	1.64	4.13	[19]
<i>Notemigonus crysoleucas</i>	1.66	2.25	3.91	[12]
<i>Rhinichthys atratulus</i>	1.26	2.62	3.88	[12]
<i>Rastrineobola argentea</i>	0.86	2.79	3.65	[2]
<i>Leuciscus leuciscus baikalensis</i> (сибирский елец)	1.66	1.65	3.32	[19]
<i>Cobitis melanoleuca</i> (сибирская щиповка)	1.40	1.68	3.08	[19]
<i>Catostomus commersonii</i> (белый чукучан)	1.01	1.62	2.63	[12, 16]
<i>Squalius squalus</i>	0.6	1.96	2.55	[10]
<i>Alburnus alburnus</i> (уклейка)	1.25	1.22	2.47	[10]
<i>Rutilus rutilus</i> (плотва обыкновенная)	0.65	1.41	2.06	[2, 10, 18, 19]
<i>Tinca tinca</i> (лινь)	0.87	1.19	2.05	[10, 18]
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (краснопёрка)	0.57	1.15	1.72	[2, 10, 18]
<i>Rutilus pigus</i> (альпийская, дунайская плотва)	0.65	1.03	1.68	[10]
<i>Leuciscus idus</i> (язь)	0.5	1.1	1.6	[18]
<i>Carassius gibelio</i> (серебряный карась)	0.6	1.0	1.6	[30]
<i>Luxilus cornutus</i>	0.84	0.76	1.6	[12]
<i>Carassius carassius</i> (карась обыкновенный)	0.45	0.97	1.42	[10, 18]
<i>Blicca bjoerkna</i> (густера)	0.42	0.83	1.25	[2, 18, 31]
<i>Abramis brama</i> (лещ)	0.35	0.66	1.01	[2, 18, 19]
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (белый толстолобик)	0.36	0.48	0.85	[32]

Таксон	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
<i>Cyprinus carpio</i> (сазан)	0.34	0.5	0.84	[10, 16, 32]
<i>Culter alburnus</i> (уклей, острогрудка)	0.16	0.48	0.64	[32]
<i>Hypophthalmichthys nobilis</i> (пёстрый толстолобик)	0.19	0.35	0.54	[32]
Order Esociformes				
<i>Esox niger</i>	1.15	3.56	4.71	[12]
<i>Esox lucius</i> (щука)	0.40	1.97	2.37	[10, 13, 18, 19]
Order Amiiformes				
<i>Amia calva</i>	1.9	2.45	4.35	[12]
Order Anguilliformes				
<i>Anguilla anguilla</i> (речной угорь)	1.6	2.2	3.8	[18]
<i>Glyptocephalus zachirus</i>	0.82	1.07	1.89	[11]
<i>Paralichthys dentatus</i>	0.3	1.56	1.86	[11]
<i>Paralichthys californicus</i> (калифорнийский палтус)	0.25	1.39	1.64	[11]
<i>Microstomus pacificus</i>	0.7	0.9	1.6	[11]
<i>Glyptocephalus cynoglossus</i> (красная камбала)	0.59	0.79	1.38	[11]
<i>Cynoglossus arel</i>	0.08	1.13	1.21	[5]
<i>Paralichthys lethostigma</i>	0.13	0.73	0.86	[11]
<i>Paralichthys albigutta</i> (речная камбала)	0.1	0.52	0.62	[11]
Order Gadiformes				
<i>Pollachius pollachius</i> (поллак)	0.69	2.71	3.4	[11]
<i>Merluccius productus</i> (тихоокеанский хек)	1.42	1.73	3.15	[4, 11]
<i>Lota lota</i> (налим)	1.22	1.77	2.95	[10, 12, 18]
<i>Theragra chalcogramma</i> (минтай)	0.94	1.94	2.88	[4, 11]
<i>Gadus morhua</i> (атлантическая треска)	0.62	1.71	2.33	[2, 9, 11, 33]
<i>Merluccius bilinearis</i> (серебристый хек)	0.36	1.78	2.14	[11]
<i>Gadus macrocephalus</i> (тихоокеанская треска)	0.62	1.34	1.96	[11]
<i>Melanogrammus aeglefinus</i> (пикша)	0.52	0.86	1.38	[2, 11]
<i>Merlangius merlangus</i> (мерланг)	0.08	0.48	0.56	[3]
Order Mugiliformes				
<i>Mugil cephalus</i> (лобан)	1.1	1.36	2.46	[3, 11]
Order Ceratodontiformes				
<i>Protopterus aethiopicus</i> (мраморный протоптер)	0.4	1.27	1.67	[2, 21]
Order Beryciformes				
<i>Hoplostethus atlanticus</i>	0.4	1.12	1.52	[11]
Order Osteoglossiformes				
<i>Mormyrus kannume</i>	0.19	0.45	0.64	[2]
Order Myliobatiformes				
<i>Gymnura spp.</i>	0.03	0.09	0.12	[5]

[1] – Cheung et al., 2016; [2] – Joordens et al., 2014; [3] – Chuang et al., 2012; [4] – Huynh, Kitts, 2009; [5] – Abd Aziz et al., 2013; [6] – García-Moreno et al., 2013; [7] – Castro-Gonzalez et al., 2013; [8] – Sahari et al., 2014; [9] – Gladyshev et al., 2007; [10] – Vasconi et al. 2015; [11] – Cladis et al., 2014; [12] – Wang et al., 2016; [13] – Neff et al., 2014b; [14] – Maulvault et al., 2012; [15] – Ozyurt et al., 2005, [16] – Neff et al., 2014a; [17] – Amira et al., 2010; [18] – Ahlgren et al., 1994; [19] – Gladyshev et al., 2018; [20] – Gladyshev et al., 2014; [21] – Kwetegyeka et al., 2008; [22] – Kitson et al., 2009; [23] – Henriques et al., 2014, [24] – Gladyshev et al., 2006; [25] – Gladyshev et al., 2012a; [26] – Heissenberger et al., 2010; [27] – Wagner et al., 2010; [28] – Sushchik et al., 2007; [29] – Sushchik et al., 2006; [30] – Rogozin et al., 2011; [31] – Гладышев и др., 2010; [32] – Zhang et al., 2012; [33] – Sioen et al., 2006; [34] – Keinänen et al., 2017; [35] – Gladyshev et al., 2017; [36] – Гладышев и др., 2018.

Среди распространённых промысловых видов рыб наиболее ценными источниками ЭПК и ДГК являются сайра, боганидская паляя, сардина, скумбрия, сельдь и сёмга (Таблица 6.2). К рыбе высокого качества также можно

отнести многих представителей лососевых, например, кету, кижуча, чавычу. Однако, широко распространённые в продаже минтай, треска, хек, палтус, камбала, морские и пресноводные окуни, лещ и судак имеют низкое содержание ЭПК и ДГК (Таблица 6.2). Приведённые в таблице данные демонстрируют содержание ЭПК и ДГК в сырой массе рыбы, однако человек в основном потребляет кулинарно-обработанные продукты. Между тем известно, что в процессе хранения и кулинарной обработки ненасыщенные ЖК, к которым относятся и физиологически ценные ЭПК и ДГК, сильнее подвергаются окислению, чем насыщенные ЖК (Candella et al., 1998; Ohshima et al., 1996; Sant'Ana, Mancini-Filho, 2000; Tarley et al., 2004; Mnari et al., 2010; Zotos et al., 2013). С другой стороны, некоторые авторы обнаружили, что при определённых методах кулинарной обработки количество ПНЖК в рыбе не меняется (Candella et al., 1998; Montano et al., 2001; Gladyshev et al., 2006, 2007, 2014; Larsen et al., 2010). Одним из популярных методов хранения и кулинарной обработки рыб является её консервирование. Рыбные консервы широко представлены на прилавках в магазинах России. Итак, целью данной работы было определение состава и содержания жирных кислот в некоторых рыбных консервах, популярных в России. Три вида консервов, а именно, тихоокеанская сайра (*Cololabis saira*), балтийские шпроты (*Sprattus sprattus*) и тихоокеанская сельдь (*Clupea harengus*) были приобретены в пяти супермаркетах г. Красноярска в трёх повторностях (шпроты и сельдь - в трёх супермаркетах; сайра – в двух супермаркетах). Все исследованные консервы содержали подсолнечное масло.

Влажность исследованных проб сельди, шпротов и сайры в среднем составляла $64.6 \pm 0.8\%$, $60.8 \pm 1.6\%$ и $59.2 \pm 1.4\%$, соответственно. Согласно t-тесту Стьюдента влажность сельди была достоверно выше, чем влажность шпротов и сайры (значения t критерия были 2.12 и 3.35, соответственно, при $p < 0.05$ и $p < 0.01$ и числе степеней свободы равных 16 и 13, соответственно).

В пробах было обнаружено 49 жирных кислот. Абсолютное содержание количественно значимых ЖК приведено в Таблице 6.3. В пробах сайры

Таблица 6.3.

Абсолютное содержание ($M \pm SE$, г/100 г сухой массы) жирных кислот в консервированных тихоокеанской сайре (*Cololabis saira*) (число проб $n=6$), балтийских шпротах (*Sprattus sprattus*) ($n=9$) и тихоокеанской сельди (*Clupea harengus*) ($n=9$) и результаты однофакторного дисперсионного анализа ANOVA (SS – сумма квадратов отклонения от среднего). Число степеней свободы для межгрупповой и полной выборок = 2 и 23, соответственно. Значения, объясняющие более 50% вариации, выделены жирным шрифтом.

ЖК	Сайра	Шпроты	Сельдь	SS	Вариация (%)	Тест Фишера
14:0	2.34±0.26	0.60±0.11	2.37±0.24	24.4	71.4	23.71
15:0	0.22±0.03	0.09±0.01	0.12±0.01	0.1	60.4	14.50
16:0	3.81±0.36	5.34±0.71	4.52±0.50	66.4	13.0	1.42
16:1n-7	1.16±0.16	1.00±0.13	1.65±0.33	11.7	17.3	1.99
16:1n-6	0.13±0.02	0.04±0.01	0.17±0.08	0.6	14.9	1.66
i17:0	0.15±0.02	0.05±0.01	0.09±0.01	0.1	48.6	8.98
17:0	0.10±0.01	0.07±0.01	0.12±0.03	0.1	11.2	1.20
16:4n-1	0.10±0.02	0.02±0.00	0.13±0.02	0.1	55.4	11.80
18:0	0.68±0.06	1.06±0.15	0.95±0.22	5.8	8.9	0.93
18:1n-9	1.49±0.15	6.76±0.91	4.92±0.66	192.0	52.2	10.39
18:1n-7	0.32±0.03	0.44±0.11	0.44±0.10	1.7	3.7	0.37
18:1n-5	0.18±0.03	0.00±0.00	0.02±0.02	0.2	76.4	30.83
18:2n-6	1.13±0.28	9.41±1.13	4.17±0.78	405.7	65.9	18.35
18:3n-6	0.04±0.01	0.01±0.00	0.03±0.00	0.0	66.4	18.81
18:3n-3	0.45±0.05	1.54±0.16	0.19±0.03	11.1	81.4	41.51
18:4n-3	1.38±0.15	0.29±0.04	0.55±0.07	5.7	78.1	33.80
18:4n-1	0.04±0.01	0.00±0.00	0.06±0.01	0.0	56.5	12.36
20:0	0.02±0.01	0.07±0.01	0.05±0.01	0.0	32.1	4.49
20:1*	4.13±0.52	0.09±0.01	2.53±0.21	73.7	85.0	53.68
20:4n-6	0.15±0.02	0.11±0.01	0.09±0.01	0.0	49.8	9.42
20:4n-3	0.33±0.03	0.10±0.02	0.15±0.01	0.3	69.3	21.43
20:5n-3	2.12±0.32	1.23±0.14	2.30±0.31	17.1	33.4	4.76
22:0	0.00±0.00	0.09±0.01	0.03±0.01	0.1	62.7	16.00
22:1*	5.31±0.93	0.00±0.00	3.02±0.31	139.0	76.3	30.60
21:5n-3	0.12±0.02	0.02±0.00	0.11±0.03	0.1	42.3	6.95
22:5n-3	0.45±0.02	0.12±0.02	0.16±0.01	0.6	78.0	33.77
22:6n-3	3.86±0.45	2.34±0.28	2.74±0.35	29.2	29.3	3.93
Сумма ЖК	31.08±3.40	31.53±3.76	32.39±3.05	2041.9	0.3	0.03
n-3	8.82±1.01	5.74±0.64	6.23±0.74	136.2	27.5	3.60
n-6	1.66±0.29	9.72±1.15	4.56±0.84	404.0	63.2	16.31

* - сумма изомеров моноеновых ЖК семейств n-11 и n-9.

доминировали изомеры 20:1 и 22:1, которые отражали питание сайры морскими копеподами. В сельди содержание этих ЖК было высоким, но ниже, чем в сайре, в то время как в шпротах данные ЖК практически отсутствовали (Таблица 6.3). Характерной особенностью консервированных шпротов было высокое содержание 18:1n-9, 18:2n-6 и 18:3n-3, что с одной стороны свидетельствует о наличии в спектре питания данных рыб водорослей, а с другой стороны отражает высокое количество растительного масла в этих консервах. В сайре суммарное содержание ПНЖК семейства n-3 более, чем в 5 раз превышало содержание ПНЖК семейства n-6. В сельди суммарное содержание ПНЖК семейства n-3 было незначительно выше, чем n-6, в то время как в шпротах содержание ПНЖК семейства n-3 было гораздо ниже, чем n-6 (Таблица 6.3). Суммарное содержание всех ЖК в трёх видах консервов было практически одинаковым и составляло около 30 г в 100 г сухой массы продукта (Таблица 6.3).

Кластерный анализ, включивший все идентифицированные ЖК, не выявил влияния места приобретения консервов (супермаркета) на их ЖК состав и содержание (Рисунок 6.1). Согласно кластерному анализу содержание ЖК в сельди и сайре было сходным, в то время как шпроты отличались от других рыбных консервов, и образовали на дендрограмме отдельный кластер (Рисунок 6.1).

Абсолютное содержание физиологически ценных ЭПК и ДГК в консервированной сайре было самым высоким и достоверно отличалось от содержания этих ЖК в шпротах (значение t критерия было 2.72, при $p < 0.05$ и числе степеней свободы равном 13) (Рисунок 6.2). Различий в абсолютном содержании ЭПК+ДГК между сельдью и сайрой, а также между сельдью и шпротами обнаружено не было (Рисунок 6.2). На основании данных, представленных на Рисунке 6.2., мы рассчитали количество консервированной сайры, шпротов и сельди, которое необходимо потребить для получения 1 г ЭПК+ДГК – суточной нормы, рекомендованной Всемирной организацией

здоровоохранения. Итак, 1 г ЭПК+ДГК содержится в 41 г консервированной сайры, в 55 г консервированной сельди и в 70 г консервированных шпротов.

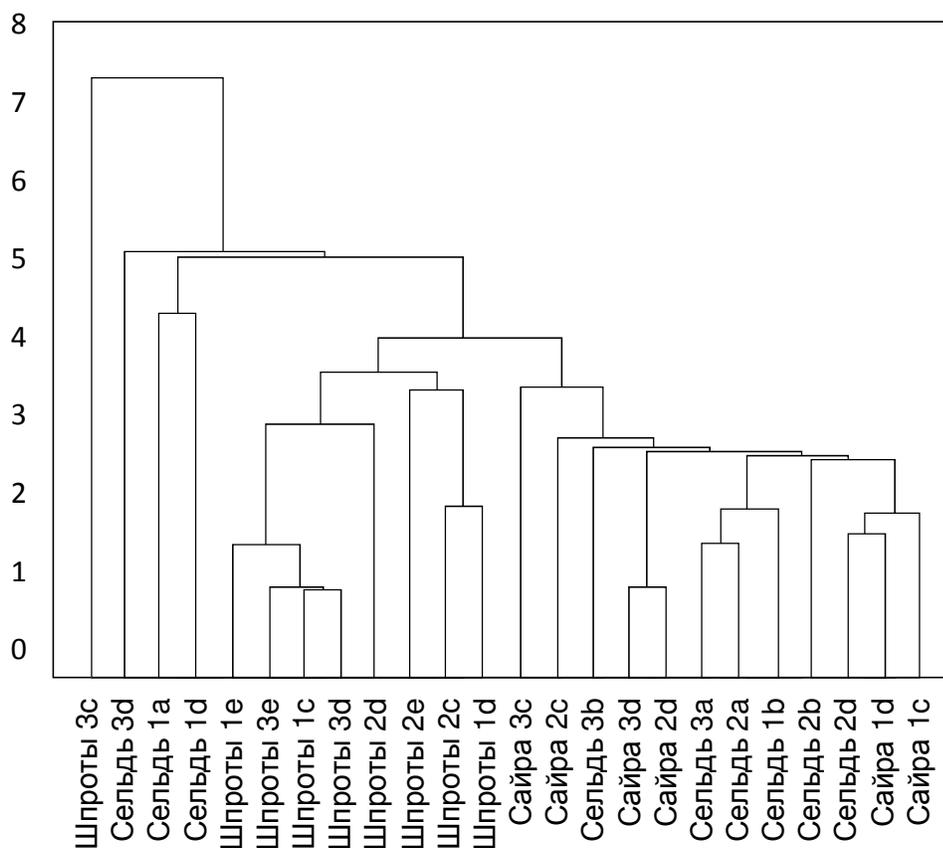


Рисунок 6.1. Дендрограмма кластерного анализа абсолютного содержания (мг/г сырой массы) 49 ЖК в консервированных шпротах, сайре и сельди. Цифрами обозначены повторности, буквами обозначены супермаркеты.

Таким образом, консервированные сайра, сельдь и шпроты являются высоко ценными источниками n-3 ПНЖК для человека. Сравним содержание ЭПК и ДГК в разных продуктах питания человека с исследованными консервами. Суммарно содержание ЭПК и ДГК в сайре, сельди и шпротах составляло 5.98, 5.04 и 3.57 г в 100 г сухой массы консервов (Таблица 6.3). Эти значения в 2-3 раза превышают содержание ЭПК+ДГК в спинной мышце радужной форели (Kainz et al., 2004) и в 2-6 раз превышают содержание этих ЖК в кулинарно-обработанных сельди, горбуше, камбале и треске (Gladyshev et al., 2006, 2007; Sushchik et al., 2007). При пересчёте на

сырую массу количество ЭПК и ДГК в консервах было близким к таковому в жаренной сёмге (Sioen et al. 2006). Количество данных ПНЖК в исследованных консервах было выше в 4-5 раз, чем в жаренной треске (Sioen et al., 2006), в 5-7 раз, чем в сыром филе дорады (Ozyurt et al., 2005), и в 15-25 раз, чем в кулинарно-обработанном судаке (Gladyshev et al., 2014). По сравнению с продуктами питания наземного происхождения в исследуемых консервах содержание ЭПК+ДГК было в сотни раз выше. Например, в 100 г (сухой массы) свиных сосисок, содержалось 0.01 г ДГК, а ЭПК полностью отсутствовала (Visessanguan et al., 2006). В 100 г жареной свинины содержалось 0.03 г ЭПК + ДГК (Naak et al., 2007).

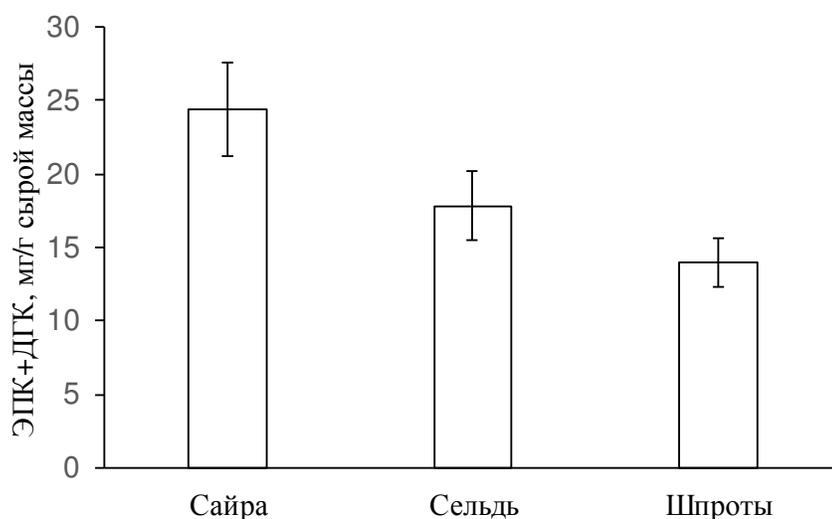


Рисунок 6.2. Абсолютное содержание суммы ЭПК и ДГК ($M \pm SE$, мг/г сырой массы) в консервированных сайре (число проб, $n=6$), сельди ($n=9$) и шпротах ($n=9$).

Некоторые авторы отмечают концентрирование ЭПК и ДГК в кулинарно-обработанном продукте по сравнению с сырым (Sioen et al., 2006; Naak et al., 2007). Подобные результаты были обнаружены нами при сравнении количества ЭПК и ДГК в сырой и консервированной сельди. В среднем абсолютное содержание ЭПК и ДГК в сырой сельди составило 11.8 мг/г сырой массы (Таблица 6.2), а в консервированной – 17.8 мг/г сырой массы. Одной из причин такого концентрирования может быть разная влажность образцов. Влажность

сырой сельди составляла $73.9 \pm 1.8\%$ (Gladyshev et al., 2007), в то время как влажность консервированной сельди была несколько ниже – $64.6 \pm 0.8\%$. Другая возможная причина – различия в содержании ЖК в разных частях тела рыб. В работе Gladyshev с соавторами (2007) анализировался состав и содержание ЖК в белой мышце, расположенной под спинным плавником, тогда как при анализе консервированной сельди пробы включали не только белые спинные мышцы (дорсальные), но и белые брюшные (вентральные), а также красные мышцы. Известно, что брюшные мышцы некоторых рыб содержат больше ЭПК и ДГК, чем спинные мышцы (Palmeri et al., 2007). Хотя так же известны примеры одинакового содержания ЭПК и ДГК в разных частях мышечной ткани рыб (Mnari et al., 2007). Ещё одной возможной причиной обнаруженных различий может быть вариабельность содержания ЖК у рыб, вызванная сезонными, возрастными, половыми и другими изменениями. Например, содержание ЭПК+ДГК в сырых шпротах в среднем составляло 16.4 мг/г сырой массы (Таблица 6.2), в то время как в исследуемых консервах это содержание было несколько ниже и составляло 13.9 мг/г сырой массы. Известно, что содержание ЭПК и ДГК в шпротах может варьировать в течение сезона в 10 и 4 раза соответственно (Keinänen et al., 2017).

Из исследованных консервов самым ценным источником n-3 ПНЖК была сайра. Мы провели дополнительное исследование консервов сайры натуральной и сайры натуральной с добавлением масла от 14 разных производителей для уточнения количественных данных по содержанию ЭПК и ДГК в данном виде рыб и, соответственно, по суточной норме её потребления. Абсолютное содержание суммы ЭПК и ДГК колебалось в пределах 13-38 мг/г сырой массы (Таблица 6.4). Для получения ежедневной дозы ЭПК+ДГК (1 г) порция консервированной сайры должна составлять 26-76 граммов. В целом консервированная сайра, произведённая всеми исследованными производителями, оказалась высокоценным источником ЭПК и ДГК.

Таким образом, консервированная сайра, сельдь и шпроты являются ценным источником ЭПК и ДГК для человека. Консервирование, как способ

кулинарной обработки, не снижает пищевую ценность рыб в отношении n-3 ПНЖК.

Таблица 6.4.

Абсолютное содержание суммы ЭПК и ДГК ($M \pm SE$, мг/г сырой массы) в консервированной сайре (число консервов от каждого производителя, $n=4$). Производители обозначены буквами русского алфавита.

Производитель	ЭПК+ДГК
А	23.4 ± 3.8
Б	18.0 ± 2.6
В	14.1 ± 1.7
Г	23.9 ± 0.3
Д	26.2 ± 1.6
Е	20.9 ± 2.9
Ж	19.8 ± 1.7
З	37.9 ± 3.8
И	31.0 ± 2.2
К	20.0 ± 2.0
Л	22.1 ± 3.0
М	27.5 ± 1.2
Н	19.5 ± 3.7
О	13.1 ± 1.6

6.2. Печень сельскохозяйственных животных как источник физиологически ценных n-3 ПНЖК

Итак, основным источником n-3 ПНЖК (ЭПК и ДГК) для человека, безусловно, является дикая рыба (Robert, 2006; Gladyshev et al., 2013; FAO, 2016). Однако, мировой вылов рыбы достиг своих пределов и не может быть увеличен без катастрофических последствий (Pauly et al., 2002; FAO, 2016), в то время как население Земли продолжает расти и уже сейчас испытывает дефицит ЭПК и ДГК в пище (Gladyshev et al., 2009; Gregory et al., 2013). В настоящее время идёт активный поиск альтернативных источников ЭПК и ДГК для человека (Gregory et al., 2013; Napier et al., 2015). Сюда можно отнести разработки в области культивирования микроорганизмов, богатых ЭПК и ДГК (Sijtsma, de Swaaf, 2004; Ward, Singh, 2005; Rubio-Rodriguez et al., 2010;

Peltomaa et al., 2018); получение трансгенных масленичных культур растений, например, *Camelina sativa*, способных синтезировать в значительных количествах ЭПК и ДГК (Ruiz-Lopez et al., 2012, 2014; Napier et al., 2015; Betancor et al., 2015; Nixson et al., 2017). Напротив, рыбу, выращенную в аквакультуре, нельзя рассматривать в качестве альтернативного источника ЭПК и ДГК для человека, поскольку для её нормального роста и развития требуется пища, богатая n-3 ПНЖК, получаемая всё ещё из дикой рыбы (Sijtsma, de Swaaf, 2004; Robert, 2006). По той же причине обогащение мясной продукции физиологически ценными ПНЖК путём добавления продуктов, богатых ЭПК и ДГК, в пищу животных (Rose, Holub, 2006) нельзя рассматривать как альтернативу дикой рыбе.

Тем не менее, одним из альтернативных источников ЭПК и ДГК для человека могут служить дикие (например, олени, птицы) и сельскохозяйственные животные (Woods, Fearon, 2009; Gregory et al., 2013). Травоядные животные способны синтезировать ЭПК и ДГК из незаменимой 18:3n-3, получаемой из пищи (из зелёной части растений) (Stark et al., 2008; Wood et al., 2008; Kang et al., 2010; Kouba, Mourot, 2011). Однако у жвачных животных значительная часть потреблённой 18:3n-3 подвергается гидрогенизации бактериями, обитающими в рубце желудка. В результате из ненасыщенных ЖК образуются насыщенные. В отличие от жвачных рацион большинства остальных сельскохозяйственных животных (свиней, кур) не богат α -линоленовой кислотой (Wood et al., 2008). В целом содержание ЭПК и ДГК в мясе сельскохозяйственных животных существенно ниже, чем в рыбе (Gladyshev et al., 2013). Однако, синтез ЭПК и ДГК из 18:3n-3, главным образом, осуществляется не в мышечной ткани, а в печени (Kang et al., 2010; Gregory et al., 2013; Costa et al., 2014). Действительно, процентное содержание ПНЖК в печени достоверно выше, чем в мышечной ткани у свиней (Ensera et al., 2000; Estevez et al., 2004; Mitchaothai et al., 2007), крупного рогатого скота (Herdmann et al., 2010) и кур (Schreiner et al., 2005; Aziza et al., 2005; Poureslami et al., 2010; Tres et al., 2013; Gonzalez-Ortiz et al., 2013). Хотя информация о

процентном содержании ЖК не позволяет оценить пищевую ценность продукта в отношении этих ЖК, большинство имеющихся в литературе данных приведены именно в виде процентов. Для оценки пищевой ценности необходимо рассчитывать отношение массы отдельных ЖК к массе исследуемого продукта (Gladyshev et al., 2007; 2017, 2018; Woods, Fearon, 2009).

Поскольку печень сельскохозяйственных животных широко используется в пищу и потенциально может являться ценным источником ЭПК и ДГК в питании человека, представляется целесообразным количественное измерение вклада данного продукта питания в общее потребление ЭПК и ДГК человеком. Печень потребляется, в основном, в термически обработанном виде, поэтому второй важной задачей представляется оценка влияния кулинарной обработки на количественное содержание ЭПК и ДГК в готовом продукте. ПНЖК легко поддаются окислению при действии высоких температур (Estevez et al., 2007; Ruiz-Rodriguez et al., 2008), хотя на некоторых продуктах было продемонстрировано отсутствие снижения количества ПНЖК после их кулинарной обработки (Gladyshev et al., 2006; Gladyshev et al., 2007; Naak et al., 2007; Kouba, Mourot, 2011; Gladyshev et al., 2014).

Кроме того, целью данной работы был расчёт глобальной продукции ЭПК и ДГК в печени самых распространённых сельскохозяйственных животных (кур, свиней и коров), которая может являться альтернативой рыбе или дополнительным источником n-3 ПНЖК в питании человека.

Был исследован ЖК состав и содержание (мг/г сырого веса) куриной, свиной и говяжьей печени в сыром виде и в готовом продукте, приготовленном двумя самыми популярными способами кулинарной обработки печени: печень тушёная в соусе и печёночный паштет.

В печени всех исследованных животных доминировали 16:0, 18:0 и 18:1n-9 (Таблица 6.5). При этом, в говяжьей и свиной печени процентное содержание 18:0 существенно превышало содержание 16:0, а в куриной печени, наоборот. В отличие от куриной печени, в приготовленной говяжьей и свиной печени наблюдалось увеличение процентного содержания 18:1n-9 по сравнению с

Таблица 6.5.

Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК \pm SE) в сырой и кулинарно-обработанной печени коров, свиней и кур. n – число проб.

ЖК	Говяжья печень		Свиная печень		Куриная печень	
	сырая	приготовленная	сырая	приготовленная	сырая	приготовленная
n	5	12	3	12	3	12
14:0	0.6 \pm 0.2	1.6 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	1.2 \pm 0.2	0.3 \pm 0.0	2.0 \pm 0.4
16:0	13.0 \pm 2.0	17.5 \pm 1.2	15.7 \pm 0.1	16.2 \pm 0.3	22.4 \pm 0.4	24.2 \pm 0.5
16:1n-9	0.3 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.5 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0
16:1n-7	1.2 \pm 0.4	1.9 \pm 0.3	1.0 \pm 0.0	1.1 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	1.1 \pm 0.0
17:0	1.5 \pm 0.2	1.2 \pm 0.2	1.0 \pm 0.2	0.4 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0
18:0	28.6 \pm 2.9	21.9 \pm 1.6	27.1 \pm 0.7	25.4 \pm 0.2	17.2 \pm 0.4	17.4 \pm 0.4
18:1n-9	14.2 \pm 2.8	20.2 \pm 1.9	16.7 \pm 1.8	20.5 \pm 0.4	26.3 \pm 1.3	26.2 \pm 0.6
18:1n-7	2.2 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	2.2 \pm 0.2	2.7 \pm 0.1	2.0 \pm 0.1	2.6 \pm 0.1
18:2n-6	8.0 \pm 0.5	8.1 \pm 0.6	10.5 \pm 0.8	7.9 \pm 0.3	15.0 \pm 0.7	12.8 \pm 0.5
18:3n-6	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0				
18:3n-3	1.7 \pm 0.3	0.8 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
20:2n-6	0.2 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
20:3n-6	2.3 \pm 0.5	2.7 \pm 0.4	0.7 \pm 0.1	0.5 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0
20:4n-6	8.5 \pm 0.7	7.4 \pm 0.5	13.9 \pm 0.2	13.9 \pm 0.4	9.1 \pm 0.4	6.4 \pm 0.4
20:4n-3	0.8 \pm 0.2	0.5 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
20:5n-3	1.8 \pm 0.3	0.9 \pm 0.2	0.6 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
22:0	0.3 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0
23:0	0.6 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0
22:4n-6	1.2 \pm 0.2	1.3 \pm 0.2	1.0 \pm 0.1	0.8 \pm 0.0	0.6 \pm 0.0	0.5 \pm 0.0
22:5n-6	0.3 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	1.0 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1
22:4n-3	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
22:5n-3	6.0 \pm 1.0	3.2 \pm 0.5	2.3 \pm 0.1	2.0 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0
24:0	0.5 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	0.7 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0
22:6n-3	1.7 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	2.2 \pm 0.1	2.4 \pm 0.1	2.2 \pm 0.2	1.4 \pm 0.1

сырой печенью (Таблица 6.5). В печени всех животных 20-27% всех ЖК составляли ПНЖК семейства n-6, среди которых доминировали 18:2n-6 и 20:4n-6. При этом в говяжьей печени процентное содержание этих двух ЖК было практически равным, в свиной печени содержание 20:4n-6 превышало содержание 18:2n-6, а в куриной печени, наоборот, содержание 18:2n-6 превышало содержание 20:4n-6 (Таблица 6.5). ПНЖК семейства n-3 составляли от 1.8% до 12% от всех ЖК, с доминированием 20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3 (Таблица 6.5). Наибольший процент n-3 ПНЖК был обнаружен в говяжьей печени. Однако при кулинарной обработке их процент снижался почти в 2 раза. Наименьшее содержание n-3 ПНЖК было обнаружено в куриной печени (1.8-2.5%), при этом физиологически ценная ЭПК полностью отсутствовала (Таблица 6.5). В отличие от куриной печени, в говяжьей и свиной печени было обнаружено высокое содержание 22:5n-3, процент которой был сопоставим с суммарным содержанием всех остальных n-3 ПНЖК (Таблица 6.5). Среднее абсолютное содержание ЭПК+ДГК в сырой говяжьей и свиной печени было достоверно ниже, чем в кулинарно-обработанной печени (Рисунок 6.3). Напротив, в куриной печени не было обнаружено достоверных различий в среднем абсолютном содержании ЭПК+ДГК между сырой и кулинарно-обработанной печенью (Рисунок 6.3). Среди кулинарно-обработанной печени самое высокое среднее абсолютное содержание ЭПК+ДГК было обнаружено в говяжьей печени, а самое низкое - в куриной печени (Рисунок 6.3). Соотношение суммы ПНЖК семейства n-6 и семейства n-3 было самым низким в говяжьей печени и самым высоким в куриной печени (Рисунок 6.3). На основании полученных значений абсолютного содержания ЭПК+ДГК в говяжьей, свиной и куриной печени и литературных данных по продукции сельскохозяйственных животных и доли печени от массы животных нами была рассчитана продукция ЭПК+ДГК в печени исследованных сельскохозяйственных животных (Таблица 6.6). Среди исследованных животных глобальная продукция печени свиней самая большая (Таблица 6.6). Однако, доля печени от массы животных у кур в 1.6 и 2.5 раз выше, чем у

свиней и коров, соответственно (Таблица 6.6). В результате, среди исследованных сельскохозяйственных животных глобальная продукция куриной печени, и, как следствие, глобальная продукция ЭПК+ДГК в куриной печени была самая большая. Суммарная продукция ЭПК+ДГК в печени исследованных сельскохозяйственных животных составила 3.91 млн кг/год.

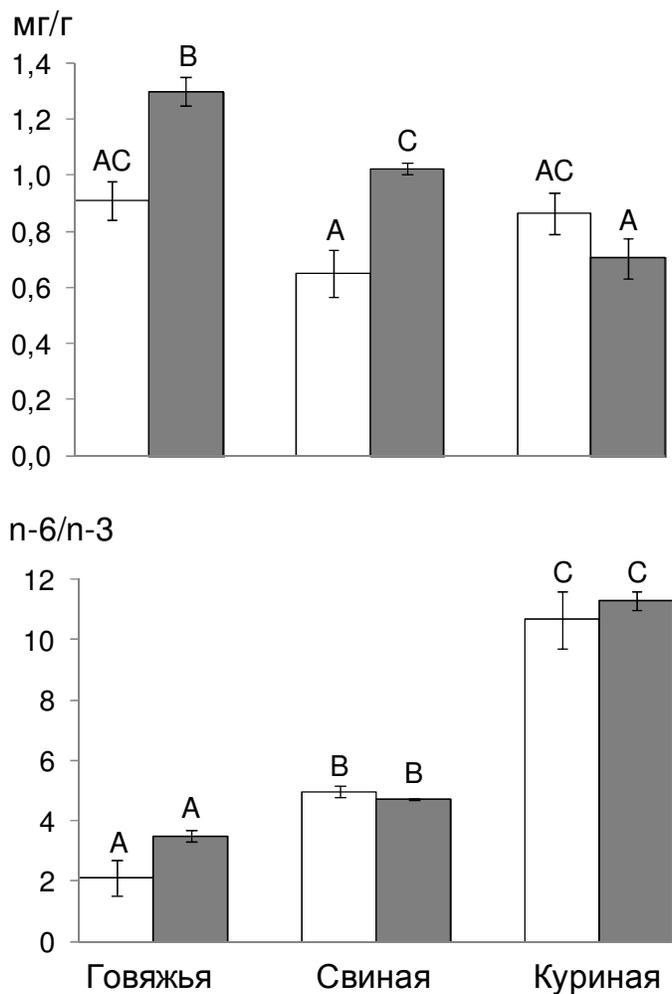


Рисунок 6.3. Абсолютное содержание суммы ЭПК и ДГК ($M \pm SE$, мг/г сырой массы продукта), и соотношение n-6 и n-3 ПНЖК в сырой (незакрашенные столбики) и приготовленной (закрашенные столбики) печени коров, свиней и кур. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не различались при $p < 0.05$ – тест Фишера *LSD post hoc*.

Таблица 6.6.

Глобальная продукция сельскохозяйственных животных и расчёт продукции ЭПК+ДГК печенью исследованных животных.

Параметр	Корова	Свинья	Курица
Продукция (1×10^9 кг/год)	65.6	99.5	88.0
Доля печени (%)	1.1 ^A	1.7 ^A	2.8 ^B
Продукция печени (1×10^9 кг/год)	0.72	1.69	2.46
ЭПК+ДГК (мг/г сырой массы)	0.95	0.65	0.86
Продукция ЭПК+ДГК (1×10^6 кг/год)	0.69	1.1	2.12

A – Акаевский и др., 1984; B – Зимовина и др., 2011

Печень исследованных сельскохозяйственных животных содержала значительные количества физиологически ценных ПНЖК. В целом измеренные нами значения абсолютного содержания ЭПК и ДГК в печени животных, выращиваемых в России, были близки к значениям, полученным исследователями из других стран (Ensera et al., 2000; Estevez et al., 2004; Schreiner et al., 2005; Mitchaothai et al., 2007; Herdmann et al., 2010; Poureslami et al., 2010; Costa et al., 2014). Кроме того, абсолютное содержание ЭПК и ДГК в печени исследованных животных сопоставимо с таковым некоторых рыб, например, тилапии, нильского окуня, линя, золотистого карася, густеры и других (Gladyshev et al., 2013; 2017).

Наше исследование печени животных было проведено на небольшом числе проб, однако полученные значения хорошо согласуются с данными других исследователей из разных стран. Поэтому мы полагаем, что наши данные можно использовать для расчёта глобальной продукции ЭПК+ДГК в печени сельскохозяйственных животных. Так как в процессе кулинарной обработки не происходило снижения абсолютного содержания ЭПК+ДГК, то для расчётов мы использовали значения, полученные для сырой печени. Исходя из наших расчётов ежегодно человечество получает около 4×10^6 кг ЭПК+ДГК,

потребляя говяжью, свиную и куриную печень. Для сравнения вылов дикой рыбы обеспечивает человечество 180×10^6 кг ЭПК+ДГК в год (Gladyshev et al., 2009). Очевидно, что количество физиологически ценных ПНЖК, поступающих к человеку из печени исследованных сельскохозяйственных животных слишком мало, чтобы быть альтернативой рыбе. Кроме того, соотношение n-6/n-3 в свиной и куриной печени было 5:1 и 11:1, соответственно, что значительно превышало рекомендованное Всемирной Организацией Здравоохранения значение данного соотношения в пище равное 2:1–3:1 (Davis, Kris-Etherton, 2003).

Возможно, наши расчёты занижают настоящую значимость печени сельскохозяйственных животных как источника ЭПК и ДГК. Во-первых, для расчёта продукции в печени мы использовали данные по процентной доле печени от массы животного, основываясь на российских источниках. Иностранные и российские данные по доли куриной печени от массы кур практически совпадают (Aziza et al., 2010; Poureslami et al., 2010; Gonzalez-Ortiz et al., 2013). Однако, доля говяжьей печени от массы животных может быть в 2 раза больше, чем использованная в наших расчётах (Costa et al., 2014). Во-вторых, для глобального расчёта мы использовали только собственные данные абсолютного содержания ЭПК и ДГК в печени животных. И хотя наши данные сопоставимы с таковыми из других стран, они касаются только животных, питающихся стандартными кормами, а не обогащёнными α -линоленовой кислотой, например, за счёт добавления льняного масла. Между тем, добавка в корма кур льняного масла способна увеличить содержание длинноцепочечных ПНЖК в печени птиц в три раза и снизить значения соотношения n-6/n-3 с 11 до 1.2 (Poureslami et al., 2010). Также известно, что высокое содержание α -линоленовой кислоты в рационе свиней приводит к увеличению абсолютного содержания ЭПК в их биомассе (Ensera et al., 2000).

Итак, предположим, что в наших расчётах мы недооценили продукцию ЭПК+ДГК сельскохозяйственными животными: в 2 раза занижив долю печени животных и в 3 раза занижив абсолютное содержание ЭПК+ДГК в печени

животных, имеющих в рационе льняное масло. Тогда рассчитанная нами продукция ЭПК+ДГК должна быть увеличена в 6 раз и равняться 24×10^6 кг в год. Но даже в этом случае вклад печени сельскохозяйственных животных в обеспечение людей физиологически ценными ЭПК и ДГК существенно ниже, чем вклад дикой рыбы. Кроме того, мы не знаем возможно ли обеспечить всех сельскохозяйственных животных пищей, обогащённой α -линоленовой кислотой, ни с точки зрения сельского хозяйства, ни с точки зрения экономической рентабельности.

Подводя итог данной главе следует подчеркнуть, что, несомненно, ключевым источником ЭПК и ДГК для человека является рыба и прежде всего дикая. Расчёт глобальной продукции ЭПК+ДГК в печени коров, свиней и кур показал, что данный продукт не может являться альтернативой дикой рыбе, но может использоваться как дополнительный источник ЭПК и ДГК в питании человека. Кулинарная обработка в целом существенно не влияет на абсолютное содержание физиологически ценных ПНЖК ни в рыбе, ни в печени животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В представленной работе рассмотрены основные факторы, влияющие на жирнокислотный профиль планктонных и бентосных беспозвоночных. Обнаружено, что среди исследованных факторов наибольшее влияние оказывает филогенетический фактор (таксономическая принадлежность). Важность данного результата заключается в возможности прогнозирования изменений качества пищи зоопланктона и зообентоса для рыб в отношении $n-3$ ПНЖК при изменении таксономического состава сообществ экосистемы, происходящих, например, при эвтрофировании водоёмов, климатических изменениях, вселении чужеродных видов, зарегулировании рек и др. Дополнительно были обнаружены ЖК, которые потенциально могут быть использованы в качестве маркеров некоторых таксонов животных. С помощью ЖК маркеров уточнены спектры питания ряда беспозвоночных и позвоночных животных. Апробация метода изотопного анализа отдельных веществ показала, что данный метод не подходит для изучения трофических взаимодействий в водных экосистемах, поскольку не позволяет однозначно определить источники пищи консументов.

Синтезированные водорослями физиологически ценные ЭПК и ДГК транспортируются по трофическим цепям к верхним звеньям. Рассчитанная в данной работе эффективность переноса углерода и ряда ЖК между звеньями трофических цепей выявила, что эффективность переноса $n-3$ ПНЖК существенно выше эффективности переноса остальных исследованных веществ.

ПНЖК семейства $n-3$ имеют высокое физиологическое значение не только для гидробионтов, но и для наземных животных, включая человека. В представленной работе показана высокая пищевая ценность отдельных видов рыб и рыбных продуктов в питании человека. Помимо этого в работе рассмотрены альтернативные источники $n-3$ ПНЖК, которыми можно дополнить рацион современного человека.

ВЫВОДЫ

1. Применение маркерных жирных кислот позволяет существенно уточнить спектры питания консументов и структуру трофических сетей в водных экосистемах.
2. Обнаруженное фракционирование стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ жирных кислот в трофических сетях водных экосистем свидетельствует о бесперспективности использования метода изотопного анализа отдельных веществ для изучения спектров питания консументов в водных экосистемах.
3. Эффективность переноса незаменимых полиненасыщенных жирных кислот по трофическим цепям водных экосистем может более чем в два раза превышать эффективность переноса общего органического углерода.
4. Состав и содержание жирных кислот водных беспозвоночных в первую очередь определяется их филогенией.
5. Внутривидовая вариабельность состава и содержания жирных кислот водных беспозвоночных определяется их спектром питания и другими экологическими факторами: температурой и солёностью воды, а также присутствием рыб в водоёмах.
6. Беспозвоночные гидробионты, а именно Mollusca, Gammaridae, Hirudinea и Planariidae содержат специфические жирные кислоты, которые позволяют определять наличие этих гидробионтов в питании организмов высших трофических уровней.
7. Изменение таксономического состава зоопланктонного сообщества, вызванное увеличением температуры воды, приводит к ухудшению его пищевой ценности для рыб в отношении содержания n-3 ПНЖК.
8. Смена таксономического состава зообентосного сообщества, вызванная инвазией чужеродных видов, потенциально может привести к снижению качества кормовой базы бентоядных рыб в отношении содержания омега-3 ПНЖК.

9. Самыми ценными из исследованных пищевых источников омега-3 полиненасыщенных жирных кислот для человека являются консервированные сайра и сельдь. Рекомендованная суточная доза (1 грамм) суммы эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот содержится в 20-80 граммах данных консервов.
10. Поиск наземных источников эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот, альтернативных рыбе, показал, что наиболее вероятный ресурс, а именно печень сельскохозяйственных животных, может являться лишь дополнительным источником этих физиологически ценных веществ в питании человека. Полученные данные и выполненные расчеты подтвердили значение природных рыбных ресурсов как основного пищевого источника ЭПК и ДГК для человека.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов, А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию / А. Ф. Алимов. – Л. : Гидрометеоиздат, 1989. – 152 с.
2. Анатомия домашних животных / А. И. Акаевский [и др.]. – М. : Колос, 1984. – 543 с.
3. Анищенко О. В. Морфометрическая характеристика и содержание металлов в воде и донных отложениях горных озёр природного парка «Ергаки» (Западный Саян) / О. В. Анищенко, Л. А. Глущенко, О. П. Дубовская, И. В. Зуев, А. В. Агеев, Е. А. Иванова // Водные ресурсы. – 2015. Т. 42, №. 5. – 522-535.
4. Буторин, Н. В. Экосистема озера Плещеево / Н. В. Буторин, В. Л. Складенко. – Л. : Наука, 1989. – 264 с.
5. Былинкина, А. А. Гидрохимическая характеристика // Экологические проблемы верхней Волги / ред. А. И. Копылов. – Ярославль : Ярославский государственный технический университет, 2001. – С. 26-36.
6. Валеева, Э. И., Санникова, О. Ф. Водоросли озера Андреевского // Экологические проблемы рекультивации озёр заморного типа / Тюмень : Тюменский государственный университет, 1994. – С. 84-92.
7. Гладышев М. И. Кинетические характеристики роста зоопланктона в протчных и закрытых культиваторах / М. И. Гладышев, Т. А. Темерова, А. Г. Дегерменджи, А. П. Толмеев // Доклады АН. – 1993. Т. 333, №. 6. – 795-797.
8. Гладышев М. И. Байкальские вселенцы заняли доминирующее положение в бентофауне верхнего Енисея / М. И. Гладышев, А. В. Москвичева // Доклады АН. – 2002. Т. 383. – 568–570.
9. Гладышев М. И. Сезонная динамика запасов незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в биомассе фито- и зообентоса на литоральной станции реки Енисей / М. И. Гладышев, Н. Н. Сушик, Е. С. Кравчук, Е. А. Иванова, А. В. Агеев, Г. С. Калачева // Доклады АН. – 2005. Т. 403, №. 2. – 277-278.

- 10.Гладышев М. И. Эффективность передачи незаменимых полиненасыщенных жирных кислот по трофическим цепям водных экосистем / М. И. Гладышев, Н. Н. Сущик, О. Н. Махутова, Г. С. Калачева, А. А. Колмакова, Е. С. Кравчук, О. П. Дубовская // Доклады АН. – 2009. Т. 426, №. 4. – 549-551.
- 11.Гладышев М. И. Перенос незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водной экосистемы в наземную через трофическую пару рыбы-птицы / М. И. Гладышев, А. В. Крылов, Н. Н. Сущик, М. И. Малин, О. Н. Махутова, И. В. Чалова, Г. С. Калачёва // Доклады АН. – 2010. Т. 431, №. 4. – 121-123.
- 12.Гладышев М. И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М. И. Гладышев // Журнал сибирского федерального университета. Биология. – 2012. Т. 5, №. 4. – 352-386.
- 13.Гладышев М. И. Трофическое фракционирование изотопного состава полиненасыщенных жирных кислот в пищевой цепи речной экосистемы / М. И. Гладышев, Н. Н. Сущик, О. Н. Махутова, Г. С. Калачёва // Доклады АН. – 2014. V. 454, №. 2. – 225-226.
- 14.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. – 325-339.
- 15.Глущенко Л. А. Гидробиологический очерк некоторых озёр горного хребта Ергаки (Западный Саян) / Л. А. Глущенко, О. П. Дубовская, Е. А. Иванова, С. П. Шулепина, И. В. Зуев, А. В. Агеев // Журнал сибирского федерального университета. Биология. – 2009. Т. 2, №. 3. – 355-378.
- 16.Горбанёва Т. Б. Определение первичной продукции фитоперифитона озера Шира (Хакасия) на основе флуоресцентного метода / Т. Б. Горбанёва, Н. А. Гаевский, Т. Н. Ануфриева, Л. Т. Хакимьянова // Вестник красноярского государственного университета. – 2006. №. 5. – 48-51.

17. Гусева Н. В. Химический состав солёных озёр Северо-Минусинской котловины, Хакасия / Н. В. Гусева, Ю. Г. Копылова, А. А. Хващевская, И. В. Сметанина // Известия Томского политехнического университета. – 2012. Т. 321, №. 1. – 163-168.
18. Заделёнов В. А. Новые сведения о биоте некоторых озёр западной части плато Путорана / В. А. Заделёнов, О. П. Дубовская, Л. В. Бажина, Л. А. Глущенко, И. Г. Исаева, В. О. Клеуш, К. А. Семенченко, В. В. Матасов, Е. Н. Шадрин // Журнал сибирского федерального университета. Биология. – 2017. Т. 10, №. 1. – 87-105.
19. Задереев Е. С. Влияние погодных условий на пространственную и сезонную динамику растворённых и взвешенных биогенных элементов в водной толще меромиктического озера Шира / Е. С. Задереев, А. П. Толмеев, А. В. Дроботов, А. А. Колмакова // Сибирский экологический журнал. – 2014. Т. 21, №. 4. – 515-530.
20. Зимовина Л. В. Динамика массы тела и внутренних органов циплят-бройлеров, получавших в процессе выращивания липосил / Л. В. Зимовина, Е. Г. Яковлева, Н. А. Мусиенко // Научные ведомости белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2011. Т. 17. – 41-45.
21. Зуев И. В. Питание хариуса *Thymallus* sp. в среднем течении р. Енисей / И. В. Зуев, Е. М. Семёнова, С. П. Шулепина, К. А. Резник, Е. А. Трофимова, Е. Н. Шадрин, Т. А. Зотина // Журнал сибирского федерального университета. Биология. – 2011. Т. 4, №. 3. – 281-292.
22. Зуев И. В. Оценка потенциальной рыбопродуктивности озера Ойское (хребет Ергаки, Западный Саян) по кормовой базе / И. В. Зуев, О. П. Дубовская, Е. А. Иванова, Л. А. Глущенко, С. П. Шулепина, А. В. Агеев // Сибирский экологический журнал. – 2012. Т. 19, №. 4. – 633-644.
23. Калачева Г. С. Сезонная динамика состава жирных кислот липидов водного мха *Fontinalis antipyretica*, собранного в реке Енисей / Г. С. Калачева, Н. Н. Сущик, М. И. Гладышев, О. Н. Махутова // Физиология Рстений. – 2009. Т. 56, №. 6. – 879-892.

24. Колмаков В. И. Оценка первичной продукции отдельных таксономических групп фитопланктона на основе флуоресцентного анализа / В. И. Колмаков, Н. А. Гаевский, В. М. Гольд, В. А. Попельницкий // Биология внутренних вод. – 2005. №. 4. – 13-18.
25. Корнева, Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Л. Г. Корнева. – Кострома : Костромской печатный дом, 2015. – 284 с.
26. Кравчук Е. С. Различия изотопных соотношений углерода полиненасыщенных жирных кислот двух видов микроводорослей / Е. С. Кравчук, Н. Н. Сущик, О. Н. Махутова, М. Ю. Трусова, Г. С. Калачёва, М. И. Гладышев // Доклады АН. – 2014. Т. 459, №. 1. – 118-120.
27. Литвинов, А. С., Законнова, А. В., Рощупко, В. Ф. Общие сведения о водохранилищах // Экологические проблемы верхней Волги / под ред. А. И. Копылов. – Ярославль : Ярославский государственный технический университет, 2001. – С. 5-7.
28. Лось Д. А. Десатуразы жирных кислот: адаптивная экспрессия и принципы регуляции / Д. А. Лось // Физиология растений. – 1997. Т. 44. – 528-540.
29. Лось, Д. А. Десатуразы жирных кислот / Д. А. Лось. – М. : Научный мир, 2014. – 372 с.
30. Макеева Е. Г. Таксономическая структура и экологическая характеристика альгофлоры озера Белё (Республика Хакасия) / Е. Г. Макеева, Ю. В. Науменко // Растительный мир азиатской России. – 2015. Т. 18, № 2. – 8-19.
31. Маслова И. П., Жирнокислотный состав липидов и термофильность цианобактерий / И. П. Маслова, Е. А. Мурадян, С. С. Лапина, Г. Л. Клячко-Гуревич, Д. А. Лось // Физиология растений. – 2004. Т. 51, №. 3. – 396-403.
32. Махутова О. Н. Информативность состава жирных кислот триацилглицеринов и полярных липидов сестона при анализе спектра питания микрозоопланктона небольшого водохранилища Бугач / О. Н. Махутова, Н. Н. Сущик, Г. С. Калачева // Доклады АН. – 2004. Т. 395, №. 4. – 562-565.

- 33.Махутова О.Н. Сравнение спектров питания дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* по биохимическим маркерам / О. Н. Махутова, Е. Г. Пряничникова, И. М. Лебедева // Сибирский экологический журнал. – 2012. №. 4. – 619-631.
- 34.Метелева Н. Ю. Формирование и продуктивность перифитона рыбного водохранилища: первичная продукция / Н. Ю. Метелева, В. Г. Девяткин // Биология внутренних вод. – 2005. №. 3. – 56-60.
- 35.Михеев, В. П. Состав и количество *Dreissena*, питающихся в природных экосистемах, *Dreissena*: систематика, экология, практическое применение (*Dreissena*: Систематика, Экология, и Практическое Значение), Москва: Наука, 1991, с. 127–129.
- 36.Мурзина С. А. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. / С. А. Мурзина, З. А. Нефёдова, Т. Р. Руоколайнен, О. Б. Васильева, Н. Н. Немова // Онтогенез. – 2009. Т. 40, №. 2. – 1-7.
- 37.Мурзина С. А. Динамика жирнокислотного состава липидов в процессе эмбрионального развития атлантического лосося *Salmo salar* L. / С. А. Мурзина, З. А. Нефёдова, П. О. Рипатти, Н. Н. Немова, Л. В. Маркова // Онтогенез. – 2012а. Т. 43, №. 2. – 154-160.
- 38.Мурзина С. А. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (обзор) / С. А. Мурзина, З. А. Нефедова, Н. Н. Немова // Труды карельского научного центра РАН. – 2012б. №. 2. – 18-25.
- 39.Назарова М. А. Жирные кислоты тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792) в зависимости от сезона, возраста и состава корма / М. А. Назарова, О. Б. Васильева, П. О. Рипатти, Н. Н. Немова // Доклады АН. – 2012. Т. 445, №. 3. – 363-365.
- 40.Немова Н. Н. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) / Н. Н. Немова, З. А.

- Нефёдова, С. А. Мурзина, А. Е. Веселов, П. О. Рипатти, Д. С. Павлов // Экология. – 2015а. №. 3. – 206-211.
- 41.Немова Н. Н. Сравнительная характеристика липидного и жирнокислотного статуса икры атлантического лосося на стадии пигментации глаз в естественных и искусственных условиях / Н. Н. Немова, З. А. Нефёдова, С. А. Мурзина, А. Е. Веселов, П. О. Рипатти // Известия РАН. Серия биологическая. – 2015б. №. 6. – 581-588.
- 42.Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
- 43.Розенцвет О. А. Углеводороды, жирные кислоты и липиды пресноводных трав семейства Potamogetonaceae / Розенцвет О. А., Саксонов С. В., Дембицкий В. М. // Биохимия. – 2002. Т. 67. №. 3. – 422-429.
- 44.Семенченко В. П. Влияние нагонных явлений и перемешивания водных масс на содержание биогенных элементов в литоральной зоне слабоэвтрофного озера / В. П. Семенченко, Л. М. Сушня // Доклады национальной академии наук Беларуси. – 2014. Т. 51. – 85-88.
- 45.Сущик Н. Н. Влияние температуры на состав внеклеточных свободных жирных кислот культур зелёной и синезелёной водорослей / Н. Н. Сущик, Г. С. Калачева, М. И. Гладышев // Доклады АН. – 1999. Т. 367, №. 4. – 567-570.
- 46.Сущик Н. Н. Сезонная динамика зоопланктона и содержание незаменимых жирных кислот в сестоне небольшого пруда / Н. Н. Сущик, М. И. Гладышев, Г. С. Калачева, О. П. Дубовская, Е. С. Кравчук, Е. А. Иванова, М. Ю. Трусова // Биология внутренних вод. – 2002. – №2. – 60-68.
- 47.Сущик Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) / Н. Н. Сущик // Журнал общей биологии. – 2008. Т. 69, №. 3. – 201-218.
- 48.Толмеев А. П. Дифференцированное влияние качества сестона (содержания С, N, Р и полиненасыщенных жирных кислот) на скорость соматического и генеративного роста *Daphnia* / А. П. Толмеев, О. П. Дубовская, Н. Н. Сущик, О.

- Н. Махутова, Г. С. Калачева // Сибирский экологический журнал. – 2012. №. 4. – 607-618.
49. Харламенко В. И. Состав жирных кислот и стабильных изотопов у детритофага *Acila insignis* (Gould, 1861) (Bivalvia: Nuculidae): поиск маркеров микробной пищевой сети / В. И. Харламенко, С. И. Кияшко, С. А. Родькина, В. И. Светашев // Биология моря. – 2011. Т. 37, №. 3. – 191-198.
50. Фефилова Е. Б. Современное состояние зоопланктона системы озёр Большеземельской тундры / Е. Б. Фефилова, О. Н. Кононова, О. П. Дубовская, Л. Г. Хохлова // Биология внутренних вод. – 2012. №. 4. 333–341.
51. Фокина, Н. Н. Липидный состав мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания / Н. Н. Фокина, З. А. Нефедова, Н. Н. Немова. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2010. – 243 с.
52. Abd Aziz N. Quantitative determination of fatty acids in marine fish and shellfish from warm water of straits of Malacca for nutraceutical purposes / N. Abd Aziz, A. Azlan, A. Ismail, S.M. Alinafiah, M.R. Razman // BioMed Research International. – 2013. Article Number: 284329.
53. Abrajano Jr T. $^{13}C/^{12}C$ ratios in individual fatty acids of marine mytilids with and without bacterial symbionts / T. A. Abrajano Jr, D. E. Murphy, J. Fang, P. Comet, J. M. Brooks // Organic Geochemistry. – 1994. V. 21, №. 6/7. – 611-617.
54. Adkins Y. Mechanisms underlying the cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids / Y. Adkins, D. S. Kelley // The Journal of Nutritional Biochemistry. – 2010. №. 2. – 781-792.
55. Aguilar P. S. Molecular basis of thermosensing: a two-component signal transduction thermometer in *Bacillus subtilis* / P. S. Aguilar, A. M. Hernandez-Arriaga, L. E. Cybulski, A. C. Erazo, D. de Mendoza // The EMBO Journal. – 2001. V. 20, №. 7. – 1681-1691.

56. Ahlgren G. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae / G. Ahlgren, I. B. Gustafsson, M. Boberg // *Journal of Phycology*. – 1992. V. 28, №. 1. – 37-50.
57. Ahlgren G. Fatty acid content of the dorsal muscle – an indicator of fat quality in freshwater fish / G. Ahlgren, P. Blomqvist, M. Boberg, I.-B. Gustafsson // *Journal of Fish Biology*. – 1994. V. 45, №. 1. – 131-157.
58. Ahlgren G. Seasonal variations in food quality for pelagic and benthic invertebrates in lake Erken—the role of fatty acids / G. Ahlgren, W. Goedkoop, H. Markensten, L. Sonesten, M. Boberg // *Freshwater Biology*. – 1997. №. 38. – 555-570.
59. Ahlgren G. Effects of natural and commercial diets on the fatty acid content of European grayling. / G. Ahlgren, M. Carlstein, I.-B. Gustafsson // *Journal of Fish Biology*. – 1999. V. 55, №. 6. – 1142-1155.
60. Ahlgren, G., Vrede, T., Goedkoop, W. Fatty acid ratios in freshwater fish, zooplankton and zoobenthos – are there specific optima? // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York : Springer, 2009. – P. 147-178.
61. Albert C. M. Fish consumption and risk of sudden cardiac death / C. M. Albert, C. H. Hennekens, C. J. O'Donnell, U. A. Ajani, V. J. Carey, W. C. Willett, J. N. Ruskin, J. E. Manson // *Journal of the American Medical Association*. – 1998. V. 279, №. 1. – 23-28.
62. Alford, R. A. Ecology: resource use, competition, and predation // *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae* / eds. R. W. McDiarmid, R. A. Altig. – Chicago. : University of Chicago Press, 1999. – P. 240-278.
63. Altig R. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats / R. Altig, M. R. Whiles, C. L. Taylor // *Freshwater Biology*. – 2007. V. 52, №. 2. – 386-395.
64. Amira M. B. Effects of frying on the fatty acid composition in farmed and wild gilthead sea bream (*Sparus aurata*) / M. B. Amira, J. H. Hanene, D. Madiha, B. Imen, H. Mohamed, C. Abdelhamid // *International Journal of Food Science and Technology*. – 2010. V. 45. №. 1. – 113-123.

65. An M. Expression of fatty acid desaturase genes and fatty acid accumulation in *Chlamydomonas* sp. ICE-L under salt stress / M. An, S. Mou, X. Zhang, Z. Zheng, N. Ye, D. Wang, W. Zhang, J. Miao // *Bioresource Technology*. – 2013. V. 149. – 77-83.
66. Anderson T. R. Stoichiometric theory extended to micronutrients: Composition of the roles of essential fatty acids, carbon, and nitrogen in the nutrition of marine copepods / T. R. Anderson, D. W. Pond // *Limnology and Oceanography*. – 2000. V. 45. – 1162-1167.
67. Anishchenko O. V. Seasonal variations of metal concentrations in periphyton and taxonomic composition of the algal community at a Yenisei River littoral site / O. V. Anishchenko, M. I. Gladyshev, E. S. Kravchuk, E. A. Ivanova, I. V. Gribovskaya, N. N. Sushchik // *Central European Journal of Biology*. – 2010. V. 5, №. 1. – 125-134.
68. Arbačiauskas K. Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: distributions, dispersal and future / K. Arbačiauskas, G. Višinskienė S. Smilgevičienė V. Rakauskas // *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. – 2011. V. 402. Article number: 12.
69. Arce Funck J. Aquatic hyphomycetes: a potential source of polyunsaturated fatty acids in detritus-based stream food webs / J. Arce Funck, A. Bec, F. Perrière, V. Felten, M. Danger // *Fungal Ecology*. – 2015. V. 13. – 205-210.
70. Arendt K. E. Effects of dietary fatty acids on the reproductive success of the calanoid copepod *Temora longicornis* / K. E. Arendt, S. H. Jonasdottir, P. J. Hansen, S. Gartner // *Marine Biology*. – 2005. V. 146, №. 3. – 513-530.
71. Armada I. Differences in betaine lipids and fatty acids between *Pseudoisochrysis paradoxa* VLP and *Diacronema vlkianum* VLP isolates (Haptophyta) / I. Armada, I. Hachero-Cruzado, N. Mazuelos, J. Luis Ríos, M. Manchado // *Phytochemistry*. – 2013. V. 95. – 224-233.
72. Arterburn L. M. Distribution, interconversion, and dose response of n-3 fatty acids in humans. / L. M. Arterburn, E. B. Hall, H. Oken // *The American Journal of Clinical Nutrition*. – 2006. V. 83, №. 6. – 1467S–1476S.

- 73.Arts M. T. “Essential fatty acids” in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution / M.T. Arts, R.G. Ackman, B.J. Holub // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2001. V. 58, №. 1. – 122-137.
- 74.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 / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York : Springer, 2009. – P. 237–255.
- 75.Astorg P. Dietary n-6 and n-3 polyunsaturated fatty acids and prostate cancer risk: A review of epidemiological and experimental evidence / P. Astorg // Cancer Causes Control. – 2004. V. 15, №. 4. – 367-386.
- 76.Auel H. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* / H. Auel, M. Harjes, R. da Rocha, D. Stubing, W. Hagen // Polar Biology. – 2002. V. 25. – 374-383.
- 77.Aziza A. E. Feeding *Camelina sativa* meal to meat-type chickens: Effect on production performance and tissue fatty acid composition / A. E. Aziza, N. Quezada, G. Cherian // The Journal of Applied Poultry Research. – 2010. V. 19, №. 2. – 157-168.
- 78.Barnathan G. Non-methylene-interrupted fatty acids from marine invertebrates: occurrence, characterization and biological properties / G. Barnathan // Biochimie. – 2009. V. 91, №. 6. – 671-678.
- 79.Bartelt A. Adipose tissue browning and metabolic health / A. Bartelt, J. Heeren // Nature Reviews. Endocrinology. – 2014. V. 10, №. 1. – 24-36.
- 80.Bastviken D. Experimental measurements of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition / D. Bastviken, N. Caraco, J. Cole // Freshwater Biology. – 1998. V. 39, №. 2. – 375-386.
- 81.Bazan N. G. Cell survival matters: docosahexaenoic acid signaling, neuroprotection and photoreceptors / N. G. Bazan // Trends in Neurosciences. – 2006. V. 29, №. 5. – 263-271.

82. Bec A. Assessing the reliability of fatty acid-specific stable isotope analysis for trophic studies / A. Bec, M-E. Perga, A. Koussoroplis, G. Bardoux, C. Desvillettes, G. Bourdier, A. Mariotti // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2011. V. 2, №. 6. – 651-659.
83. Becker C. Differential effects of phosphorus and fatty acids on *Daphnia magna* growth and reproduction / C. Becker, M. Boersma // *Limnology and Oceanography*. – 2005. V. 50, №. 1. – 388-397.
84. Becker G. Food preference by five trichopteran scrapers / G. Becker // *Hydrobiologia*. – 1994. V. 273. – 171-178.
85. Becker C. Resource quality effects on life histories of *Daphnia* / C. Becker, M. Boersma // *Limnology and Oceanography*. – 2003. V. 48. – 700-706.
86. Bergé J.-P. Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects / J.-P. Bergé, G. Barnathan // *Advances in Biochemical Engineering / Biotechnology*. – 2005. V. 96. – 49-125.
87. Bertone S. Automated systems for identification of heterotrophic marine bacteria on the basis of their fatty acid composition / S. Bertone, M. Glacomini, C. Ruggiero, C. Piccarolo, L. Calegari // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1996. V. 62, №. 6. – 2122-2132.
88. Bell J. G. Fatty acid compositions of 10 freshwater invertebrates which are natural food organisms of Atlantic salmon parr (*Salmo salar*); a comparison with commercial diets. / J. G. Bell, C. Ghioni, J. R. Sargent // *Aquaculture*. – 1994. V. 128, №. 3-4. – 301-313.
89. Bell M. V. Decreased 20:4n-6/ 20:5n-3 ratio in sperm from cultured sea bass, *Dicentrarchus labrax*, broodstock compared with wild fish / M. V. Bell, J. R. Dick, M. Thrush, J. C. Navarro // *Aquaculture*. – 1996. V. 144. – 189-199.
90. Bell M. V. Biosynthesis and tissue deposition of docosahexaenoic acid (22:6n-3) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / M. V. Bell, J. R. Dick, A. E. A. Porter // *Lipids*. – 2001. V. 36, №. 10. – 1153-1159.

91. Bell J. G. Arachidonic acid in aquaculture feeds: Current status and future opportunities / J. G. Bell, J. R. Sargent // *Aquaculture*. – 2003. V. 218. – 491-499.
92. Bell M. V. Changes in capacity to synthesise 22:6n-3 during early development in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / M. V. Bell, J. R. Dick // *Aquaculture*. – 2004. V. 235. – 393-409.
93. Bell J. G. Discrimination of wild and cultured European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) using chemical and isotopic analyses / J. G. Bell, T. Preston, R. J. Henderson, F. Strachan, J. E. Bron, K. Cooper, D. J. Morrison // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2007. V. 55. – 5934-5941.
94. Bell, M. V., Tocher, D. R. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York. : Springer, 2009. – P. 211-236.
95. Bellou S. Microalgal lipids biochemistry and biotechnological perspectives / S. Bellou, M. N. Baeshen, A. M. Elazzazy, D. Aggeli, F. Sayegh, G. Aggelis // *Biotechnology Advances*. – 2014. V. 32. – 1476-1493.
96. Benítez-Santana T. Dietary n-3 HUFA deficiency induces a reduced visual response in gilthead seabream *Sparus aurata* larvae / T. Benítez-Santana, R. Masuda, E. Juárez Carrillo, E. Ganuza, A. Valencia, C. M. Hernández-Cruz, M. S. Izquierdo // *Aquaculture*. – 2007. V. 264. – 408-417.
97. Betancor M. B. Influence of dietary docosahexaenoic acid in combination with other long-chain polyunsaturated fatty acids on expression of biosynthesis genes and phospholipid fatty acid compositions in tissues of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) / M. B. Betancor, F. J. E. Howarth, B. D. Glencross, D. R. Tocher // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2014. V. 172-173. – 74-89.
98. Betancor M. B. A nutritionally-enhanced oil from transgenic *Camelina sativa* effectively replaces fish oil as a source of eicosapentaenoic acid for fish / M. B. Betancor, M. Sprague, S. Usher, O. Sayanova, P. J. Campbell, J. A. Napier, D. R. Tocher // *Scientific Report*. – 2015a. V. 5. Article number: 8104.

99. Betancor M. B. Evaluation of a high-EPA oil from transgenic *Camelina sativa* in feeds for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Effects on tissue fatty acid composition, histology and gene expression / M. B. Betancor, M. Sprague, O. Sayanova, S. Usher, P. J. Campbell, J. A. Napier, M. J. Caballero, D. R. Tocher // *Aquaculture*. – 2015. V. 444. – 1-12.
100. Betancor M. B. Assessment of a land-locked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population as a potential genetic resource with a focus on long-chain polyunsaturated fatty acid biosynthesis / M. B. Betancor, R. E. Olsen, D. Solstorm, O. F. Skulstad, D. R. Tocher // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2016. V. 1861, №. 3. – 227-238.
101. Betz M. J. Human brown adipose tissue: what we have learned so far / M. J. Betz, S. Enerback // *Diabetes*. – 2015. V. 64. – 2352-2360.
102. Bianchi A. C. Antarctic microorganisms as source of the omega-3 polyunsaturated fatty acids / A. C. Bianchi, L. Olazañbal, A. Torre, L. Loperena // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2014. V. 30. – 1869-1878.
103. Biandolino F. A preliminary investigation of the lipids and fatty acids composition of *Gammarus aequicauda* (Crustacea: Amphipoda) and its main food source / F. Biandolino, E. Prato // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 2006. V. 86. – 345-348.
104. Boersma M. Resonance of a zooplankton community to the addition of unsaturated fatty acids: an enclosure study / M. Boersma, C. P. Stelzer // *Freshwater Biology*. – 2000. V. 45. – 179-188.
105. Boom T. V. Genetics and regulation of bacterial lipid metabolism / T. V. Boom J. E. Cronan // *Annual Review of Microbiology*. – 1989. V. 43. – 317-343.
106. Bontes B. M. Functional response of *Anodonta anatina* feeding on a green alga and four strains of cyanobacteria, differing in shape, size and toxicity / B. M. Bontes, A. M. Verschoor, L. M. Dionisio Pires, E. Van Donk, B. W. Ibelings // *Hydrobiology*. – 2007. V. 584. – 191-204.

107. Boschker H. T. S. Biomarker and carbon isotopic constraints on bacterial and algal community structure and functioning in a turbid, tidal estuary / H. T. S. Boschker, J. C. Kromkamp, J. J. Middelburg // *Limnology and Oceanography*. – 2005. V. 50. – 70-80.
108. Bowman J. P. Revised taxonomy of the methanotrophs: description of *Methylobacter* gen. nov., emendation of *Methylococcus*, validation of *Methylosinus* and *Methylocystis* species, and a proposal that the family Methylococcaceae includes only the group I methanotrophs / J. P. Bowman, L. I. Sly, P. D. Nichols, A. C. Hayward // *International Journal of Systematic Bacteriology*. – 1993. V. 43, №. 4. – 735-753.
109. Brenna J. T., Kothapalli K. 2014 Fatty acid desaturase 2 (FADS2). Not just $\Delta 6$ desaturase anymore. 11th Congress of the International Society for the Study of Fatty Acids and Lipids (ISSFAL).
110. Brenna J. T. Docosahexaenoic acid and human brain development: Evidence that a dietary supply is needed for optimal development / J. T. Brenna, S. E. Carlson // *Journal of Human Evolution*. – 2014. V. 77. – 99-106.
111. Brett M. T. *Daphnia* fatty acid composition reflects that of their diet / M. T. Brett, D. C. Muller-Navarra, A. P. Ballantyne, J. L. Ravet, C. R. Goldman // *Limnology and Oceanography*. – 2006. V. 51. – 2428-2437.
112. Brett, M. T., Müller-Navarra, D. C., Persson, J. Crustacean zooplankton fatty acid composition // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York : Springer, 2009. – P. 115-146.
113. Brett M. T. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes / M. T. Brett, D. C. MüllerNavarra // *Freshwater Biology*. – 1997. V. 38. – 483-499.
114. Breuer G. Analysis of fatty acid content and composition in microalgae / G. Breuer, W. A. C. Evers, J. H. de Vree, D. M. M. Kleinegris, D. E. Martens, R. H. Wijffels, P. P. Lamers // *Journal of Visualized Experiments*. – 2013. Article number: e50628.

115. Brooks S. Electrospray ionisation mass spectrometric analysis of lipid restructuring in the carp (*Cyprinus carpio* L.) during cold acclimation / S. Brooks, G. T. Clark, S. M. Wright, R. J. Trueman, A. D. Postle, A. R. Cossins, N. M. Maclean // *The Journal of Experimental Biology*. – 2002. V. 205. – 3989-3997.
116. Budge S. M. Fatty acid biomarkers reveal niche separation in an Arctic benthic food web / S. M. Budge, A. M. Springer, S. J. Iverson, G. Sheffield // *Marine Ecology Progress series*. – 2007. V. 336. – 305-309.
117. Budge S. M. Tracing carbon flow in an arctic marine food web using fatty acid-stable isotope analysis / S. M. Budge, M. J. Wooller, A. M. Springer, S. J. Iverson, C. P. McRoy, G. J. Divoky // *Oecologia*. – 2008. V. 157. – 117-129.
118. Budge S. M. Carbon isotopic fractionation in eider adipose tissue varies with fatty acid structure: implications for trophic studies / S. M. Budge, S. W. Wang, T. E. Hollmen, M. J. Wooller // *The Journal of Experimental Biology*. – 2011. V. 214. – 3790-3800.
119. Buettner R. Defining high-fat-diet rat models: Metabolic and molecular effects of different fat types / R. Buettner, K. G. Parhofer, M. Woenckhaus, C. E. Wrede, L. A. Kunz-Schughart, J. Schölmerich, L. C. Bollheimer // *Journal of Molecular Endocrinology*. – 2006. V. 36. – 485-501.
120. Burlakova L. The impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on unionid bivalves / L. Burlakova, A. Karatayev, D. K. Padilla // *International Review of Hydrobiology*. – 2000. V. 85, №. 5-6. – 529-541.
121. Burns C. W. A comparison of the trophic transfer of fatty acids in freshwater plankton by cladocerans and calanoid copepods / C. W. Burns, M. T. Brett, M. Schallenberg // *Freshwater Biology*. – 2011. V. 56. – 889-903.
122. Buzzi M. The desaturation and elongation of linolenic acid and eicosapentaenoic acid by hepatocytes and liver microsomes from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed diets containing fish oil or olive oil / M. Buzzi, R. J. Henderson, J. R. Sargent // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 1996. V. 1299, №. 2. – 235-244.

123. Cabanes A. Effect of n-3 polyunsaturated fatty acids (PUFAs) on breast cancer progression / A. Cabanes, M. Wang, S. Olivo, J. Gustafsson, L. Hilakivi-Clarke // *Cancer Epidemiology Biomarkers and Prevention*. – 2003. V. 12. – 1305S.
124. Calder P. C. Polyunsaturated fatty acids and inflammatory processes: New twists in an old tale / P. C. Calder // *Biochimie*. – 2009. V. 91. – 791-795.
125. Calder P. C. Docosahexaenoic acid / P. C. Calder // *Annals of Nutrition and Metabolism*. – 2016. V. 69. – 8-21.
126. Candella M. Deep-fat frying modifies high-fat fish lipid fraction / M. Candella, I. Astiasaran, J. Bello // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 1998. V. 46. – 2793-2796.
127. Cao Y. Biotechnological production of eicosapentaenoic acid: from a metabolic engineering point of view / Y. Cao Y. Cao, M. Zhao // *Process Biochemistry*. – 2012. V. 47, №. 9. – 1320-1326.
128. Caraco N. F. Zebra mussel invasion in a large, turbid river: Phytoplankton response to increased grazing / N. F. Caraco, J. J. Cole, P. A. Raymond, D. L. Strayer, M. L. Pace, S. E. G. Findlay, D. T. Fischer // *Ecology*. – 1997. V. 78, №. 2. – 588-602.
129. Caramujo M.-J. Fatty acid profiles of algae mark the development and composition of harpacticoid copepods / M.-J. Caramujo, H. T. S. Boschker, W. Admiraal // *Freshwater Biology*. – 2008. V. 53. – 77-90.
130. Castell J. D. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Lipid metabolism and fatty acid composition / J. D. Castell, D. J. Lee, R. O. Sinnhuber // *The Journal of Nutrition*. – 1972a. V. 102, №. 1. – 93-99.
131. Castell J. D. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Physiological symptoms of EFA deficiency / J. D. Castell, R. O. Sinnhuber, D. J. Lee, J. H. Wales // *The Journal of Nutrition*. – 1972b. V. 102, №. 1. – 87-92.
132. Castell J. D. Effects of purified diets containing different combinations arachidonic and docosahexaenoic acid on survival, growth and fatty acid composition of

- juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*) / J. D. Castell, J. G. Bell, D. R. Tocher, J. R. Sargent // *Aquaculture*. – 1994. V. 128, №. 3-4. – 315-333.
133. Castell J. D. Effect of dietary lipids on fatty acid composition and metabolism in juvenile green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) / J. D. Castell, E. J. Kennedy, S. M. C. Robinson, G. J. Parsons, T. J. Blair, E. Gonzalez-Duran // *Aquaculture*. – 2004. V. 242. – 417-435.
134. Castro-Gonzalez I. Evaluation of the possible inclusion of certain fish species in chronic kidney disease diets based on their adverse and beneficial nutrient ratios / I. Castro-Gonzalez, A. G. Maafs-Rodriguez, J. L. Silencio-Barrita, C. Galindo-Gomez, F. Perez-Gil // *International Journal of Food Sciences and Nutrition*. – 2013. V. 64, №. 1. – 82-88.
135. Chamberlain P. M. The effect on isotopic turnover in *Collembola* examined using the stable carbon isotopic compositions of lipids / P. M. Chamberlain, I. D. Bull, H. I. J. Black, P. Ineson, R. P. Evershed // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2006. V. 38, №. 5. – 1146-1157.
136. Chang K. J. L. Biodiscovery of new Australian thraustochytrids for production of biodiesel and long-chain omega-3 oils / K. J. L. Chang, G. A. Dunstan, G. C. J. Abell, L. A. Clementson, S. I. Blackburn, P. D. Nichols, A. Koutoulis // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2012. V. 93, №. 5. – 2215–2231.
137. Chang G. Fatty acid shifts and metabolic activity changes of *Schizochytrium* sp. S31 cultured on glycerol / G. Chang, Z. Luo, S. Gu, Q. Wu, M. Chang, X. Wang // *Bioresource Technology*. – 2013. V. 142. – 255-260.
138. Chen X., Wakeham S. G., Fisher N. S. Influence of iron on fatty acid and sterol composition of marine phytoplankton and copepod consumers / X. Chen, S. G. Wakeham, N. S. Fisher // *Limnology and Oceanography*. – 2011. V. 56, №. 2. – 716-724.

139. Chen M. Effects of dietary essential fatty acids on reproduction rates of a subtropical calanoid copepod, *Acartia erythraea* / M. Chen, H. Liu, B. Chen // Marine Ecology Progress Series. – 2012. V. 455. – 95-110.
140. Chen Y.-C. The biomass and total lipid content and composition of twelve species of marine diatoms cultured under various environments / Y.-C. Chen // Food Chemistry. – 2012. V. 131. – 211-219.
141. Chen Z. Comparative studies on the characteristic fatty acid profiles of four different Chinese medicinal Sargassum seaweeds by GC-MS and chemometrics / Z. Chen, Y. Xu, T. Liu, L. Zhang, H. Liu H. Guan // Marine Drugs. – 2016. V. 14. Article number: 68.
142. Cheung L. K.Y. Mechanisms of docosahexaenoic and eicosapentaenoic acid loss from Pacific Saury and comparison of their retention rates after various cooking methods / L. K.Y. Cheung, H. Tomita, T. Takemori // Journal of Food Science. – 2016. V. 81, №. 8. – C1899-C1907.
143. Chi X. Fatty acid biosynthesis in eukaryotic photosynthetic microalgae: identification of a microsomal delta 12 desaturase in *Chlamydomonas reinhardtii* / X. Chi, X. Zhang, X. Guan, L. Ding, Y. Li, M. Wang, H. Lin, S. Qin // The Journal of Microbiology. – 2008. V. 46, №. 2. – 189-201.
144. Christian A. D. Trophic position and potential food sources of 2 species of unionid bivalves (Mollusca: Unionidae) in 2 small Ohio streams / A. D. Christian, B. N. Smith, D. J. Berg, J. C. Smoot, R. H. Findlay // Journal of the North American Benthological Society. – 2004. V. 23, №. 1. – 101-113.
145. Christie, W. W. Lipid analysis. Isolation, separation, identification and structural analysis of lipids / W. W. Christie. – Bridgwater : Oily Press, 2003. – 416 p.
146. Chu F. L. E. Quantitative significance of n-3 essential fatty acid contribution by heterotrophic protists in marine pelagic food webs / F. L. E. Chu, E. D. Lund, J. A. Podbesek // Marine Ecology Progress Series. – 2008. V. 354. – 85-95.

147. Chuang L. T. Fatty acid composition of 12 fish species from the Black Sea / L. T. Chuang, U. Bulbul, P. C. Wen, R. H. Glew, F. A. Ayaz // *Journal of Food Science*. – 2012. V. 77, №. 5. – C512–C518.
148. Cladis D. P. Fatty acid profiles of commercially available finfish fillets in the United States / D. P. Cladis, A. C. Kleiner, H. H. Freiser, C. R. Santerre // *Lipids*. – 2014. V. 49, №. 10. – 1005-1018.
149. Cobelas A. Lipids in microalgae. A review 1. Biochemistry / A. Cobelas, Z. Lechado // *Grasas y aceites (Esp)*. – 1989. V. 40, №. 2. – 118-145.
150. Cohen Z. Chemotaxonomy of cyanobacteria / Z. Cohen, M. C. Margheri, L. Tomaselli // *Phytochemistry*. – 1995a. V. 40, №. 4. – 1155-1158.
151. Cohen, Z., Norman H. A., Heimer Y. M. Microalgae as a source of n-3 fatty acids // *Plants in human nutrition. World review of nutrition and dietetics* / ed. A. P. Simopoulos. – V. 77. Basel: Karger, 1995b. – P. 1-31.
152. Colaco A. Polar lipid fatty acids as indicators of trophic associations in a deep-sea vent system community / A. Colaco, D. Desbruyères, J. Guezennec // *Marine Ecology*. – 2007. V. 28. – 15-24.
153. Cole J. J. Terrestrial support of zebra mussels and Hudson River food web: a multi-isotope, Bayesian analysis / J. J. Cole, C. T. Solomon // *Limnology and Oceanography*. – 2012. V. 57. – 1802–1815.
154. Colombo J. Maternal DHA and the development of attention in infancy and toddlerhood / J. Colombo, K. N. Kannass, D. J. Shaddy, S. Kundurthi, J. M. Maikranz, C. J. Anderson, O. M. Blaga, S. E. Carlson // *Child Development*. – 2004. V. 75, №. 4. – 1254-1267.
155. Copeman L. A. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment / L. A. Copeman, C. C. Parrish, J. A. Brown, M. Harel // *Aquaculture*. – 2002. V. 210. – 285-304.

156. Costa A. S. H. Is hepatic lipid metabolism of beef cattle influenced by breed and dietary silage level? / A. S. H. Costa, R. J. B. Bessa, V. M. R. Pires, E. A. Rolo, R. M. A. Pinto, C. M. G. A. Fontes, J. A. M. Prates // BMC Veterinary Research. – 2014. V. 10. Article number: 65.
157. Coutteau P. Lipid classes and their content of n-3 highly unsaturated fatty acids (HUFA) in *Artemia franciscana* after hatching, HUFA-enrichment and subsequent starvation / P. Coutteau, G. Mourente // Marine Biology. – 1997. V. 130. – 81-91.
158. Couturier L. I. E. Unusually high levels of n-6 polyunsaturated fatty acids in whale sharks and reef manta rays / L. I. E. Couturier, C. A. Rohner, A. J. Richardson, S. J. Pierce, A. D. Marshall, F. R. A. Jaime, K. A. Townsend, M. B. Bennett, S. J. Weeks, P. D. Nichols // Lipids. – 2013. V. 48. – 1029-1034.
159. Crawford M. A. Evidence for the unique function of docosahexaenoic acid during the evolution of the modern hominid brain / M. A. Crawford, M. Bloom, C. L. Broadhurst, W. F. Schmidt, S. C. Cunnane, C. Galli, K. Gehbremeskel, F. Linseisen, J. Lloyd-Smith, J. Parkington // Lipids. – 1999. V. 34. – S39-S47.
160. Cunnane S. C. Breast-fed infants achieve a higher rate of brain and whole body docosahexaenoate accumulation than formula fed infants not consuming dietary docosahexaenoate / S. C. Cunnane, V. Francescutti, J. T. Brenna, M. A. Crawford // Lipids. – 2000. V. 35. –105-111.
161. Dacks P. A. Current evidence for the clinical use of long-chain polyunsaturated n-3 fatty acids to prevent age-related cognitive decline and Alzheimer's disease / P. A. Dacks, D. W. Shineman, H. M. Fillit // The Journal of Nutrition, Health and Aging. – 2013. V. 17. – 240-251.
162. Daly E. A. Fatty acid profiles of juvenile salmon indicate prey selection strategies in coastal marine waters / E. A. Daly, C. E. Benkwitt, R. D. Brodeur, M. N. C. Litz, L. A. Copeman // Marine Biology. – 2010. V. 157. – 1975-1987.

163. Damude H. G. Engineering oilseed plants for a sustainable, land-based source of long chain polyunsaturated fatty acids / H. G. Damude, A. J. Kinney // *Lipids*. – 2007. V. 42. – 179-185.
164. Dangour A. D. Effect of 2-yn-3 long-chain polyunsaturated fatty acid supplementation on cognitive function in older people: a randomized, double-blind, controlled trial / A. D. Dangour, E. Allen, D. Elbourne, N. Fasey, A. E. Fletcher, P. Hardy, G. E. Holder, R. Knight, L. Letley, M. Richards, R. Uauy // *The American Journal of Clinical Nutrition*. – 2010. V. 91. – 1725-1732.
165. Dantagnan P. Feeding omega-3 PUFA enriched rotifers to *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) larvae reared at different salinity conditions: effects on growth parameters, survival and fatty acids profile / P. Dantagnan, P. Borques, C. Pavez, A. Hernandez // *Latin American Journal of Aquatic Research*. – 2013. V. 41. – 404-411.
166. Da Silva M. S. Natural rumen-derived trans fatty acids are associated with metabolic markers of cardiac health / M. S. Da Silva, P. Julien, L. Pérusse, M.C. Vohl, I. Rudkowska // *Lipids*. – 2015. V. 50. – 873-882.
167. Davic R. D. On the ecological roles of salamanders / R. D. Davic, H. H. Welsh // *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. – 2004. V. 35. – 405-434.
168. Davis B. C. Achieving optimal essential fatty acid status in vegetarians: current knowledge and practical implications / B. C. Davis, P. M. Kris-Etherton // *The American Journal of Clinical Nutrition*. – 2003. V. 78, №. 3. – 640S-646S.
169. De Bernardi, R., Giussani G., Manca M. Cladocera: Predators and prey / Cladocera. *Developments in Hydrobiology* // eds. L. Forró, D. G. Frey. V. 35. Dordrecht : Springer, 1987. – P. 225-244.
170. Debiane D. Lipid content disturbance in the arbuscular mycorrhizal, *Glomus irregulare* grown in monoxenic conditions under PAHs pollution / D. Debiane, M. Calonne, J. Fontaine, F. Laruelle, A. Grandmougin-Ferjani, A. Lounes-Hadj Sahraoui // *Fungal Biology*. – 2011. V. 115. – 782-792.

171. De Carvalho C. C. C. R. Production of metabolites as bacterial responses to the marine environment / C. C. C. R. De Carvalho, P. Fernandes // *Marine Drugs*. – 2010. V. 8. – 705-727.
172. De Caterina R. n-3 fatty acids in cardiovascular disease / R. De Caterina // *The New England Journal of Medicine*. – 2011 V. 364, №. 25. – 2439-2450.
173. DeMott W. R. Phosphorus limitation in *Daphnia*: evidence from a long-term study of three hypereutrophic Dutch lakes / W. R. DeMott, R. D. Gulati // *Limnology and Oceanography*. – 1999. V. 44. – 1557-1564.
174. DeNiro M. J. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis / M. J. DeNiro, S. Epstein // *Science*. – 1977. V. 197. – 261-263.
175. Desvillettes C. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae / C. Desvillettes, G. Bourdier, C. Amblard, B. Barth // *Freshwater Biology*. – 1997. V. 38. – 629-637.
176. Descroix A. Impact of macroinvertebrate diet on growth and fatty acid profiles of restocked 0+ Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from a large European river (the Allier) / A. Descroix, C. Desvillettes, A. Bec, P. Martin, G. Bourdier // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2010. V. 67. – 659-672.
177. De Silva S. S. Aquaculture: a newly emergent food production sector – and perspectives of its impacts on biodiversity and conservation / S. S. De Silva // *Biodiversity and Conservation*. – 2012. V. 21. – 3187-3220.
178. Dethier M. N. Addressing assumptions: variation in stable isotopes and fatty acids of marine macrophytes can confound conclusions of food web studies / M. N. Dethier, E. Sosik, A. W. E. Galloway, D. O. Duggins, C. A. Simenstad // *Marine Ecology Progress Series*. – 2013. V. 478. – 1-14.
179. De Troch M. Bioconversion of fatty acids at the basis of marine food webs: insights from a compoundspecific stable isotope analysis / M. De Troch, P. Boeckx, C. Cnudde, D. Van Gansbeke, A. Vanreusel, M. Vincx, M. J. Caramujo // *Marine Ecology Progress Series*. – 2012. V. 465. – 53-67.

180. Dey I. Molecular and structural composition of phospholipid membranes in lives of marine and freshwater fish in relation to temperature / I. Dey, C. Buda, T. Wiik, J. E. Halver, T. Farkas // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1993. V. 90. – 7498-7502.
181. Dijkman N. A. Phospholipid-derived fatty acids as chemotaxonomic markers for phytoplankton: application for inferring phytoplankton composition / N. A. Dijkman, J. C. Kromkamp // Marine Ecology Progress Series. – 2006. V. 324. – 113-125.
182. Dionisio Pires L. M. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston / L. M. Dionisio Pires, R. R. Jonker, E. Van Donk, H. J. Laanbroek // Freshwater Biology. – 2004. V. 49. – 116-126.
183. DiRusso C. C. Molecular inroads into the regulation and metabolism of fatty acids, lessons from bacteria / C. C. DiRusso, P. N. Black, J. D. Weimar // Progress in Lipid Research. – 1999. V. 38. – 129-197.
184. Dodson V. J. Mono- and digalactosyldiacylglycerol composition of the marennine-producing diatom, *Haslea ostrearia*: composition to a selection of pinnate and centric diatoms / V. J. Dodson, J. L. Dahmen, J.-L. Mouget, J. D. Leblond // Phycological Research. – 2013. V. 61. – 199-207.
185. Dodson V. J. The long and short of it: temperature-dependent modifications of fatty acid chain length and unsaturation in the galactolipid profiles of the diatoms *Haslea ostrearia* and *Phaeodactylum tricornerutum* / V. J. Dodson, J.-L. Mouget, J. L. Dahmen, J. D. Leblond // Hydrobiologia. – 2014. V. 727. – 95-107.
186. Dolch L.-J. Inventory of fatty acid desaturases in the pinnate diatom *Phaeodactylum tricornerutum* / L.-J. Dolch, E. Maréchal // Marine Drugs. – 2015. V. 13. – 1317-1339.
187. Domergue F. Cloning and functional characterization of *Phaeodactylum tricornerutum* front-end desaturases involved in eicosapentaenoic acid biosynthesis / F.

- Domergue, J. Lerchl, U. Zähringer, E. Heinz // *European Journal of Biochemistry*. – 2002. V. 269. – 4105-4113.
188. Dorantes-Arando J. J. Hemolytic activity and fatty acid composition in the ichthyotoxic dinoflagellates *Cochlodinium polykrikoides* isolated from Bahía de La Paz, Gulf of California / J. J. Dorantes-Arando, L. M. García-de la Parra, R. Alonso-Rodríguez // *Marine Pollution Bulletin*. – 2009. V. 58. – 1401-1405.
189. Dubovskaya O. P. Effects of water column processes on the use of sediment traps to measure zooplankton non-predatory mortality: a mathematical and empirical assessment / O. P. Dubovskaya, A. P. Tolomeev, G. Kirillin, Z. Buseva, K. W. Tang, M. I. Gladyshev // *Journal of Plankton Research*. – 2018. V. 40. – 91-106.
190. Dugan H. A. Salting our freshwater lakes / H. A. Dugan, S. L. Bartlett, S. M. Burke, J. P. Doubek, F. E. Krivak-Tetley, N. K. Skaff, J. C. Summers, K. J. Farrell, I. M. McCullough, A. M. Morales-Williams, D. C. Roberts, Z. Ouyang, F. Scordo, P. C. Hanson, K. C. Weathers // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2017. V. 114. – 4453-4458.
191. Dumont H. J. A review of typhloplanid flatworm ecology, with emphasis on pelagic species / H. J. Dumont, A. C. Rietzle, B.-P. Han. // *Inland Waters*. – 2014. V. 4. – 257-270.
192. Dunstan J. A. Cognitive assessment of children at age 2(1/2) years after maternal fish oil supplementation in pregnancy: a randomized controlled trial / J. A. Dunstan, K. Simmer, G. Dixon, S. L. Prescott // *Archives of Disease in childhood. Fetal and neonatal edition*. – 2008. V. 93. – F45-F50.
193. Dupuis A. P. Climate change, diapause termination and zooplankton population dynamics: an experimental and modeling approach / A. P. Dupuis, B. J. Hann // *Freshwater Biology*. – 2009. V. 54. – 221-235.
194. Eilander A. Intake and sources of dietary fatty acids in Europe: Are current population intakes of fats aligned with dietary recommendations? / A. Eilander, R. K.

- Harika, P. L. Zock // *European Journal of Lipid Science and Technology*. – 2015. V. 117, №. 9. – 1370-1377.
195. Eklov P. Multiple predator effects on size-dependent behavior and mortality of two species of anuran larvae / P. Eklov, E. E. Werner // *Oikos*. – 2000. V. 88. – 250-258.
196. El-Sabaawi R. Characterizing dietary variability and trophic positions of coastal calanoid copepods: insight from stable isotopes and fatty acids / R. El-Sabaawi, J. F. Dower, M. Kainz, A. Mazumder // *Marine Biology*. – 2009. V. 156. – 225-237.
197. Emery J. A. Uncoupling EPA and DHA in fish nutrition: Dietary demand is limited in Atlantic salmon and effectively met by DHA alone. / J. A. Emery, F. Norambuena, J. Trushenski, G. M. Turchini // *Lipids*. – 2016. V. 51. – 399-412.
198. Ensera M. Feeding linseed to increase the n-3 PUFA of pork: Fatty acid composition of muscle, adipose tissue, liver and sausages / M. Ensera, R. I. Richardson, J. D. Wooda, B. P. Gillb, P. R. Sheard // *Meat Science*. – 2000. V. 5. – 201-212.
199. Erwin, J. Comparative biochemistry of fatty acids in eucaryotic microorganisms // *Lipids and biomembranes of eucaryotic microorganisms* / ed. J. Erwin. – NewYork.: Academic Press, 1973. – P. 41-143.
200. Estevez M. Extensively reared Iberian pigs versus intensively reared white pigs for the manufacture of liver pâté. / M. Estevez, D. Morcuende, R. Ramirez, J. Ventanas, R. Cava // *Meat Science*. – 2004. V. 67. – 453-461.
201. Evans-White M. A. Ecosystem significance of crayfishes and stonerollers in a prairie stream: functional differences between co-occurring omnivores / M. A. Evans-White, W. K. Dodds, M. R. Whiles // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2003. V. 22. – 423-441.
202. FAO, Food and Agriculture Organisation (FAO), *The State of World Fisheries and Aquaculture*, FAO, Rome, 2016.
203. FAO, 2009. *How to feed the world in 2050*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.

204. Falk-Peterson S. Lipids and fatty acids in *Clione limacina* and *Limacina helicina* in Svalbard waters and the Arctic Ocean: trophic implications / S. Falk-Peterson, J. R. Sargent, S. Kwasniewski, B. Gulliksen, R-M. Millar // *Polar Biology*. – 2001. V. 24. – 163-170.
205. Falk-Petersen S. Lipid biomarkers and trophic linkages between ctenophores and copepods in Svalbard waters / S. Falk-Petersen, T. M. Dahl, C. L. Scott, J. R. Sargent, B. Gulliksen, S. Kwasniewski, H. Hop, R. Millar // *Marine Ecology Progress Series*. – 2002. V. 227. – 187-194.
206. Farkas T. Differential response of lipid metabolism and membrane physical state by an actively and passively overwintering planktonic crustacean / T. Farkas, G. Nemezc, I. Csengeri // *Lipids*. – 1984. V. 19. – 436-442.
207. Fasolato L. Application of nonparametric multivariate analyses to the authentication of wild and farmed European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Results of a survey on fish sampled in the retail trade / L. Fasolato, E. Novelli, L. Salmaso, L. Corain, F. Camin, M. Perini, P. Antonetti, S. Balzan // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2010. V. 58. – 10979-10988.
208. Fefilova E. A comparative survey of the freshwater copepods of two different regions of the Central Palaearctic: European and Siberian / E. Fefilova, O. Dubovskaya, O. Kononova, L. Khokhlova // *Journal of Natural History*. – 2013. V. 47. – 805-819.
209. Feller S. E. Acyl chain conformations in phospholipid bilayers: A comparative study of docosahexaenoic acid and saturated fatty acids / S. E. Feller // *Chemistry and Physics of Lipids*. – 2008. V. 153. – 76-80.
210. Fetterman J. Therapeutic potential of n-3 polyunsaturated fatty acids in disease / J. Fetterman, M. Zdanowicz // *American Journal of Health-System Pharmacy*. – 2009. V. 66. – 1169-1179.
211. Figueras M. Effects of eicosapentaenoic acid (EPA) treatment on insulin sensitivity in an animal model of diabetes: Improvement of the inflammatory status / M.

- Figueras, M. Olivan, S. Busquets, F. Lopez-Soriano, J. Argiles // *Obesity*. – 2011. V. 19. – 362-369.
212. Findlay, R. H., Dobbs, F. C. Quantitative description of microbial communities using lipid analysis // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / eds. P. F. Kemp, B. F. Sherr, E. B. Sherr, J. J. Cole. – Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. – P. 271-284.
213. Fleurence J. Fatty acids from 11 marine macroalgae of the French Brittany coast / J. Fleurence, G. Gutbier, S. Mabeaul, C. Leray // *Journal of Applied Phycology*. – 1994. V. 6. – 527-532.
214. Flores-Moya A. Seasonal variations of photosynthetic pigments, total C, N, and P content, and photosynthesis in *Phyllariopsis purpurascens* (Phaeophyta) from the Strait of Gibraltar / A. Flores-Moya, J. A. Fernandez // *Journal of Phycology*. – 1995. V. 31. – 867-874.
215. Fodor E. Molecular architecture and biophysical properties of phospholipids during thermal adaptation in fish: an experimental and model study / E. Fodor, R. H. Jones, C. Buda, K. Kitajka, I. Dey, T. Farkas // *Lipids*. – 1995. V. 30, №. 12. – 1119-1125.
216. Fonseca-Madrigal J. Effect of salinity on the biosynthesis of n-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in silverside *Chirostoma estor* / J. Fonseca-Madrigal, D. Pineda-Delgado, C. Martínez-Palacios, C. Rodríguez, D. R. Tocher // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2012. V. 38. – 1047-1057.
217. Fonseca-Madrigal J. Diversification of substrate specificities in teleostei Fads2: characterization of $\Delta 4$ and $\Delta 6\Delta 5$ desaturases of *Chirostoma estor* / J. Fonseca-Madrigal, J. C. Navarro, F. Hontoria, D. R. Tocher, C. A. Martínez-Palacios, O. Monroig // *Journal of Lipid Research*. – 2014. V. 55. – 1408-1419.
218. Fontaneto D. Differences in fatty acid composition between aquatic and terrestrial insects used as food in human nutrition / D. Fontaneto, M. Tommaseo-Ponzetta, C.

- Galli, P. Risé, R. H. Glew, M. G. Paoletti // *Ecol Food Nutrition*. – 2011. V.50, №. 4. – 351-367.
219. Freese E. Gammaproteobacteria as a possible source of eicosapentaenoic acid in anoxic intertidal sediments / E. Freese, H. Rütters, J. Köster, J. Rullkötter, H. Sass // *Microbial Ecology*. – 2009. V. 57, №. 3. – 444-454.
220. Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations / R. Froese // *Journal of Applied Ichthyology*. – 2006. V. 22. – 241-253.
221. Fujibayashi M. Fractionation of the stable carbon isotop ratio of essential fatty acids in zebrafish *Danio rerio* and mud snails *Bellamya chinensis* / M. Fujibayashi, M. Ogino, O. Nishimura // *Oecologia*. – 2016. V. 180. – 589-600.
222. Füreder L. Dietary and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) analyses in alpine stream insects / L. Füreder, C. Welter, J. K. Jackson // *International Review of Hydrobiology*. – 2003. V. 88, №. 3-4. – 314-331.
223. Gaevsky N. A. Using DCMU-fluorescence method for identification of dominating phytoplankton groups / N. A. Gaevsky, V. I. Kolmakov, O. V. Anishchenko, T. B. Gorbaneva // *Journal of Applied Phycology*. – 2005. V. 17. – 483-494.
224. Gago G. Fatty acid biosynthesis in actinomycetes / G. Gago, L. Diacovich, A. Arabolaza, S.-C. Tsai, H. Gramajo // *FEMS Microbiology Reviews*. – 2011. V. 35. – 475-497.
225. Galloway A. W. E. Fatty acid signatures differentiate marine macrophytes at ordinal and family ranks / A. W. E Galloway, K. H. Britton-Simmons, D. O. Duggins, P. W. Gabrielson, M. T. Brett // *The Journal of Phycology*. – 2012. V. 48. – 956-965.
226. Galloway A.W. E. A fatty acid based Bayesian approach for inferring diet in aquatic consumers / A.W. E. Galloway, M. T. Brett, G. W. Holtgrieve, E. J. Ward, A. P. Ballantyne, C. W. Burns, M. J. Kainz, D. C. Müller-Navarra, J. Persson, J. L. Ravet, U. Strandberg, S. J. Taipale, G. Ahlgren // *PLoS ONE*. – 2015. V. 10, №. 6. Article number: e0129723.

227. Garcia-Moreno P. J. Discarded species in the west Mediterranean Sea as sources of omega-3 PUFA. / P. J. Garcia-Moreno, R. Pérez Gálvez, R. Morales-Medina, A. Guadix, E. M. Guadix // *European Journal of Lipid Science and Technology*. – 2013. V. 115. – 982-989.
228. Garg M. L. Means of delivering recommended levels of long chain n-3 polyunsaturated fatty acids in human diets / M. L. Garg, L. G. Wood, H. Singh, P. J. Moughan // *Journal of Food Sciences*. – 2006. V. 71. – R66-R71.
229. Geay F. Dietary linseed oil reduces growth while differentially impacting LC-PUFA synthesis and accretion into tissues in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) / F. Geay, D. Wenon, J. Mellery, E. Tinti, S. N. M. Mandiki, D. R. Tocher, C. Debier, Y. Larondelle, P. Kestemont // *Lipids*. – 2015. V. 50. – 1219-1232.
230. Gemperlein K. Polyunsaturated fatty acid biosynthesis in myxobacteria: different PUFA synthases and their product diversity / K. Gemperlein, S. Rachid, R. O. Garcia, S. C. Wenzel, R. Müller // *Chemical Science*. – 2014. V. 5. – 1733-1741.
231. German O. L. Docosahexaenoic acid prevents apoptosis of retina photoreceptors by activating the ERK/MAPK pathway / O. L. German, M. F. Insua, C. Gentili, N. P. Rotstein L. E. Politi // *Journal of Neurochemistry*. – 2006. V. 98. – 1507-1520.
232. Gerster H. Can adults adequately convert α -linoleic acid (18:3n-3) to eicosapentaenoic acid (20:5n-3) and docosahexaenoic acid (22:6n-3)? / H. Gerster // *International Journal for Vitamin and Nutrition Research*. – 1998. V. 68. – 159-173.
233. Ghioni C. Low C18 to C20 fatty acid elongase activity and limited conversion of stearidonic acid, 18:4n-3, to eicosapentaenoic acid, 20:5n-3, in a cell line from the turbot, *Scophthalmus maximus* / C. Ghioni, D. R. Tocher, M. V. Bell, J. R. Dick, J. R. Sargent // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 1999. V. 1437. – 170-181.
234. Givens D. I. Current intakes of EPA and DHA in European populations and the potential of animal-derived foods to increase them / D. I. Givens, R. A. Gibbs // *Proceedings of the Nutrition Society*. – 2008. V. 67. – 273-280.

235. Givens D. I. Manipulation of lipids in animal-derived foods: Can it contribute to public health nutrition? / D. I. Givens // *European Journal of Lipid Sciences and Technology*. – 2015. V. 117. – 1306-1316.
236. Gladyshev M. I. Gut content analysis of *Gammarus lacustris* from a Siberian lake using biochemical and biophysical methods / M. I. Gladyshev, A. Y. Emelianova, G. S. Kalachova, T. A. Zotina, N. A. Gaevsky, M. D. Zhilenkov // *Hydrobiologia*. – 2000. V. 431. – 155-163.
237. Gladyshev M. I. Effect of way of cooking on content of essential polyunsaturated fatty acids in muscle tissue of humpback salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, G. A. Gubanenko, S. M. Demirchieva, G. S. Kalachova // *Food Chemistry*. – 2006a. V. 96. – 446-451.
238. Gladyshev M. I. Influence of sestonic elemental and essential fatty acid contents in a eutrophic reservoir in Siberia on population growth of *Daphnia (longispina group)*. / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. P. Dubovskaya, O. N. Makhutova, G. S. Kalachova // *Journal of Plankton Research*. – 2006b. V. 28, №. 10. – 907-917.
239. Gladyshev M. I. Effect of boiling and frying on the content of essential polyunsaturated fatty acids in muscle tissue of four fish species. / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, G. A. Gubanenko, S. M. Demirchieva, G. S. Kalachova // *Food Chemistry*. – 2007. V. 101. – 1694-1700.
240. Gladyshev, M. I., Arts, M. T., Sushchik, N. N. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA + DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York : Springer, 2009. – P. 179-209.
241. Gladyshev M. I. Stable isotope analyses in aquatic ecology (a review) / M. I. Gladyshev // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. – 2009. V. 4, №. 2. – 381-402.
242. Gladyshev M. I. Correlations between fatty acid composition of seston and zooplankton and effects of environmental parameters in a eutrophic Siberian reservoir /

- M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova, O. P. Dubovskaya, E. S. Kravchuk, G. S. Kalachova, E. B. Khromechek // *Limnologica*. – 2010. V. 40. – 343-357.
243. Gladyshev M. I. Effect of temperature on contents of essential highly unsaturated fatty acids in freshwater zooplankton / M. I. Gladyshev, V. P. Semenchko, O. P. Dubovskaya, E. B. Fefilova, O. N. Makhutova, Z. F. Buseva, N. N. Sushchik, V. I. Razlutskiy, E. V. Lepskaya, M. A. Baturina, G. S. Kalachova, O. N. Kononova // *Limnologica*. – 2011a. V. 41. – 339-347.
244. Gladyshev M. I. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. V. Anishchenko, O. N. Makhutova, V. I. Kolmakov, G. S. Kalachova, A. A. Kolmakova, O. P. Dubovskaya // *Oecologia*. – 2011b. V. 165. – 521-531.
245. Gladyshev M. I. Comparison of polyunsaturated fatty acids content in filets of anadromous and landlocked sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* / M. I. Gladyshev, E. V. Lepskaya, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova, G. S. Kalachova, K. K. Malyshevskaya, G. N. Markevich // *Journal of Food Science*. – 2012a. V. 77, №. 12. – C1307-C1310.
246. Gladyshev M. I. Stable isotope composition of fatty acids in organisms of different trophic levels in the Yenisei River / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, G. S. Kalachova, O. N. Makhutova // *PLoS ONE*. – 2012b. V. 7, №. 3. Article number: e34059.
247. Gladyshev M. I. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova // *Prostaglandins and Other Lipid Mediators*. – 2013. V. 107. – 117-126.
248. Gladyshev M. I. Effect of the way of cooking on contents of essential polyunsaturated fatty acids in filets of zander / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, G. A. Gubanenko, O. N. Makhutova, G. S. Kalachova, E. A. Rechkina, K. K. Malyshevskaya // *Czech Journal of Food Science*. – 2014. V. 32, №. 3. – 226-231.

249. Gladyshev M. I. Fatty acid composition of Cladocera and Copepoda from lakes of contrasting temperature / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. P. Dubovskaya, Z. F. Buseva, O. N. Makhutova, E. B. Fefilova, I. Y. Feniova, V. P. Semenchko, A. A. Kolmakova, G. S. Kalachova // *Freshwater Biology*. – 2015. V. 60. – 373-386.
250. Gladyshev M. I. Stable isotope fractionation of fatty acids of *Daphnia* fed laboratory cultures of microalgae / M. I. Gladyshev, O. N. Makhutova, E. S. Kravchuk, O. V. Anishchenko, N. N. Sushchik // *Limnologica*. – 2016a. V. 56. – 23-29.
251. Gladyshev M. I. Secondary production of highly unsaturated fatty acids by zoobenthos across rivers contrasting in temperature / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, S. P. Shchulepina, A. V. Ageev, O. P. Dubovskaya, A. A. Kolmakova, G. S. Kalachova // *River Research and Applications*. – 2016b. V. 32, №. 6. – 1252-1263.
252. Gladyshev M. I. Fatty acid composition and contents of seven commercial fish species of genus *Coregonus* from Russian Subarctic water bodies / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova, L. A. Glushchenko, A. E. Rudchenko, A. A. Makhrov, E. A. Borovikova, Y. Y. Dgebuadze // *Lipids*. – 2017. V. 52. – 1033-1044.
253. Gladyshev M. I. Meta-analysis of factors associated with omega-3 fatty acid contents of wild fish / M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, A. P. Tolomeev, Y. Y. Dgebuadze // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 2018. V. 28. – 277-299.
254. Glencross B. E. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species / B. E. Glencross // *Reviews in Aquaculture*. – 2009. V. 1, №. 2. – 71-124.
255. Glencross B. D. A comparative analysis of the response of the hepatic transcriptome to dietary docosahexaenoic acid in Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts / B. D. Glencross, C. D. De Santis, B. Bicskei, J. B. Taggart, J. E. Bron, M. B. Betancor, D. R. Tocher // *BMC Genomics*. – 2015. V. 16. Article number: 684.
256. Gliwicz Z. M. Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cuculata* Sars / Z. M. Gliwicz, A. Ghilarov, J. Pijanowska // *Hydrobiologia*. – 1981. V. 80. – 205-218.

257. Goedkoop W. Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications / W. Goedkoop, L. Sonesten, G. Ahlgren, M. Boberg // *The Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2000. V. 57. – 2267–2279.
258. Gomes A. D. Fatty acid composition of tropical fish depends on reservoir trophic status and fish feeding habit / A. D. Gomes, C. E. Tolussi, I. G. Boëchat, M. L. M. Pompêo, M. P. T. Cortez, R. M. Honji, R. G. Moreira // *Lipids*. – 2016. V. 51. –1193-1206.
259. Gomez I. Seasonal changes in C, N and major organic compounds and their significance to morpho-functional processes in the endemic Antarctic brown alga *Ascoseira mirabilis* / I. Gomez, C. Wiencke // *Polar Biology*. – 1998. V. 19. – 115-124.
260. Gonzalez-Ortiz G. Consumption of dietary n-3 fatty acids decreases fat deposition and adipocyte size, but increases oxidative susceptibility in broiler chickens / G. Gonzalez-Ortiz, R. Sala, E. Canovas, N. Abed, A. C. Barroeta // *Lipids*. – 2013. V. 48. – 705-717.
261. Gordillo F. J. L. The response of nutrient assimilation and biochemical composition of Arctic seaweeds to a nutrient input in summer / F. J. L. Gordillo, J. Aguilera, C. Jimenez // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. V. 57. – 2661-2671.
262. Goulden C. E. Fatty acid synthesis and accumulation rates in daphniids / C. E. Goulden, A. R. Place // *Journal of Experimental Zoology*. – 1990. V. 256. – 168-178.
263. Graeve M. Fatty acid composition of Arctic and Antarctic macroalgae: indicator of phylogenetic and trophic relationships / M. Graeve, G. Kattner, C. Wiencke, U. Karsten // *Marine Ecology Progress Series*. – 2002. V. 231. – 67-74.
264. Graham J. M. Freshwater diatoms as a source of lipids for biofuels / J. M. Graham, L. E. Graham, S. B. Zulkifly, B. F. Pflieger, S. W. Hoover, J. Yoshitani // *Journal of Industrial Microbiology and Biothechnology*. – 2012. V. 39. – 419-428.

265. Gregory M. K. Functional characterization of the chicken fatty acid elongases / M. K. Gregory, S. Geier Mark, R. A. Gibson, M. J. James // *Journal of Nutrition*. – 2013. V. 143. – 12-16.
266. Grogan D. W. Cyclopropane ring formation in membrane lipids of bacteria // D. W. Grogan, J. E. Cronan // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. – 1997. V. 61. – 429-441.
267. Guevara M. *Rhodomonas salina* (Cryptophyta) pastes as feed for *Brachionus plicatilis* (Rotifera) / M. Guevara, L. Bastardo, R. Cortez, B. Arredondo-Vega, R. L. Romero, P. Gómez // *Revista de Biología Tropical*. – 2011. V. 59, №. 4. –1503-1515.
268. Guerrazi W. Coupling changes in fatty acid and protein composition of *Artemia salina* with environmental factors in the Sfax solar saltern (Tunisia) / W. Guerrazi, J. Elloumi, H. Ayadi, A. Bouain, L. Aleya // *Aquatic Living Resources*. – 2008. V. 21. – 63-73.
269. Gugger M. Cellular fatty acids as chemotaxonomic markers of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Nostoc* and *Planktothrix* (cyanobacteria) / M. Gugger, C. Lyra, I. Suominen, I. Tsitko, J.-F. Humbert, M. S. Salkinoja-Salonen, K. Sivonen // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2002. V. 52. – 1007-1015.
270. Gubelit Y. I. Fatty acid and elemental composition of littoral “green tide” algae from the Gulf of Finland, the Baltic Sea / Y. I. Gubelit, O. N. Makhutova, N. N. Sushchik, A. A. Kolmakova, G. S. Kalachova, M. I. Gladyshev // *Journal of Applied Phycology*. – 2015. V. 27. – 375-386.
271. Gulati R. D. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art. perspectives and priorities / R. D. Gulati, W. R. DeMott // *Freshwater Biology*. – 1997. V. 38. – 753-768.
272. Gumuliauskaitė, S., Arbačiauskas K. The impact of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Pontogammarus robustoides* on littoral communities in Lithuanian lakes // *European large lakes ecosystem changes and their ecological and socioeconomic*

- impacts. *Developments in Hydrobiology* V. 199 / eds. T. Nõges, R. Eckmann, K. Kangur, P. Nõges, A. Reinart, G. Roll, H. Simola, M. Viljanen. – Dordrecht: Springer, 2008. – P. 127-134.
273. Guo F. The importance of high-quality algal food sources in stream food webs – current status and future perspectives / F. Guo, M. J. Kainz, F. Sheldon, S. E. Bunn // *Freshwater Biology*. – 2016. V. 61. – 815-831.
274. Guschina I. A. Lipids and lipid metabolism in eukaryotic algae / I. A. Guschina, J. L. Harwood // *Progress in Lipid Research*. – 2006. V. 45. – 160-186.
275. Guschina, I. A., Harwood, J. L. Algal lipids and effect of the environment on their biochemistry // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York. : Springer, 2009. – P. 1-24.
276. Gutseit K. Essential fatty acids and phosphorus in seston from lakes with contrasting terrestrial dissolved organic carbon content / K. Gutseit, O. Berglund, W. Graneli // *Freshwater Biology*. – 2007. V. 52. – 28-38.
277. Haak L. Effect of pan-frying in different culinary fats on the fatty acid profile of pork / L. Haak, I. Sioen, K. Raes, J. Van Camp, S. De Smet // *Food Chemistry*. – 2007. V. 102. – 857-864.
278. Hall D. Fatty acids as trophic tracers in an experimental estuarine food chain: tracer transfer / D. Hall, S. Y. Lee, T. Meziane // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2006. V. 336. – 42-53.
279. Hampton S. E. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia / S. E. Hampton, L.R. Izmet'eva, M. V. Moore, S. L. Katz, B. Dennis, E. A. Silow // *Global Change Biology*. – 2008. V. 14. – 1947-1958.
280. Hamre K. Nutrient composition and metamorphosis success of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*, L.) larvae fed natural zooplankton or *Artemia* / K. Hamre, I. Opstad, M. Espe, J. Solbakken, G.-I. Hemre, K. Pittman // *Aquaculture Nutrition*. – 2002. V. 8, №. 2. – 139-148.

281. Hamre K. Critical levels of essential fatty acids for normal pigmentation in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae. / K. Hamre, T. Harboe // Aquaculture. – 2008a. V. 277. – 101-108.
282. Hamre K. *Artemia* enriched with n-3 HUFA may give a large improvement in performance of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae / K. Hamre, T. Harboe // Aquaculture. – 2008b. V. 277. – 239-243.
283. Hanson C. E. Differentiation of benthic marine primary producers using stable isotopes and fatty acids: implications to food web studies / C. E. Hanson, G. A. Hyndes, S. F. Wang // Aquatic Botany. – 2010. V. 93. – 114-122.
284. Hartwich M. Seasonal changes in the accumulation of polyunsaturated fatty acids in zooplankton / M. Hartwich, D. Martin-Creuzburg, A. Wacker // Journal of Plankton Research. – 2013. V. 35. – 121-134.
285. Harwood J. L. Recent advances in the biosynthesis of plant fatty acids / J. L. Harwood // Biochimica et Biophysica Acta. – 1996. V. 1301. – 7-56.
286. Harwood, J. L. Jones, A. L. Lipid metabolism in algae // Advances in Botanical Research / ed. J. A. Callow. – London: Academic Press, 1989. V. 16. – P. 1-53.
287. Hastings N. A vertebrate fatty acid desaturase with $\Delta 5$ and $\Delta 6$ activities / N. Hastings, M. Agaba, D. R. Tocher, M. J. Leaver, J. R. Dick, J. R. Sargent, A. J. Teale // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2001. V. 98. 14304-14309.
288. Hedlund B. P. *Verrucomicrobia* div. nov., a new division of the bacteria containing three new species of Prostheco bacter / B. P. Hedlund, J. J. Gosink, J. T. Staley // Antonie van Leeuwenhoek. – 1997. V. 72, №. 1. – 29-38.
289. Heinen J. T. On the advantages of putative cannibalism in American toad tadpoles (*Bufo a. americanus*): is it active or passive and why? / J. T. Heinen, J. A. Abdella // American Midland Naturalist. – 2005. V. 153. – 338-347.
290. Heinz, E. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids // Lipid Metabolism in Plants / ed. T. S. Moore. – Boca Raton : CRC Press, 1993. – P. 34-89.

291. Heissenberger M. Effect of nutrition on fatty acid profiles of riverine, lacustrine, and aquaculture-raised salmonids of pre-alpine habitats / M. Heissenberger, J. Watzke, M. J. Kainz // *Hydrobiologia*. – 2010. V. 650. – 243-254.
292. Hellmann J. Resolvin D1 decreases adipose tissue macrophage accumulation and improves insulin sensitivity in obese-diabetic mice / J. Hellmann, Y. Tang, M. Kosuri, A. Bhatnagar, M. Spitem // *The FASEB Journal* – 2011. V. 25. – 2399-2407.
293. Henderson R. J. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish / R. J. Henderson, D. R. Tocher // *Progress in Lipid Research*. – 1987. V. 26. – 281-347.
294. Henley W. J. A seasonal comparison of carbon, nitrogen, and pigment content in *Laminaria solidungula* and *L. saccharina* (Phaeophyta) in the Alaskan Arctic / W. J. Henley, K. H. Dunton // *Journal of Phycology*. – 1995. V. 31. – 325-331.
295. Henriques J. Nutritional quality of salmon products available from major retailers in the UK: content and composition of n-3 long-chain polyunsaturated fatty acids / J. Henriques, J.R. Dick, D. R. Tocher, J. G. Bell // *The British Journal of Nutrition*. – 2014. V. 112. – 964-975.
296. Herdmann A. How do n-3 fatty acid (short-time restricted vs unrestricted) and n-6 fatty acid enriched diets affect the fatty acid profile in different tissues of German Simmental bulls? / A. Herdmann, J. Martin, G. Nuernberg, J. Wegner, D. Dannenberger, K. Nuernberg // *Meat Science*. – 2010. V. 86. – 712-719.
297. Huynh M. D. Evaluating nutritional quality of pacific fish species from fatty acid signatures / M. D. Huynh, D. D. Kitts // *Food Chemistry*. – 2009. V. 114. – 912-918.
298. Hiltunen M. Distinctive lipid composition of the copepod *Limnocalanus macrurus* with a high abundance of polyunsaturated fatty acids / M. Hiltunen, U. Strandberg, M. Keinänen, S. Taipale, P. Kankaala // *Lipids*. – 2014. V. 49. – 919-932.
299. Hiraoka Y. Individual variations in fatty acid composition and concentration as indicators of the nutritional condition of wild pothead flounder larvae / Y. Hiraoka, T. Takatsu, Y. Ando // *Marine Biology*. – 2014. V. 161. – 1615-1625.

300. Hixson S. M. Changes in tissue lipid and fatty acid composition of farmed rainbow trout in response to dietary camelina oil as a replacement of fish oil / S. M. Hixson, C. C. Parrish, D. M. Anderson // *Lipids*. – 2014a. V. 49. – 97-111.
301. Hixson S. M. Full substitution of fish oil with camelina (*Camelina sativa*) oil, with partial substitution of fish meal with camelina meal, in diets for farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its effect on tissue lipids and sensory quality / S. M. Hixson, C. C. Parrish, D. M. Anderson // *Food Chemistry*. – 2014b. V. 157. – 51-61.
302. Hixson S. M. Growth performance, tissue composition, and gene expression responses in Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed varying levels of different lipid sources / S. M. Hixson, C. C. Parrish, X. Xue, J. S. Wells, S. A. Collins, D. M. Anderson, M. L. Rise // *Aquaculture*. – 2017. V. 467. – 76-88.
303. Hodson L. Fatty acid composition of adipose tissue and blood in humans and its use as a biomarker of dietary intake / L. Hodson, C. M. Skeaff, B. A. Fielding // *Progress in Lipid Research*. – 2008. V. 47. – 348-380.
304. Holt S. C. Fatty acid composition of gliding bacteria: oral isolates of *Capnocytophaga* compared with *Sporocytophaga* / S. C. Holt, G. Forcier, B. J. Takacs // *Infection and Immunity*. – 1979. V. 26, №. 1. – 298-304.
305. Hu F. B. Fish and omega-3 fatty acid intake and risk of coronary heart disease in women / F. B. Hu, L. Bronner, W. C. Willett, M. J. Stampfer, K. M. Rexrode, C. M. Albert, D. Hunter, J. E. Manson // *Journal of the American Medical Association*. – 2002. V. 287. – 1815-1821.
306. Huerlimann R. Comprehensive guide to acetyl-carboxylases in algae / R. Huerlimann, K. Heimann // *Critical Reviews in Biotechnology*. – 2013. V. 33. – 49-65.
307. Hulbert A. J. Dietary fats and membrane function: implications for metabolism and disease / A. J. Hulbert, N. Turner, L. H. Storlien, P. L. Else // *Biological Reviews*. – 2005. V. 80. – 155-169.
308. Hundt B. M. Fatty acid composition of *Turbatrix aceti* and its use in feeding regimes of *Coregonus maraena* (Bloch, 1779): is it really a suitable alternative to

- Artemia nauplii*? / B. M. Hundt, J. Brüggemann, B. Grote, A. A. Bischoff, D. Martin-Creuzburg, R. Gergs, B. H. Buck // Journal of Applied Ichthyology. – 2015. – 1-6.
309. Hunt A. O. The effects of freshwater rearing on the whole body and muscle tissue fatty acid profile of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) / A. O. Hunt, F. E. Oxkan, K. Engin, N. Tekelioglu // Aquaculture International. – 2011. V. 19. – 51-61.
310. Huynh M. D. Evaluating nutritional quality of pacific fish species from fatty acid signatures / M. D. Huynh, D. D. Kitts // Food Chemistry. – 2009. V. 114. – 912-918.
311. Ibeas C. Effect of different levels of n-3 highly unsaturated fatty acids on growth and fatty acid composition of juvenile gilthead seabream (*Sparus aurata*) / C. Ibeas, M. S. Izquierdo, A. Lorenzo // Aquaculture. – 1994. V. 127. – 177-188.
312. Inoda T. Predaceous diving beetle, *Dytiscus sharpi sharpi* (Coleoptera: Dytiscidae) larvae avoid cannibalism by recognizing prey / T. Inoda // Zoological Science. – 2012. V. 29, №. 9. – 547-552.
313. Irazù C. E. Occurrence of a 22:2 nonmethylene interrupted dienoic fatty acid and its seasonal distribution among lipids and tissues of the freshwater bivalve *Diplodon delodontus* from an isolated environment / C. E. Irazù, R. J. Pollero, R. R. Brenner // Lipids. – 1984. V. 19. – 649-655.
314. Ishizaki Y. A preliminary experiment on the effect of *Artemia* enriched with arachidonic acid on survival and growth of yellowtail / Y. Ishizaki, T. Takeuchi, T. Watanabe, M. Arimoto, K. Shimizu // Fisheries Science. – 1998. V. 64. – 295-299.
315. Ito M. K. The biosynthesis of omega-3 fatty acids from 18:2w6 in *Artemia* spp / M. K. Ito, K. L. Simpson // Comparative Biochemistry and Physiology, Part B. – 1996. V. 115. – 69-76.
316. Itoh T. *Aciditerrimonas ferrireducens* gen. nov., sp nov., an iron-reducing thermoacidophilic actinobacterium isolated from a solfataric field / T. Itoh, K. Yamanoi, T. Kudo, M. Ohkuma, T. Takashina // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2011. V. 61. – 1281-1285.

317. Iverson, S. J. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York : Springer, 2009. – P. 281-307.
318. Jackowski S. Chapter 2 Lipid metabolism in prokaryotes / S. Jackowski, J. E. Cronan, C. O. Rock // *New Comprehensive Biochemistry*. – 1991. V. 20. – 43-85.
319. Jakob E. M. Estimating fitness: a comparison of body condition indices / E. M. Jakob, S. D. Marshall, G. W. Uetz // *Oikos*. – 1996. V. 77. – 61-67.
320. Janssen C. I. F. Long-chain polyunsaturated fatty acids (LCPUFA) from genesis to senescence: The influence of LCPUFA on neural development, aging, and neurodegeneration / C. I. F. Janssen, A. J. Kiliaan // *Progress in Lipid Research*. – 2014. V. 53. – 1-17.
321. Jaya-Ram A. Echium oil increased the expression of a D4 Fads2 fatty acyl desaturase and the deposition of n-3 long-chain polyunsaturated fatty acid in comparison with linseed oil in striped snakehead (*Channa striata*) muscle / A. Jaya-Ram, A. C. Shu-Chien, M. K. Kuah // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2016. V. 42. – 1107-1122.
322. Jiao J. Effect of n-3 PUFA supplementation on cognitive function throughout the life span from infancy to old age: a systematic review and meta-analysis of randomized controlled trials. / J. Jiao, Q. Li, J. Chu, W. Zeng, M. Yang, S. Zhu // *The American Journal of Clinical Nutrition*. – 2014. V. 100, №. 6. – 1422-1436.
323. Jim S. Natural abundance stable carbon isotope evidence for the routing and de novo synthesis of bone FA and cholesterol / S. Jim, S. H. Ambrose, R. P. Evershed // *Lipids*. – 2003. V. 38. – 179-186.
324. Joffre C. n-3 LCPUFA improves cognition: The young, the old and the sick / C. Joffre, A. Nadjar, M. Lebbadi, F. Calon, S. Laye // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. – 2014. V. 91. – 1-20.
325. Johnston M. Carbon isotopic analysis of the free fatty acids in a tridacnid-algal symbiosis: Interpretation and implications for the symbiotic association / M. Johnston,

- D. Yellowlees, I. Gilmour // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. – 1995. V. 260. – 293-297.
326. Jokela A. Predicting zebra mussel fouling on native mussels from physicochemical variables / A. Jokela, A. Ricciardi // Freshwater Biology. – 2008. V. 53. – 1845-1856.
327. Joordens J. C. A. A fish is not a fish: Patterns in fatty acid composition of aquatic food may have had implications for hominin evolution / J. C. A. Joordens, R. S. Kuipers, J. H. Wanink, F. A. J. Muskiet // Journal of Human Evolution. – 2014. V. 77. – 107-116.
328. Jordal A.-E. Dietary rapeseed oil affects the expression of genes involved in hepatic lipid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) / A.-E. O. Jordal, B. E. Torstensen, S. Tsoi, D. R. Tocher, S. P. Lall, and S. E. Douglas // The Journal of Nutrition. – 2005. V. 10. – 2355-2361.
329. Judge M. P. Maternal consumption of a docosahexaenoic acid containing functional food during pregnancy: Benefit for infant performance on problem-solving but not on recognition memory tasks at age 9 months / M. P. Judge, O. Harel, C. J. Lammi-Keefe // The American Journal of Clinical Nutrition. – 2007. V. 85. – 1572-1577.
330. Kainz M. Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels / M. Kainz, M. T. Arts, A. Mazumder // Limnology and Oceanography. – 2004. V. 49. – 1784-1793.
331. Kainz M. Essential fatty acid concentrations of different seston sizes and zooplankton: A field study of monomictic coastal lakes / M. Kainz, M.-E. Perga, M.T. Arts, A. Mazumder // Journal of Plankton Research. – 2009. V. 31. – 635-645.
332. Kalachova G. S. Water moss as a food item of the zoobenthos in the Yenisei River / G. S. Kalachova, M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova // Central European Journal of Biology. – 2011. V. 6. – 236-245.

333. Kalogeropoulos N. Effects of dietary soybean and cod-liver oil levels on growth and body composition of gilthead bream (*Sparus aurata*). / N. Kalogeropoulos, M. N. Alexis, R. J. Henderson // *Aquaculture*. – 1992. V. 104. – 293-308.
334. Kang X. Molecular cloning, characterization, and expression analysis of chicken D-6 desaturase / X. Kang, Y. Bai, G. Sun, Y. Huang, Q. Chen, R. Han, G. Li, F. Li // *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*. – 2010. V. 23, №. 1. – 116-121.
335. Karatayev A. Y. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe / A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, D. K. Padilla // *Journal of Shellfish Research*. – 1997. V. 16. – 187-203.
336. 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, impacts and management* / eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. – Dordrecht. : Kluwer, 2002. – P. 433-446.
337. Karatayev A. Y. Invaders are not a random selection of species / A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, D. K. Padilla, S. E. Mastitsky, S. Olenin. // *Biological Invasions*. – 2009. V. 11. – 2009-2019.
338. Kattner G. Perspectives on marine zooplankton lipids / G. Kattner, W. Hagen, R. F. Lee, R. Campbell, D. Deibel, S. Falk-Petersen, M. Graeve, B. W. Hansen, H. J. Hirche, S. H. Jónasdóttir, M. L. Madsen, P. Mayzaud, D. Müller-Navarra, P. D. Nichols, G.-A. Paffenhöfer, D. Pond, H. Saito, D. Stübing, P. Virtue // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2007. V. 64. – 1628-1639.
339. Kattner, G., Hagen, W. Lipids in Marine Copepods: Latitudinal Characteristics and Perspective to Global Warming // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York : Springer, 2009. – P. 257-280.
340. Kaulmann U. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids by polyketide synthases / U. Kaulmann, C. Hertweck // *Angewandte Chemie International Edition*. – 2002. V. 41, №. 11. 1866-1869.

341. Kaushal S. S. Freshwater salinization syndrome on a continental scale / S. S. Kaushal, G. E. Likens, M. L. Pace, R. Utz M., S. Haq, J. Gorman, M. Grese // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2018. V. 115. – E574-E583.
342. Kawashima H. Lipids identification of minor fatty acids and various nonmethylene-interrupted diene isomers in mantle, muscle, and viscera of the marine bivalve *Megangulus zyonoensis* / H. Kawashima, M. Ohnishi // Lipids. – 2004. V. 39. – 265-271.
343. Keinänen M. Fatty acid composition of sprat (*Sprattus sprattus*) and herring (*Clupea harengus*) in the Baltic Sea as potential prey for salmon (*Salmo salar*) / M. Keinänen, R. Käkälä, T. Ritvanen, T. Myllylä, J. Pönni P. J. Vuorinen // Helgoland Marine Research. – 2017. V. 71. Article number: 4.
344. Kelly J. R. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs / J. R. Kelly, R. E. Scheibling // Marine Ecology Progress Series. – 2012. V. 446. – 1-22.
345. Kennari A. A. Comparison of growth and fatty acids composition of freshwater rotifer, *Brachionus calyciflorus* Pallas, fed with two types of microalgae at different concentrations / A. A. Kennari, N. Ahmadifard, J. Seyfabadi, M. F. Kapourchali // Journal of the World Aquaculture Society. – 2008. V. 39, №. 2. – 235-242.
346. Kenyon C. N. Fatty acid composition and physiological properties of some filamentous blue-green algae / C. N. Kenyon, R. Rippka, R. Y. Stanier // Archive für Mikrobiologie. – 1972. V. 83. – 216-236.
347. Kharlamenko V. I. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses / V. I. Kharlamenko, S. I. Kiyashko, A. B. Imbs, D. I. Vyshkvartzev // Marine Ecology Progress Series. – 2001. V. 220. – 103-117.
348. Kharchenko T. A. The ecological consortia of bivalve mollusks in littoral zones of a flatland reservoir, as a structural and functional community of hydrobionts / T. A. Kharchenko, E. E. Zorina-Sakharova // Hydrobiological Journal. – 2002. V. 38. – 3-14.

349. Kheriji S. Salinity and temperature effects on the lipid composition of mullet sea fry (*Mugil cephalus*, Linne, 1758) / S. Kheriji, M. El Cafsi, W. Masmoudi, J. D. Castell, M. S. Romdhane // *Aquaculture International*. – 2003. V. 11. – 571-582.
350. Khozin-Goldberg I. LC-PUFA from photosynthetic microalgae: occurrence, biosynthesis, and prospects in biotechnology / I. Khozin-Goldberg, U. Iskandarov, Z. Cohen // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2011. V. 91. – 905-915.
351. Kilham P. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton / P. Kilham, R. E. Hecky // *Limnology and Oceanography*. – 1988. V. 33 №. 4. – 776-795.
352. Kirilin G. Modeling sinking rate of zooplankton carcasses: effects of stratification and mixing / G. Kirillin, H.-P. Grossart, K. W. Tang // *Limnology and Oceanography*. – 2012. V. 57. – 881-894.
353. Kitson A. P. Pan-frying salmon in an eicosapentaenoic acid (EPA) and docosahexaenoic acid (DHA) enriched margarine prevents EPA and DHA loss / A. P. Kitson, A. C. Patterson, H. Izadi, K. D. Stark // *Food Chemistry*. – 2009. V. 114. – 927-932.
354. Kiyashko S. I. Fatty acid composition of aquatic insect larvae *Stictochironomus pictulus* (Diptera: Chironomidae): evidence of feeding upon methanotrophic bacteria / S. I. Kiyashko, A. B. Imbs, T. Narita, V. I. Svetashev, E. Wada // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2004. V. 139. – 705-711.
355. Knisely K. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton / K. Knisely, W. Geller // *Oecologia*. – 1986. V. 69, №. 1. – 86-94.
356. Kocatepe D. Proximate and fatty acid composition of some commercially important fish species from the Sinop region of the Black Sea. / D. Kocatepe, H. Turan // *Lipids*. – 2012. V. 47. – 635-641.
357. Kolanowski W. Fatty acid composition of selected fresh water Gammarids (Amphipoda, Crustacea): a potentially innovative source of omega-3 LC PUFA / W. Kolanowski, A. Stolyhwo, M. Grabowski // *Journal of the American Oil Chemists' Society*. – 2007. V. 84. – 827-833.

358. Kolmakov V. I. Growth and potential photosynthesis of cyanobacteria are stimulated by viable gut passage in crucian carp / V. I. Kolmakov, M. I. Gladyshev // *Aquatic Ecology*. – 2003. V. 37. – 237-242.
359. Kolmakova A. A. Amino acid composition of epilithic biofilm and benthic animals in a large Siberian river / A. A. Kolmakova, M. I. Gladyshev, G. S. Kalachova, E. S. Kravchuk, E. A. Ivanova, N. N. Sushchik // *Freshwater Biology*. – 2013. V. 58. – 2180-2195.
360. Komagata K. Lipid and cell-wall analysis in bacterial systematics / K. Komagata, K.-I. Suzuki // *Methods in Microbiology*. – 1988. V. 19. – 161-207.
361. Kouba M. A review of nutritional effects on fat composition of animal products with special emphasis on n-3 polyunsaturated fatty acids / M. Kouba, J. Mourot // *Biochimie*. – 2011. V. 93. – 13-17.
362. Koussoroplis A. M. From aquatic to terrestrial food webs: decrease of the docosahexaenoic acid/linoleic acid ratio / A. M. Koussoroplis, C. Lemarchand, A. Bec, C. Desvillettes, C. Amblard, C. Fournier, P. Berny, G. Bourdier // *Lipids*. – 2008. V. 43. – 461-466.
363. Koussoroplis A.-M. Nutritional importance of minor dietary sources for leaping grey mullet *Liza saliens* (Mugilidae) during settlement, insights from fatty acid d13C analysis / A.-M. Koussoroplis, A. Bec, M.-E. Perga, E. Koutrakis, C. Desvillettes, G. Bourdier // *Marine Ecology Progress Series*. – 2010. V. 404. – 207-217.
364. Koussoroplis A. M. Fatty acid retention under temporally heterogeneous dietary intake in a cladoceran / A. M. Koussoroplis, M. J. Kainz, M. Striebel // *Oikos*. – 2013. V. 122. – 1017-1026.
365. Koven W. The effect of dietary arachidonic acid (20:4n-6) on growth, survival and resistance to handling stress in gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae / W. Koven, Y. Barr, S. Lutzky, I. Ben Atia, R. Weiss, M. Harel, P. Behrens, A. Tandler // *Aquaculture*. – 2001. V. 193. – 107-122.

366. Koven W. Key factors influencing juvenile quality in mariculture: a review / W. Koven // *The Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgeh*. – 2003. V. 55, №. 4. – 283-297.
367. Kraffe E. A striking parallel between cardiolipin fatty acid composition and phylogenetic belonging in marine bivalves: a possible adaptative evolution? / E. Kraffe, J. Grall, M. Le Duff, P. Soudant, Y. Marty // *Lipids*. – 2008. V. 43. – 961-970.
368. Kris-Etherton P. M. Fish consumption, fish oil, omega-3 fatty acids, and cardiovascular disease / P. M. Kris-Etherton, W. S. Harris, L. J. Appel // *Circulation*. – 2002. V. 106. – 2747-2757.
369. Krisp H. Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison / H. Krisp, G. Maier // *Journal of Limnology*. – 2005. V. 64. – 55-59.
370. Kromhout D. Alpha omega trial group, n-3 fatty acids and cardiovascular events after myocardial infarction / D. Kromhout, E. J. Giltay, J. M. Geleijnse // *The New England Journal of Medicine*. – 2010. V. 363. – 2015-2026.
371. Kuah M. K. The capacity for long-chain polyunsaturated fatty acid synthesis in a carnivorous vertebrate: Functional characterisation and nutritional regulation of a Fads2 fatty acyl desaturase with $\Delta 4$ activity and an Elovl5 elongase in striped snakehead (*Channa striata*). / M. K. Kuah, A. Jaya-Ram, A. C. Shu-Chien // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2015. V. 1851. – 248-260.
372. Kuzmin M. I. Seasonal and interannual variations of water chemistry in the headwater streams of the Angara River (Baikal) from 1950 to 2010 / M. I. Kuzmin, E. N. Tarasova, E. A. Mamontova, A. A. Mamontov, E. V. Kerber // *Geochemistry International*. – 2014. V. 52. – 523-532.
373. Kwetegyeka J. Variation in fatty acid composition in muscle and heart tissues among species and populations of tropical fish in lakes Victoria and Kyoga / J. Kwetegyeka, G. Mpango, O. Grahl-Nielsen // *Lipids*. – 2008. V. 43. – 1017-1029.

374. Lacroix G. Biomass and production of plankton in shallow and deep lakes: are there general patterns? / G. Lacroix, F. Lescher-Moutoue, A. Bertolo // *Annales de Limnologie*. – 1999. V. 35, №. 2. – 111-122.
375. Lahdes E. O. Phospholipid characteristics and neutral lipid fatty acid composition related to temperature and nutritional conditions in ecologically important amphipod species from the northern Baltic Sea / E. O. Lahdes, T. Farkas, K. K. Lehtonen // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2010. V. 390. – 125-133.
376. Laiz-Carrión R. Energy metabolism in fish tissues related to osmoregulation and cortisol action. / R. Laiz-Carrión, S. Sangiao-Alvarellos, J. M. Guzmán, M. P. Martín del Río, J. M. Míguez, J. L. Soengas, J. M. Mancera // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2004. V. 27. – 179-188.
377. Lands, W. E. M. Human life: Caught in the food web // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York: Springer, 2009. – P. 327–354.
378. Lang I. Fatty acid profiles and their distribution patterns in microalgae: a comprehensive analysis of more than 2000 strains from the SAG culture collection / I. Lang, L. Hodac, T. Friedl I. Feussner // *BMC Plant Biology*. – 2011. V. 11. Article number: 124.
379. Larsen D. Effect of cooking method on the fatty acid profile of New Zealand King Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) / D. Larsen, S. Y. Quek, L. Eyres // *Food Chemistry*. – 2010. V. 119. – 785-790.
380. Lau D. C. P. Experimental dietary manipulations for determining the relative importance of allochthonous and autochthonous food resources in tropical streams / D. C. P. Lau, K. M. Y. Leung, D. Dudgeon // *Freshwater Biology*. – 2008. V. 53. – 139-147.
381. Lau D. C. P. Evidence of rapid shifts in the trophic base of lotic predators using experimental dietary manipulations and assimilation-based analyses / D. C. P. Lau, K. M. Y. Leung, D. Dudgeon // *Oecologia*. – 2009. V. 159. – 767-776.

382. Lau D. C. P. Fatty acid composition of consumers in boreal lakes - variation across species, space and time / D. C. P. Lau, T. Vrede, J. Pickova, W. Goedkoop // *Freshwater Biology*. – 2012. V. 57. – 24-38.
383. Lau D. C. P. Cross-ecosystem differences in lipid composition and growth limitation of a benthic generalist consumer / D. C. P. Lau, W. Goedkoop, T. Vrede // *Limnology and Oceanography*. – 2013. V. 58. – 1149-1164.
384. Laurel B. J. Role of temperature on lipid/fatty acid composition in Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) eggs and unfed larvae / B. J. Laurel, L. A. Copeman, C. C. Parrish // *Marine Biology*. – 2012. V. 159. – 2025-2034.
385. Lauritzen L. The essentiality of long chain n-3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina / L. Lauritzen, H. S. Hansen, M. H. Jorgensen, K. F. Michaelsen // *Progress in Lipid Research*. – 2001. V. 40. – 1-94.
386. Leaver M. J. Heritability and mechanisms of n-3 long chain polyunsaturated fatty acid deposition in the flesh of Atlantic salmon / M. J. Leaver, J. B. Taggart, L. A. N. Villeneuve, J. E. Bron, D. R. Guy, S. C. Bishop, R. D. Houston, O. Matika, D. R. Tocher // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part D*. – 2011. V. 6, №. 1. – 62-69.
387. Le Bodelier P. L. A reanalysis of phospholipid fatty acids as ecological biomarkers for methanotrophic bacteria / P. L. Le Bodelier, M. J. B. Gillisen, K. Hordijk, J. S. S. Damsté, W. I. C. Rijpstra, J. A. Genevasen, P. F. Dunfield // *The ISME journal*. – 2009. V. 3. – 606-617.
388. Leblond J. D. Lipid class distribution of highly unsaturated long chain fatty acid in marine dinoflagellates / J. D. Leblond, P. J. Chapman // *Journal of Phycology*. - 2000. V. 26, №. 6. – 1103-1108.
389. Legeżyńska J. Identifying trophic relationships within the high Arctic benthic community: how much can fatty acids tell? / J. Legeżyńska, M. Kędra, W. Walkusz // *Marine Biology*. – 2014. V. 161. – 821-836.

390. Lehninger, A. L., Nelson, D. L., Cox, M. M. Principles of biochemistry, 2nd edn / A. L. Lehninger, D. L. Nelson, M. M. Cox. – New York. : Worth Publishers. – 1993. – 1010 p.
391. Leitzmann M. Dietary intake of n-3 and n-6 fatty acids and the risk of prostate cancer / M. Leitzmann, M. Stampfer, D. Michaud, K. Augustsson, G. Colditz, W. Willett, E. Giovannucci // The American Journal of Clinical Nutrition. – 2004. V. 80, 3. 1. – 204-216.
392. Leonard A. E. Elongation of long-chain fatty acids / A. E. Leonard, S. L. Pereira, H. Sprecher, Y-S. Huang // Progress in Lipid Research. – 2004. V. 43. – 36-54.
393. Leveille J. C. Fatty acids as specific algal markers in a natural lacustrine phytoplankton / J. C. Leveille, C. Amblard, G. Bourdier // Journal of Plankton Research. – 1997. V. 19, №. 4. – 469-490.
394. Li Y. The effects of dietary fatty acids on liver fatty acid composition and delta 6-desaturase expression differ with ambient salinities in *Siganus canaliculatus* / Y. Li, C. Hu, Y. Zheng, X. Xia, W. Xu, S. Wang, W. Chen, Z. Sun, J. Huang // Comparative Biochemistry and Physiology, Part B. – 2008. V. 151. – 183-190.
395. Li Y. Vertebrate fatty acyl desaturase with Δ^4 activity / Y. Li, Ó. Monroig, L. Zhang, S. Wang, X. Zheng, J. R. Dick, C. You, D. R. Tocher // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2010. V. 107. – 16840-16845.
396. Lidell M. E. Two types of brown adipose tissue in humans / M. E. Lidell, M. J. Betz, S. Enerback // Adipocyte. – 2014. V. 3. – 63-66.
397. Lim Z. L. Four amino acid residues influence the substrate chain-length and regioselectivity of *Siganus canaliculatus* D4 and D5/6 desaturases / Z. L. Lim, T. Senger, P. Vrinten // Lipids. – 2014. V. 49. – 357-367.
398. Lindeman R. L. The trophic–dynamic aspect of ecology / R. L. Lindeman // Ecology. – 1942. V. 23. – 399-418.

399. Lisi P. J. Episodic predation of mammals by stream fishes in a boreal river basin / P. J. Lisi, K. T. Bentley, J. B. Armstrong, D. E. Schindler // Ecology of Freshwater Fish. – 2014. V. 23. – 622-630.
400. Logue J. A. Lipid compositional correlates of temperature-adaptive interspecific differences in membrane physical structure / J. A. Logue, A. L. Devries, E. Fodor, A. R. Cossins // Journal of Experimental Biology. – 2000. V. 203. – 2105-2115.
401. Londry K. L. Stable carbon isotope ratios of lipid biomarkers of sulfate-reducing bacteria / K. L. Londry, L. L. Jahnke, D. J. Des Marais // Applied and Environmental Microbiology. – 2004. V. 70. – 745-751.
402. Los D. A. Structure and expression of fatty acid desaturases / D. A. Los, N. Murata // Biochimica et Biophysica Acta. – 1998. V. 1394. – 3-15.
403. Lund I. The influence of dietary concentrations of arachidonic acid and eicosapentaenoic acid at various stages of larval ontogeny on eyemigration, pigmentation and prostaglandin content of common sole larvae (*Solea solea* L.) / I. Lund, S. J. Steinfeldt, G. Banta, B.W. Hansen // Aquaculture. – 2008. V. 276. – 143-153.
404. Ma X. Y. Changes in the physiological parameters, fatty acid metabolism, and SCD activity and expression in juvenile GIFT tilapia (*Oreochromis niloticus*) reared at three different temperatures / X. Y. Ma, J. Qiang, J. He, N. N. Gabriel, P. Xu // Fish Physiology and Biochemistry. – 2015. V. 41. – 937-950.
405. Maazouzi C. Fatty acid composition of the amphipod *Dikerogammarus villosus*: Feeding strategies and trophic links / C. Maazouzi, G. Masson, M. Soledad Izquierdo, J.-C. Pihan // Comparative Biochemistry and Physiology, Part A. – 2007. V. 147. – 868-875.
406. Maazouzi C. Midsummer heat wave effects on lacustrine plankton: variation of assemblage structure and fatty acid composition / C. Maazouzi, G. Masson, M. S. Izquierdo, J.-C. Pihan // Journal of Thermal Biology. – 2008. V. 33. – 287-296.

407. MacNeil C. The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp (Crustacea, Amphipoda), problems and perspectives concerning the functional feeding group concept / C. MacNeil, J. T. A. Dick, R. W. Elwood // *Biological Reviews*. – 1997. V. 72. – 349-364.
408. MacNeil C. The dynamics of predation on *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda) / C. MacNeil, J. T. A. Dick, R. W. Elwood // *Biological Reviews*. – 1999. V. 74. – 375-395.
409. MacNeil C. The predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* on native *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda); influences of differential microdistribution and food resources / C. MacNeil, D. Platvoet // *Journal of Zoology*. – 2005. V. 267. – 31-38.
410. Makhutova O. N. A comparison of the fatty acid composition of *Gammarus lacustris* and its food sources from a freshwater reservoir, Bugach, and the saline Lake Shira in Siberia, Russia / O. N. Makhutova, G. S. Kalachova, M. I. Gladyshev // *Aquatic Ecology*. – 2003. V. 37. – 159-167.
411. Makhutova O. N. Is the fatty acid composition of freshwater zoobenthic invertebrates controlled by phylogenetic or trophic factors? / O. N. Makhutova, N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, A. V. Ageev, E. G. Pryanichnikova, G. S. Kalachova // *Lipids*. – 2011. V. 46. – 709-721.
412. Makhutova O. N. Contents of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species / O. N. Makhutova, S. P. Shulepina, T. A. Sharapova, O. P. Dubovskaya, N. N. Sushchik, M. A. Baturina, E. G. Pryanichnikova, G. S. Kalachova, M. I. Gladyshev // *Freshwater Science*. – 2016. V. 35. – 1222-1234.
413. Makrides M. Effect of DHA supplementation during pregnancy on maternal depression and neurodevelopment of young children: a randomized controlled trial / M. Makrides, R. A. Gibson, A. J. McPhee, L. Yelland, J. Quinlivan, P. Ryan // *Journal of the American Medical Association*. – 2010. V. 304. – 1675-1683.

414. Mancuso C. A. Microbial community structure and biomass estimate of a methanogenic Antarctic lake ecosystem as determined by phospholipid analyses / C. A. Mancuso, P. D. Franzmann, H. R. Burton, P. D. Nichols // *Microbial Ecology*. – 1990. V. 19. – 73-95.
415. Manenti R. Distribution of the triclad *Polycelis felix* (Planariidae) in Aezkoa mountains: effect of stream biotic features / R. Manenti, B. Bianchi // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2014. V. 66. – 271-275.
416. Manor M. L. Differences in growth, fillet quality, and fatty acid metabolism-related gene expression between juvenile male and female rainbow trout / M. L. Manor, B. M. Cleveland, P. B. Kenney, J. Yao, T. Leeds // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2015. V. 41. – 533-547.
417. Mansour M. P. The fatty acid sterol composition of five marine dinoflagellates / M. P. Mansour, J. K. Volkman, A. E. Jackson, S. I. Blackburn // *Journal of Phycology*. – 1999. V. 35. – 710-720.
418. Mansour M. P. High contents of 24:6(n-3) and 20:1(n-13) fatty acids in the brittle star *Amphiura elandiformis* from Tasmanian coastal sediments / M. P. Mansour, D. G. Holdsworth, S. E. Forbes, C. K. Macleod, J. K. Volkman // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 2005. V. 33. – 659-674.
419. Martin-Creuzburg D. Interactions between limiting nutrients: consequences for somatic and population growth of *Daphnia magna* / D. Martin-Creuzburg, A. Wacker, T. Basena // *Limnology and Oceanography*. – 2010. V. 55. – 2597-2607.
420. Martin-Creuzburg D. Cross-ecosystem fluxes: Export of polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems via emerging insects / D. Martin-Creuzburg, C. Kowarik, D. Straile // *Science of the Total Environment*. – 2017. V. 577. – 174-182.
421. Martínez-Palacios C. A. Advances in applied research for the culture of *Mexican silversides* (*Chirostoma*, *Atherinopsidae*) / C. A. Martínez-Palacios, I. S. Racotta, M. G. Ríos-Duran, E. Palacios, M. Toledo-Cuevas, L. G. Ross // *Biocell*. – 2006. V. 30. – 137-148.

422. Masclaux H. Accumulation of polyunsaturated fatty acids by cladocerans: effects of taxonomy, temperature and food / H. Masclaux, A. Bec, M. J. Kainz, F. Perriere, C. Desvillettes, G. Bourdier // *Freshwater Biology*. – 2012. V. 57. – 696-703.
423. Mason R. P. Eicosapentaenoic acid reduces membrane fluidity, inhibits cholesterol domain formation, and normalizes bilayer width in atherosclerotic-like model membranes / R. P. Mason, R. F. Jacob, S. Shrivastava, S. C. R. Sherratt, A. Chattopadhyay // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2016. V. 1858. – 3131-3140.
424. Maulvault A. L. Effect of sex, maturation stage and cooking methods on the nutritional quality and safety of black scabbard fish (*Aphanopus carbo* Lowe, 1839) / A. L. Maulvault, P. Anacleto, R. Machado, et al. // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2012. V. 92. – 1545-1553.
425. Mayzaud P. Seasonal variations in the lipid and fatty acid composition of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* from the Ligurian Sea / P. Mayzaud, P. Virtue, E. Albessard // *Marine Ecology Progress Series*. – 1999. V. 186. – 199-210.
426. McLachlan J. L. *Tetretreptia pomquetensis* (Euglenophyta), a psychrophilic species: growth and fatty acid composition / J. L. McLachlan, J. M. Curtis, K. Boutilier, M. Keusgen, M. R. Seguel // *Journal of Phycology*. – 1999. V. 35. – 280-286.
427. McLeod R. J. Unexpected shifts in fatty acid composition in response to diet in a common littoral amphipod / R. J. McLeod, G. A. Hyndes, C. L. Hurd, R. D. Frew // *Marine Ecology Progress Series*. – 2013. V. 479. – 1-12.
428. McNamara R. K. Role of omega-3 fatty acids in brain development and function: Potential implications for the pathogenesis and prevention of psychopathology / R. K. McNamara, S. E. Carlson // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. – 2006. V. 75. – 329-349.
429. Mendes A. *Cryptocodinium cohnii* with emphasis on DHA production: a review / A. Mendes, A. Reis, R. Vasconcelos, P. Guerra, T. Lopes da Silva // *Journal of Applied Phycology*. – 2009. V. 21. – 199-214.

430. Metz J. G. Production of polyunsaturated fatty acids by polyketide synthases in both prokaryotes and eukaryotes / J. G. Metz, P. Roessler, D. Facciotti, C. Levering, F. Dittrich, M. Lassner, R. Valentine, K. Lardizabal, F. Domergue, A. Yamada, K. Yazawa, V. Knauf, J. Browse // *Science*. – 2001. V. 293. – 290-293.
431. Mezek T. Polymethylene-interrupted fatty acids: biomarkers for native and exotic mussels in the Laurentian Great Lakes. / T. Mezek, E. Sverko, M. D. Rudy, D. Zaruk, A. Capretta, C. F. Hebert, A. T. Fisk, D. J. McGoldrick, T. J. Newton, T. M. Sutton, M. A. Koops, A. M. Muir, T. B. Johnson, M. P. Ebener, M. T. Arts // *Journal of Great Lakes Research*. – 2011. V. 37. – 289-297.
432. Michel L. N. Dominant amphipods of *Posidonia* oceanic seagrass meadows display considerable trophic diversity / L. N. Michel, P. Dauby, S. Gobert, M. Graeve, F. Nyssen, N. Thelen, G. Lepoint // *Marine Ecology*. – 2015. V. 36. – 969-981.
433. Milke L. M. Growth of postlarval sea scallops, *Placopecten magellanicus*, on microalgal diets, with emphasis on the nutritional role of lipids and fatty acids / L. M. Milke, V. M. Bricelj, C. C. Parrish // *Aquaculture*. – 2004. V. 234. – 293-317.
434. Mirzajani A. R. Some biological aspects of *Gammarus lacustris* Sars, 1863 in Neur Lake Ardabeel province, Iran / A. R. Mirzajani, O. Heidari, H. Khodaparast Sharifi // *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. – 2011. V. 10. – 242-253.
435. Mitchaothai J. Effect of dietary fat type on meat quality and fatty acid composition of various tissues in growing-finishing swine / J. Mitchaothai, C. Yuangklang, S. Wittayakun, K. Vasupen, et al // *Meat Science*. – 2007. V. 76. – 95-101.
436. Mnari A. Fatty acids in muscles and liver of Tunisian wild and farmed gilthead sea bream, *Sparus aurata* / A. Mnari, I. Bouhlel, I. Chraief, M. Hammami, M. S. Romdhane, M. El Cafsi, A. Chaouch // *Food Chemistry*. – 2007. V. 100. – 1393-1397.
437. Mnari A. B. Nutritional fatty acid quality of raw and cooked farmed and wild sea bream (*Sparus aurata*) / A. B. Mnari, H. H. Jrah, M. Dhibi, I. Bouhlel, M. Hammami, A. Chaouch // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2010. V. 58. – 507-512.

438. Molloy D. P. Natural enemies of zebra mussels: Predators, parasites and ecological competitors / D. P. Molloy, A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, D. P. Kurandina, F. Laruelle // *Rev Fish Sci.* – 1997. V. 5. – 27-97.
439. Monroig Ó Delta-8 desaturation activity varies among fatty acyl desaturases of teleost fish: high activity in delta-6 desaturases of marine species / Ó. Monroig, Y. Li, D. R. Tocher // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B.* – 2011. V. 159. – 206-213.
440. Monroig Ó. Delta-8 desaturation activity varies among fatty acyl desaturases of teleost fish: high activity in delta-6 desaturases of marine species / Ó. Monroig, Y. Li, D. R. Tocher // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B.* – 2011. V. 159. – 206-213.
441. Monroig O. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in marine invertebrates: recent advances in molecular mechanisms / O. Monroig, D. R. Tocher, J. C. Navarro // *Marine Drugs.* – 2013. V. 11. – 3998-4018.
442. Montano N. Polyunsaturated fatty acid contents of some traditional fish and shrimp paste condiments of the Philippines / N. Montano, G. Gavino, V. C. Gavino // *Food Chemistry.* – 2001. V. 75. – 155-158.
443. Morais S. Long-chain polyunsaturated fatty acid synthesis in a marine vertebrate: Ontogenetic and nutritional regulation of a fatty acyl desaturase with $\Delta 4$ activity / S. Morais, F. Castanheira, L. Martínez-Rubio, L. E. C. Conceição, D. R. Tocher // *Biochimica et Biophysica Acta.* – 2012. V. 1821. – 660-671.
444. Morais S. Docosahexaenoic acid biosynthesis via fatty acyl elongase and $\Delta 4$ -desaturase and its modulation by dietary lipid level and fatty acid composition in a marine vertebrate / S. Morais, G. Mourente, A. Martínez, N. Gras, D. R. Tocher // *Biochimica et Biophysica Acta.* – 2015. V. 1851. – 588-597.
445. Morin C. Anti-proliferative effects of a new docosapentaenoic acid monoacylglyceride in colorectal carcinoma cells / C. Morin, É. Rousseau, S. Fortin // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids.* – 2013. V. 89. – 203-213.

446. Morino H. Phenetic analysis, trophic specialization and habitat partitioning in the Baikal amphipod genus *Eulimnogammarus* (Crustacea) / H. Morino, R. M. Kamaltynov, K. Nakai, K. Mashiko // *Advances in Ecological Research*. – 2000. V. 31. – 355-376.
447. Morita N. Enhancement of polyunsaturated fatty acid production by cerulenin treatment in polyunsaturated fatty acid-producing bacteria / N. Morita, T. Nishida, M. Tanaka, Y. Yano, H. Okuyama // *Biotechnology Letters*. – 2005. V. 27. – 389-393.
448. Morrison D. J. Authenticating production origin of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) by chemical and isotopic fingerprinting / D. J. Morrison, T. Preston, J. E. Bron, R. J. Hemderson, K. Cooper, F. Strachan, J. G. Bell // *Lipids*. – 2007. V. 42. – 537-545.
449. Mühlroth A. Pathways of lipid metabolism in marine algae, co-expression network, bottlenecks and candidate genes for enhanced production of EPA and DHA in species of Chromista / A. Mühlroth, K. Li, G. Røkke, P. Winge, Y. Olsen, M. F. Hohmann-Marriott, O. Vadstein, A. M. Bones // *Marine Drugs*. – 2013. V. 11. – 4662-4697.
450. Muhling M. Variation in fatty acid composition of *Arthrospira* (*Spirulina*) strains / M. Muhling, A. Belay, B. A. Whitton // *Journal of Applied Phycology*. – 2005. V. 17. – 137-146.
451. Müller-Navarra D. C. Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature / D. Müller-Navarra // *Archiv für Hydrobiologie*. – 1995a. V. 132. – 297-307.
452. Müller-Navarra D. C. Biochemical versus mineral limitation in *Daphnia*. D. C. Müller-Navarra // *Limnology and Oceanography*. – 1995b. V. 40. – 1209-1214.
453. Müller-Navarra D. C. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers / D. C. Müller-Navarra, M. T. Brett, A. M. Liston, C. R. Goldman // *Nature*. – 2000. V. 403. – 74-77.
454. Müller-Navarra D. C. Unsaturated fatty acid content in seston and tropho-dynamic coupling in lakes / D. C. Müller-Navarra, M. T. Brett, S. Park, S. Chandra, A. P. Ballantyne, E. Zorita, C. R. Goldman // *Nature*. – 2004. V. 427. – 69-72.

455. Murillo E. The lipid content and fatty acid composition of four eastern central pacific native fish species / E. Murillo, K. S. Rao, A. A. Durant // *Journal of Food Composition and Analysis*. – 2014. V. 33. – 1-5.
456. Murphy R. Nutritional intervention with fish oil provides a benefit over standard of care for weight and skeletal muscle mass in patients with nonsmall cell lung cancer receiving chemotherapy / R. Murphy, M. Mourtzakis, Q. Chu, V. Baracos, T. Reima, V. Mazurak // *Cancer*. – 2011. V. 117. – 1775-1782.
457. Naddafi R. The effect of seasonal variation in selective feeding by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on phytoplankton community composition / R. Naddafi, K. Pettersson, P. Eklöv // *Freshwater Biology*. – 2007. V. 52. – 823-842.
458. Najdek M. Fatty acid and phytoplankton compositions of different types of mucilaginous aggregates in the northern Adriatic / M. Najdek, D. Debobbis, D. Miokovic, I. Ivancic // *Journal of Plankton Research*. – 2002. V. 24, №. 5. – 429-441.
459. Nanton D. A. The effects of dietary fatty acids on the fatty acid composition of the harpacticoid copepod, *Tisbe* sp., for use as a live food for marine fish larvae / D. A. Nanton, J. D. Castell // *Aquaculture*. – 1998. V. 163. – 251-261.
460. Napier J. A. Understanding and manipulating plant lipid composition: Metabolic engineering leads the way / J. A. Napier, R. P. Haslam, F. Beaudoin, E. B. Cahoon // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2014. V. 19. – 68-75.
461. Napier J. A. Transgenic plants as a sustainable, terrestrial source of fish oils / J. A. Napier, S. Usher, R. P. Haslam, N. Ruiz-Lopez, O. Sayanova // *European Journal of Lipid Science and Technology*. – 2015. V. 117. – 1317-1324.
462. Napolitano, G. E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // *Lipids in freshwater ecosystems* / eds. M.T. Arts, B.C. Wainman. – New York: Springer, 1999. – P. 21-44.
463. Napolitano G. E. Lipids and hydrocarbons in *Corophium volutator* from Minas Basin, Nova Scotia / G. E. Napolitano, R. G. Ackman // *Marine Biology*. – 1989. V. 100, №. 3. – 333-338.

464. Navarrete A. Physiological status and community composition of microbial mats of Ebro delta, Spain, by signature lipids / A. Navarrete A. Peacock, S. J. Macnaughton, J. Urmeneta, J. Mas-Castella, D. C. White, R. Guerrero // *Microbial Ecology*. – 2000. V. 39. – 92-99.
465. Naudí A. Membrane lipid unsaturation as physiological adaptation to animal longevity / A. Naudí, M. Jové, V. Ayala, M. Portero-Ortín, G. Barja, R. Pamplona // *Frontiers in Physiology*. – 2013. V. 4. – 1-13.
466. Neff M. R. Effects of different cooking methods on fatty acid profiles in four freshwater fishes from the Laurentian Great Lakes region / A. Naudi, M. Jové, V. Ayala, M. Portero-Ortín, G. Barja, R. Pamplona // *Food Chemistry*. – 2014a. V. 164. – 544-550.
467. Neff M. R. Risk-benefit of consuming Lake Erie fish / M. R. Neff, S. P. Bhavsar, F. J. Ni, D. O. Carpenter, K. Drouillard, A. T. Fisk, M. T. Arts // *Environmental Research*. – 2014b. V. 134. – 57-65.
468. Nelson, D. L. *Lehninger principles of biochemistry*. Chapter 10. Lipids / D. L. Nelson, M. M. Cox. – New York : W. H. Freeman and Company, 2008. – P. 343-370.
469. Nelson M. M. Lipid of Antarctic Ocean amphipods: food chain interactions and the occurrence of novel biomarkers / M. M. Nelson, B. D. Mooney, P. D. Nichols, C. F. Phleger // *Marine Chemistry*. – 2001. V. 73. – 53-64.
470. Nichols D. S. Polyunsaturated fatty acids in Antarctic bacteria / D. S. Nichols, P. D. Nichols, T. A. Mcmeekin // *Antarctic Science*. – 1993. V. 5, №. 2. – 149-160.
471. Nichols D. S. Manipulation of polyunsaturated, branched chain and trans-fatty acid production in *Shewanella putrefaciens* strain ACAM 342 / D. S. Nichols, T. A. McMeekin, P. D. Nichols // *Microbiology*. – 1994. V. 140. – 577-584.
472. Nichols D. S. Polyunsaturated fatty acids in the psychrophilic bacterium *Shewanella gelidimarina* ACAM 456T: molecular species analysis of major phospholipids and biosynthesis of eicosapentaenoic acid / D. S. Nichols, P. D. Nichols, N. J. Russell, N. W. Davies, T. A. McMeekin // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 1997. V. 1347. – 164-176.

473. Nichols S. J. Food-web dynamics and trophic-level interactions in a multispecies community of freshwater unionids / S. J. Nichols, D. Garling // Canadian Journal of Zoology. – 2000. V. 78. – 871-882.
474. Nichols D. S. Prokaryotes and the input of polyunsaturated fatty acids to the marine food web / D. S. Nichols // FEMS Microbiology Letters. – 2003. V. 219. – 1-7.
475. Nogi, Y. Taxonomy of psychrophiles // Extremophiles handbook / ed. K. Horikoshi. – Yokosuka.: Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 2011. – P. 777-792.
476. Nunn A. D. The foraging ecology of larval and juvenile fishes / A. D. Nunn, L. H. Tewson, I. G. Cowx // Reviews in Fish Biology and Fisheries. – 2012. V. 22. – 377-408.
477. Ohshima T. Effects of grilling on formation of cholesterol oxides in seafood products rich in polyunsaturated fatty acids / T. Ohshima, K. Shozen, H. Usio, C. Koizumi // Lebensmittel-Wissenschaft und-Technologie – Food Science and Technology. – 1996. V. 29. – 94-99.
478. Okuyama H. Bacterial genes responsible for the biosynthesis of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids and their heterologous expression / H. Okuyama, Y. Orikasa, T. Nishida, K. Watanabe, N. Morita // Applied and Environmental Microbiology. – 2007. V. 73, №. 3. – 665-670.
479. Olsson P. A. The use of phospholipid and neutral lipid fatty acids to estimate biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in soil / P. A. Olsson, E. Baath, I. Jakobsen, B. Soderstrom // Mycological Research. – 1995. V. 99. – 623-629.
480. Oltra R. Life history and fatty acid composition of the marine rotifer *Synchaeta cecilia valentine* fed different algae / R. Oltra, R. Todoli, T. Bosque, L. M. Lubian, J. C. Navarro // Marine Ecology Progress Series. – 2000. V. 193. – 125-133.
481. O'Neill B. Comparative study of the nutritional composition of wild versus farmed yellowtail (*Seriola lalandi*) / B. O'Neill, A. Le Roux, L. C. Hoffman // Aquaculture. – 2015. V. 448. – 169-175.

482. Oshima M. Omega-cyclohexyl fatty acids in acidophilic thermophilic bacteria. Studies on their presence, structure, and biosynthesis using precursors labeled with stable isotopes and radioisotopes / M. Oshima, T. Ariga // *The Journal of Biological Chemistry*. – 1975. V. 250, №. 17. – 6963-6968.
483. Ozawa A. Comparison of muscle lipid composition between marine and landlocked forms of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) / A. Ozawa, M. Satake, T. Fujita // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 1993. V. 106. – 513-516.
484. Ozyurt G. Seasonal changes in the fatty acids of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) and white sea bream (*Diplodus sargus*) captured in Iskenderun Bay, eastern Mediterranean coast of Turkey / G. Ozyurt, A. Pola, S. Ozkutuk // *Eur Food Res Technol*. – 2005. V. 220, №. 2. – 120-124.
485. Pace M. L. Effects of an invasive bivalve on the zooplankton community of the Hudson River / M. L. Pace, S. E. G. Findlay, D. Fischer // *Freshwater Biology*. – 1998. V. 39. – 103-116.
486. Padisák J. Deep-layer autotrophic picoplankton maximum in the oligotrophic Lake Stechlin, Germany: origin, activity, development and erosion / J. Padisák, L. Krienitz, R. Koschel, J. Nedoma // *European Journal of Phycology*. – 1997. V. 32. – 403-416.
487. Pagès A. Lipid biomarker and isotopic study of community distribution and biomarker preservation in a laminated microbial mat from Shark Bay, Western Australia / A. Pagès, K. Grice, D. T. Welsh, P. T. Teasdale, M. J. Van Kranendonk, P. Greenwood // *Microbial Ecology*. – 2015. V. 70. – 459-472.
488. Palmeri G. Lipid characterisation and distribution in the fillet of the farmed Australian native fish, Murray cod (*Maccullochella peelii peelii*) / G. Palmeri, G. M. Turchini, S. S. De Silva // *Food Chemistry*. – 2007. V. 102. – 796-807.
489. Pamplona R. Advanced lipoxidation end-products / R. Pamplona // *Chemico-Biological Interactions*. – 2011. V. 192. – 14-20.

490. Park W. J. An alternate pathway to long-chain polyunsaturates: the FADS2 gene product D8-desaturates 20:2n-6 and 20:3n-3 / W. J. Park, K. S. D. Kothapalli, P. Lawrence, C. Tyburczy, J. T. Brenna // *Journal of Lipid Research*. – 2009. V. 50, №. 6. – 1195-1202.
491. Park H. G. The fatty acid desaturase 2 (FADS2) gene product catalyzes Delta 4 desaturation to yield n-3 docosahexaenoic acid and n-6 docosapentaenoic acid in human cells / H. G. Park, W. J. Park, K. S. D. Kothapalli, J. T. Brenna // *The FASEB Journal*. – 2015. V. 29, №. 9. – 3911-3919.
492. Parnachev V. P. Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia / V. P. Parnachev, A. G. Degermendzhy // *Aquatic Ecology*. – 2002. V. 36. – 107-122.
493. Parnachev V. P. Hydrochemical evolution of Na-SO₄-Cl groundwaters in a cold, semi-arid region of southern Siberia / V. P. Parnachev, D. Banks, D. Berezovsky, D. Garbe-Schönberg // *Hydrogeology Journal*. – 1999. V. 7. – 546-560.
494. Parrish C. C. Is v6 docosapentaenoic acid an essential fatty acid during early ontogeny in marine fauna? / C. C. Parrish, M. Whiticar, V. Puvanendran // *Limnology and Oceanography*. – 2007. V. 52. – 476-479.
495. Parrish, C. C. Essential fatty acids in aquatic food webs // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. – New York : Springer, 2009. – P. 309–326.
496. Patnayak S. Screening of bacterial associates of marine sponges for single cell oil and PUFA / S. Patnayak, A. Sree // *Letters in Applied Microbiology*. – 2005. V. 40. – 358-363.
497. Paulsen M. Essential fatty acid (docosahexaenoic acid, DHA) availability affects growth of larval herring in the field / M. Paulsen, C. Clemmesen, A. M. Malzahn // *Marine Biology*. – 2014. V. 161. – 239-244.

498. Pauly D. Towards sustainability in world fisheries / D. Pauly, V. Christensen, S. Guenette, T. J. Pitcher, U. R. Sumaila, C. J. Walters, R. Watson, D. Zeller // *Nature*. – 2002. V. 418. – 689-695.
499. Pauly D. Primary production required to sustain global fisheries / D. Pauly, V. Christensen // *Nature*. – 1995. V. 374. – 255-257.
500. Pavlov D. S. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga river / D. S. Pavlov, Z. A. Nefedova, A. E. Veselov, N. N. Nemova, T. R. Ruokolainen, O. V. Vasil'eva, P. O. Ripatti // *Journal of Ichthyology*. – 2009. V. 49, №. 11. – 1073-1080.
501. Peacor S. D. Trait-mediated indirect interactions in a simple aquatic food web / S. D. Peacor, E. E. Werner // *Ecology*. – 1997. V. 78. – 1146-1156.
502. Pel R. Using the hidden isotopic heterogeneity in phyto- and zooplankton to unmask disparity in trophic carbon transfer / R. Pel, H. Hoogveld, V. Floris // *Limnology and Oceanography*. – 2003. V. 48. – 2200-2207.
503. Peltomaa E. Marine cryptophytes are great sources of EPA and DHA / E. Peltomaa, M. D. Johnson, S. J. Taipale // *Marine Drugs*. – 2018. V. 16. Article number: 3.
504. Pérez M. J. Lipid and fatty acid content in wild white seabream (*Diplodus sargus*) broodstock at different stages of the reproductive cycle / M. J. Pérez, C. Rodríguez, J. R. Cejas, M. V. Martín, S. Jerez, A. Lorenzo // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2007. V. 146. – 187-196.
505. Persson J. Polyunsaturated fatty acids in zooplankton: variation due to taxonomy and trophic position / J. Persson, T. Vrede // *Freshwater Biology*. – 2006. V. 51. – 887-900.
506. Pethybridge H. Temporal and inter-specific variations in forage fish feeding conditions in the NW Mediterranean: lipid content and fatty acid compositional changes / H. Pethybridge, N. Bodin, E.-J. Arsenault-Pernet, J.-H. Bourdeix, B. Brisset, J.-L. Bigot, D. Roos, M. Peter // *Marine Ecology Progress Series*. – 2014. V. 512. – 39-54.

507. Petkov G. Which are fatty acids of the green alga *Chlorella*? / G. Petkov, G. Garcia // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 2007. V. 35. – 281-285.
508. Petranka J. W. Pond tadpoles with generalized morphology: is it time to reconsider their functional roles in aquatic communities? / J. W. Petranka, C. A. Kennedy // *Oecologia*. – 1999. V. 120. – 621-631.
509. Pirini M. Changes in fatty acid composition of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) fed on microalgal and wheat germ diets / M. Pirini, M. P. Manuzzi, A. Pagliarani, F. Trombetti, A. R. Borgatti, V. Ventrella // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2007. V. 147. – 616-626.
510. Platvoet D. Feeding on micro-algae in the invasive Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) / D. Platvoet, J. T. A. Dick, N. Konijnendijk, G. Van der Velde // *Aquatic Ecology*. – 2006. V. 40. – 237-245.
511. Plourde M. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: implications for their dietary essentiality and use as supplements / M. Plourde, S. C. Cunnane // *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*. – 2007. V. 32. – 619-634.
512. Politi L. E. Phospholipids and fatty acids in intact and regenerating *Dugesia anceps*, a fresh water planaria / L. E. Politi, S. V. De Santos, L. V. De Linares // *Zoological Science*. – 1992. V. 9. – 671-674.
513. Pond D. W. Vertebrate nutrition in a deep-sea hydrothermal vent ecosystem, fatty acid and stable isotope evidence / D. W. Pond, A. E. Fallick, C. J. Stevens, D. J. Morrison, D. R. Dixon // *Deep-Sea Research I*. – 2008. V. 55. – 1718-1726.
514. Porter K. G. Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia* / K. G. Porter // *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. – 1975. V. 19, №. 4. – 2840-2850.
515. Poureslami R. Effects of diet, age and gender on the polyunsaturated fatty acid composition of broiler anatomical compartments / R. Poureslami, K. Raes, G. Huyghebaert, S. De Smet // *British Poultry Science*. – 2010. V. 51. – 81-91.

516. Powell M. S. Proximate composition and fatty acid differences in hatchery-reared and wild Snake River sockeye salmon overwintering in nursery lakes / M. S. Powell, R. W. Hardy, T. A. Flagg, P. A. Kline // North American Journal of Fisheries Management. – 2010. V. 30. –530-537.
517. Prato E. Lipid contents and fatty acid compositions of *Idotea baltica* and *Sphaeroma serratum* (Crustacea: Isopoda) as indicators of food sources / E. Prato, A. Danieli, M. Maffia, F. Biandolino // Zoological Studies. – 2012. V. 51. – 38-50.
518. Pryor G. S. Effects of the nematode *Gyrodactylus batrachiensis* on development, gut morphology, and fermentation in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*): a novel mutualism / G. S. Pryor, K. A. Bjorndal // Journal of Experimental Zoology. – 2005a. V. 303. – 704-712.
519. Pryor G. S. Symbiotic fermentation, digesta passage, and gastrointestinal morphology in bullfrog tadpoles (*Rana catesbeiana*) / G. S. Pryor, K. A. Bjorndal // Physiological and Biochemical Zoology. – 2005b. V. 78. – 201-215.
520. Pustowka C. Source of dietary lipid affects sperm plasma membrane integrity and fertility in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) after cryopreservation / C. Pustowka, M. A. McNiven, G. F. Richardson, S. P. Lall // Aquaculture Research. – 2000. V. 31. – 297-305.
521. Qin X. Brown but not white adipose cells synthesize omega-3 docosahexaenoic acid in culture / X. Qin, H. G. Park, J. Y. Zhang, P. Lawrence, G. Liu, N. Subramanian, K. S. D. Kothapalli, J. T. Brenna // Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids. – 2016. V. 104. – 19-24.
522. Qiu X. Identification of a Δ^4 fatty acid desaturase from *Thraustochytrium* sp. involved in biosynthesis of docosahexaenoic acid by heterologous expression in *Saccharomyces cerevisiae* and *Brassica juncea* / X. Qiu, H. P. Hong, S. L. Mackenzie // The Journal of Biological Chemistry. – 2001. V. 276. – 31561-31566.

523. Qiu X. Biosynthesis of docosahexaenoic acid (DHA, 22:6-4,7,10,13,16,19): two distinct pathways / X. Qiu // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. – 2003. V. 68. – 181-186.
524. Raghukumar S. Thraustochytrid marine protists: production of PUFAs and other emerging technologies / S. Raghukumar // *Marine Biotechnology*. – 2008. V. 10. – 631-640.
525. Ranvestel A. W. Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations / A. W. Ranvestel, K. R. Lips, C. M. Pringle, M. R. Whiles, R. J. Bixby // *Freshwater Biology*. – 2004. V. 49. – 274-285.
526. Rauch B. OMEGA, arandomized, placebo-controlled trial to test the effect of highly purified omega-3 fatty acids on top of modern guideline-adjusted therapy after myocardial infarction / B. Rauch, R. Schiele, S. Schneider, F. Diller, N. Victor, H. Gohlke, M. Gottwik, G. Steinbeck, U. D. Castillo, R. Sack, H. Worth, H. Katus, W. Spitzer, G. Sabin, J. Senges // *Circulation*. – 2010. V. 122. – 2152-2159.
527. Ravet J. L. A test of the role of polyunsaturated fatty acids in phytoplankton food quality for *Daphnia* using liposome supplementation / J. L. Ravet, M. T. Brett, D. C. Muller-Navarra // *Limnology and Oceanography*. – 2003. V. 48. – 1938-1947.
528. Ravet J. L. The effects of seston lipids on zooplankton fatty acid composition in Lake Washington, Washington, USA / J. L. Ravet, M. T. Brett, G. B. Arhonditsis // *Ecology*. – 2010. V. 91. – 180-190.
529. Razlutskiy V. I. Estimating cladoceran birth rate: use of the egg age distribution to estimate mortality of ovigerous females and eggs / V. I. Razlutskiy // *Hydrobiologia*. – 2000. V. 428. – 135-144.
530. Regester K. J. Variation in the trophic basis of production and energy flow associated with emergence of larval salamander assemblages from forest ponds / K. J. Regester, M. R. Whiles, K. R. Lips // *Freshwater Biology*. – 2008. V. 53. – 1754-1767.

531. Rhee S. K. Fatty acid carbon isotope ratios in humanson controlled diets / S. K. Rhee, R. G. Reed, J. T. Brenna // *Lipids*. – 1997. V. 32. – 1257-1263.
532. Rhodes, A., Boyd, L. Formulated feeds for harpacticoid copepods: implications for population growth and fatty acid composition // *Copepods in aquaculture 1st edn.* / eds. C. S. Lee, P. J. O'Bryen, N. H. Marcus. – Oxford : Blackwell Publishing, 2005. – P. 61-73.
533. Rice H. B. Conducting omega-3 clinical trials with cardiovascular outcomes: Proceedings of a workshop held at ISSFAL 2014 / H. B. Rice, A. Bernasconi, K. C. Maki, W. S. Harris, C. Von Schacky, P. C. Calder // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. – 2016. V. 107. – 30-42.
534. Richardson W. B. Effects of zebra mussels on food webs: interactions with juvenile bluegill and water residence time / W. B. Richardson, L. A. Bartsch // *Hydrobiologia*. –1997. V. 354. – 141-150.
535. Richoux N. B. Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach / N. B. Richoux, P. W. Froneman // *Marine Ecology Progress Series*. – 2008. V. 357. – 121-137.
536. Robert S. S. Production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid-containing oils in transgenic land plants for human and aquaculture nutrition / S. S. Robert // *Marine Biotechnology*. – 2006. V. 8. –103-109.
537. Robin J. H. Effect of diets containing γ -linolenic acid on n-6 highly unsaturated fatty acid content of rotifer (*Brachionus plicatilis*) / J. H. Robin // *Hydrobiologia*. – 1995. V. 313-314. – 185-190.
538. Rocquelin G. Fatty acid composition of human heart phospholipids: data from 53 biopsy specimens / G. Rocquelin, L. Guenot, E. Justrabo A. Grynberg, M. David // *Journal of Molecular and Cellular Cardiology*. – 1985. V. 17. – 769-773.
539. Rodriguez C. The n-3 highly unsaturated fatty acids requirements of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae when using an appropriate DHA/EPA ratio in the

- diet / C. Rodriguez, J. A. Perez, P. Badia, M. S. Izquierdo, H. Fernandez-Palacios, A. L. Hernandez // *Aquaculture*. – 1998. V. 169. – 9-23.
540. Rogozin D. Y. Growth, diet and fatty acid composition of gibel carp *Carassius gibelio* in Lake Shira, a brackish water body in Southern Siberia / D. Y. Rogozin, M. V. Pulyayevskaya, I. V. Zuev, O. N. Makhutova, A. G. Degermendzhi // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. – 2011. №. 4. – 86-103.
541. Rondanelli M. Long chain omega 3 polyunsaturated fatty acids supplementation in the treatment of elderly depression: Effects on depressive symptoms, on phospholipids fatty acids profile and on health-related quality of life / M. Rondanelli, A. Giacosa, A. Opizzi, C. Pelucchi, C. La Vecchia, G. Montorfano, M. Negroni, B. Berra, P. Politi, A. Rizzo // *the Journal of Nutrition Health and Aging*. – 2011. V. 15. – 37-44.
542. Rose E. L. Effects of a liquid egg product containing fish oil on selected cardiovascular disease risk factors: A randomized crossover trial / E. L. Rose, B. J. Holub // *Food Research International*. – 2006. V. 39. – 910-916.
543. Rossi S. Lipid biomarkers and trophic linkages between phytoplankton, zooplankton and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) larvae in the NW Mediterranean / S. Rossi, A. Sabates, M. Latasa, E. Reyes // *Journal of Plankton Research*. – 2006. V. 28. – 551-562.
544. Rubio-Rodriguez N. Production of omega-3 polyunsaturated fatty acid concentrates: a review / N. Rubio-Rodriguez, S. Beltran, I. Jaime, S. M. de Diego, M. Sanz, J. R. Carballido // *Innovative Food Science and Emerging Technologies*. – 2010. V. 11. – 1-12.
545. Ruiz-Lopez N. Metabolic engineering of the omega-3 long chain polyunsaturated fatty acid biosynthetic pathway into transgenic plants / N. Ruiz-Lopez, O. Sayanova, J. A. Napier, R. P. Haslam // *Journal of Experimental Botany*. – 2012. V. 63. – 2397-2410.
546. Ruiz-Lopez N. Successful high-level accumulation of fish oil omega-3 long chain polyunsaturated fatty acids in a transgenic oilseed crop / N. Ruiz-Lopez, R. P. Haslam, J. A. Napier, O. Sayanova // *The Plant Journal*. – 2014. V. 77. – 198-208.

547. Sahari M. A. Effect of frozen storage on fatty acid composition of the different tissues of four scombrid and one dussumeriid species / M. A. Sahari, F. Farahani, Y. Soleimanian, A. Javadi // *Journal of Applied Ichthyology*. – 2014. V. 30. – 381-391.
548. Saito H. Characteristics of the fatty acid composition of a deep-sea vent gastropod, *Ifremeria nautili* / H. Saito, J. Hashimoto // *Lipids*. – 2010. V. 45. – 537-548.
549. Saito H. Confirmation of a new food chain utilizing geothermal energy: unusual fatty acids of a deep-sea bivalve, *Calyptogena phaseoliformis* / H. Saito, K. Osako // *Limnology and Oceanography*. – 2007. V. 52. – 1910-1918.
550. Saito H. Characteristics of lipid and fatty acid of marine gastropod *Turbo cornutus*: high levels of arachidonic and n-3 docosapentaenoic acid / H. Saito, H. Aono // *Food Chemistry*. – 2014. V. 145. – 135-144.
551. Sales J. A meta-analysis of the effects of dietary marine oil replacement with vegetable oils on growth, feed conversion and muscle fatty acid composition of fish species / J. Sales, B. D. Glencross // *Aquaculture Nutrition*. – 2011. V. 17. – e271–e287.
552. SanGiovanni J. P. The role of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in health and disease of the retina / J. P. SanGiovanni, E. Y. Chew // *Progress in Retinal and Eye Research*. – 2005. V. 24. – 87-138.
553. Sant’Ana L. S. Influence of the addition of antioxidants in vivo on the fatty acid composition of fish fillets / L. S. Sant’Ana, J. Mancini-Filho // *Food Chemistry*. – 2000. V. 68. – 175-178.
554. Santha C. R. Growth response and fatty acid composition of channel catfish fry fed practical diets supplemented with menhaden fish oil / C. R. Santha, D. M. Gatlin // *Progressive Fish Culturist*. – 1991. V. 53. – 135-140.
555. Santigosa E. Cloning, tissue expression analysis, and functional characterization of two $\Delta 6$ -desaturase variants of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) / E. Santigosa, F. Geay, T. Tonon, H. Le Delliou, H. Kuhl, R. Reinhardt, L. Corcos, C. L. Cahu, J. L. Zambonino-Infante, D. Mazurais // *Marine Biotechnology*. – 2011. V. 13. – 22-31.

556. Sargent J. R. Dietary origins and functions of long-chain (n-3) polyunsaturated fatty acids in marine fish / J. R. Sargent, J. G. Bell, M. V. Bell, R. J. Henderson, D. R. Tocher // *Journal of Marine Biotechnology*. – 1995. V. 3, №. 1. – 26-28.
557. Sargent J. R. Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds / J. R. Sargent, L. A. McEvoy, J. G. Bell // *Aquaculture*. – 1997. V. 155. – 119-129.
558. Sargent J. R. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish / J. R. Sargent, J. G. Bell, L. McEvoy, D. R. Tocher, A. Estevez // *Aquaculture*. – 1999. V. 177. – 191-199.
559. Sargent, J. R., Tocher, D. R., Bell, J. G. The lipids // *Fish Nutrition*, 3rd edn / eds. J. E. Halver, R. W. Hardy. – San Diego : Academic Press, 2002. – P. 181-257.
560. Sarkar M. A. Influences of low salinity and dietary fatty acids on fatty acid composition and fatty acid desaturase and elongase expression in red sea bream *Pagrus major* / M. A. Sarkar, Y. H. Yamamoto, M. S. A. YutakaSarker, M. Miwa, G. Yoshizaki, S. Satoh // *Fisheries Sciences*. – 2011. V. 77. – 385-396.
561. Sauvanet J. Feeding of pike larvae (*Esox lucius* L.) in an alluvial river backwater: fatty acid as markers of two organic matter flows / J. Sauvanet, G. Bourdier, L. Jouve, A. Bec, C. Desvilettes // *Fundamental and Applied Limnology*. – 2013. V. 183, №. 4. – 337-350.
562. Sayanova O. V. Eicosapentaenoic acid: biosynthetic routes and the potential for synthesis in transgenic plants / O. V. Sayanova, J. A. Napier // *Phytochemistry*. – 2004. V. 65. – 147-158.
563. Schauer P. S. Bioaccumulation and bioconversion of dietary labeled fatty acid in *Artemia* and winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) / P. S. Schauer, K. L. Simpson // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1985. V. 42. – 1430-1438.

564. Schiavone A. Influence of dietary lipid source and strain on fatty acid composition of Muscovy duck meat / A. Schiavone, I. Romboli, R. Chiarini, M. Marzoni // *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. – 2004. V. 88. – 88-93.
565. Schiesari L. Carnivory and resource-based niche differentiation in anuran larvae: implications for food web and experimental ecology / L. Schiesari, E. E. Werner, G. W. Kling // *Freshwater Biology*. – 2009. V. 54. – 572-586.
566. Schlechtriem C. Incorporation and metabolism of fatty acids by desaturation and elongation in the nematode, *Panagrellus redivivus* / C. Schlechtriem, D. R. Tocher, J. R. Dick, K. Becker // *Nematology*. – 2004. V. 6. – 783-795.
567. Schmitz G. The opposing effects of n-3 and n-6 fatty acids / G. Schmitz, J. Ecker // *Progress in Lipid Research*. – 2008. V. 47. – 147-155.
568. Scholefield A. M. Dynamics of fatty acid metabolism in a cell line from southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) / A. M. Scholefield, D. R. Tocher, K. A. Schuller // *Aquaculture*. – 2015. V. 449. – 58-68.
569. Schouten S. Biosynthetic effects on the stable carbon isotopic compositions of algal lipids: implications for deciphering the carbon isotopic biomarker record / S. Schouten, W. C. M. Klein Breteler, P. Blokker, N. Schogt, W. I. C. Rijpstra, K. Grice, M. Baas, Sinninghe J. S. Damste // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 1998. V. 62. – 1397-1406.
570. Schreiner M. Effect of different sources of dietary omega-3 fatty acids on general performance and fatty acid profiles of thigh, breast, liver and portal blood of broilers / M. Schreiner, H. W. Hulan, E. Razzazi-Fazeli, J. Bohm, R. G. Moreira // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2005. V. 85. – 219-226.
571. Schujman G. E. Regulation of type II fatty acid synthase in Gram-positive bacteria / G. E. Schujman, D. de Mendoza // *Current Opinion in Microbiology*. – 2008. V. 11. – 148-152.

572. Schulz M. Pelagic trophic transfer efficiency in an oligotrophic, dimictic deep lake (Lake Stechlin, Germany) and its relation to fisheries yield / M. Schulz, R. Koschel, C. Reese, T. Mehner // *Limnologica*. – 2004. V. 34. – 264-273.
573. Schweizer E. Microbial type I fatty acid synthases (FAS): major players in a network of cellular FAS systems / E. Schweizer, J. Hofmann // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. – 2004. V. 68, №. 3. – 501-517.
574. Scott C. L. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters / C. L. Scott, S. Kwasniewski, S. Folk-Petersen, J. R. Sargent // *Marine Ecology Progress Series*. – 2002. V. 235. – 127-134.
575. Seale P. Transcriptional regulatory circuits controlling brown fat development and activation / P. Seale // *Diabetes*. – 2015. V. 64. – 2369-2375.
576. Serviere-Zaragoza E. Seasonal and interannual variation of fatty acids in macrophytes from the Pacific coast of Baja California Peninsula (Mexico) / E. Serviere-Zaragoza, M. A. Hurtado, M. Manzano-Sarabia, A. Mazariegos-Villarreal, M. Reza, O. Arjona, E. Palacios // *Journal of Applied Phycology*. – 2015. V. 27. – 1297-1306.
577. Shaw, N. Lipid composition as a guide to the classification of bacteria // *Advances in Applied Microbiology* / ed. D. Portmann. – London : Academic Press, 1974. V.17. – P. 63-108.
578. Shin K. H. Dynamics of fatty acids in newly biosynthesized phytoplankton cells and seston during a spring bloom off the west coast of Hokkaido Island, Japan / K. H. Shin, T. Hama, N. Yoshie, S. Noriki, S. Tsunogai // *Marine Chemistry*. – 2000. V. 70. – 243-256.
579. Shorland, F. B. The distribution of fatty acids in plant lipids // *Chemical Plant Taxonomy* / ed. T. Swain. – London: Academic Press, 1963. – P. 253-311.
580. Sijtsma L. Biotechnological production and applications of the ω -3 polyunsaturated fatty acid docosahexaenoic acid / L. Sijtsma, M. E. de Swaaf // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2004. V. 64. – 146-153.

581. Silina A. Growth variability and feeding of scallop *Patinopecten yessoensis* on different bottom sediments: evidence from fatty acid analysis / A. V. Silina, N. V. Zhukova // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 2007. V. 348. – 46-59.
582. Simbahan J. *Alicyclobacillus vulcanalis* sp nov., a thermophilic, acidophilic bacterium isolated from Coso Hot Springs, California, USA / J. Simbahan, R. Drijber, P. Blum // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2004. V. 54. – 1703-1707.
583. Simopoulos A. P. Omega-3 fatty acids in health and disease and in growth and development / A. P. Simopoulos // *The American Journal Clinical Nutrition*. – 1991. V. 54. – 438-463.
584. Simopoulos, A. P. Genetic variation and evolutionary aspects of diet // *Antioxidant Status, Diet, Nutrition, and Health* / ed. A. M. Papas. – Boca Raton : CRC Press, 1999. – P. 65-88.
585. Simopoulos A. P. Human requirement for n-3 polyunsaturated fatty acids / A. P. Simopoulos // *Poultry Science*. – 2000. V. 79. – 961-970.
586. Simopoulos A. P. The importance of the omega-6/omega-3 fatty acid ratio in cardiovascular disease and other chronic diseases / A. P. Simopoulos // *Experimental biology and medicine*. – 2008. V. 233. – 674-688.
587. Simopoulos A. P. Genetic variants in the metabolism of omega-6 and omega-3 fatty acids: their role in the determination of nutritional requirements and chronic disease risk / A. P. Simopoulos // *Experimental biology and medicine*. – 2010. V. 235. – 785-795.
588. Sioen I. Effects of pan-frying in margarine and olive oil on the fatty acid composition of cod and salmon / I. Sioen, L. Haak, K. Raes, C. Hermans, S. De Henauw, S. De Smet, J. Van Camp // *Food Chemistry*. – 2006. V. 98. – 609-617.

589. Siokou-Frangou I. Plankton in the open Mediterranean Sea: a review / I. Siokou-Frangou, U. Christaki, M. G. Mazzocchi, M. Montresor, M. Ribera d'Alcalá, D. Vaqué, A. Zingone // *Biogeosciences*. – 2010. V. 7. – 1543-1586.
590. Siriwardhana N. Health benefits of n-3 polyunsaturated fatty acids: eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid / N. Siriwardhana, N. S. Kalupahana, N. Moustaid-Moussa // *Advances in Food and Nutrition Research*. – 2012. V. 65. – 211-222.
591. Smits A. P. Geomorphology controls the trophic base of stream food webs in a boreal watershed / A. P. Smits, D. E. Schindler, M. T. Brett // *Ecology*. – 2015. V. 96, №. 7. – 1775-1782.
592. Smyntek P. M. Taxonomic differences in the essential fatty acid composition of groups of freshwater zooplankton relate to reproductive demands and generation time / P. M. Smyntek, M. A. Teece, K. L. Schulz, A. J. Storch // *Freshwater Biology*. – 2008. V. 53. – 1768-1782.
593. Sommer U. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton / U. Sommer, F. Sommer // *Oecologia*. – 2006. V. 147. – 183-194.
594. Sperling P. The evolution of desaturases / P. Sperling, P. Ternes, T. K. Zank, E. Heinz // *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*. – 2003. V. 68. – 73-95.
595. Sprecher H. Metabolism of highly unsaturated n-3 and n-6 fatty acids / H. Sprecher // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2000. V. 1486. – 219-231.
596. Stark A. H. Update on alpha-linolenic acid / A. H. Stark, M. A. Crawford, R. Reifen // *Nutrition Reviews*. – 2008. V. 66, №. 6. – 326-332.
597. Steffens W. Effects of variation in essential fatty acids in fish feeds on nutritive value of freshwater fish for humans / W. Steffens // *Aquaculture*. – 1997. V. 151. – 97-119.
598. Stevens C. J. Species-specific differences in lipid composition and omnivory indices in Arctic copepods collected in deep water during autumn (North Water

- Polynya) // C. J. Stevens, D. Deibel, C. C. Parrish // *Marine Biology*. – 2004. V. 144. – 905-915.
599. Stillwell W. Docosahexaenoic acid: membrane properties of a unique fatty acid / W. Stillwell, S. R. Wassall // *Chemistry and Physics of Lipids*. – 2003. V. 126. – 1-27.
600. Stockwell J. D. Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes / J. D. Stockwell, O. E. Johannsson // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1997. V. 54. – 2350-2360.
601. Strand E. Dietary intake of n-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and risk of myocardial infarction in coronary artery disease patients with or without diabetes mellitus: a prospective cohort study / E. Strand, E. R. Pedersen, G. F. Svingen, H. Schartum-Hansen, E. W. Rebnord, B. Bjørndal, R. Seifert, P. Bohov, K. Meyer, J. K. Hiltunen, J. E. Nordrehaug, D. W. Nilsen, R. K. Berge, O. Nygård // *BMC Med*. – 2013. V. 11. Article number: 216.
602. Strayer D. L. Effects of an invasive bivalve (*Dreissena polymorpha*) on fish populations in the Hudson River estuary / D. L. Strayer, K. Hattala, A. Kahnle // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2004. V. 61. – 924-941.
603. Strayer D. L. Hydrology and grazing jointly control a large-river food web / D. L. Strayer, M. L. Pace, N. F. Caraco, J. J. Cole, S. E. G. Findlay // *Ecology*. – 2008. V. 89. – 12-18.
604. Sushchik N. N. Comparison of fatty acid composition in major lipid classes of the dominant benthic invertebrates of the Yenisei River / N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, A. V. Moskvichova, O. N. Makhutova, G. S. Kalachova // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2003. V. 134. – 111-122.
605. Sushchik N. N. Comparison of seasonal dynamics of the essential PUFA contents in benthic invertebrates and grayling *Thymallus arcticus* in the Yenisei river / N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, G. S. Kalachova, O. N. Makhutova, A. V. Ageev // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2006. V. 145. – 278-287.

606. Sushchik N. N. Seasonal dynamics of fatty acid content of a common food fish from the Yenisei River, Siberian grayling, *Thymallus arcticus* / N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, G. S. Kalachova // Food Chemistry. – 2007a. V. 104. – 1353-1358.
607. Sushchik N. N. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River / N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, E. S. Kravchuk, E. A. Ivanova, A. V. Ageev, G. S. Kalachova // Aquatic Ecology. – 2007b. V. 41. – 349-365.
608. Sushchik N. N. Seasonal distribution and fatty acid composition of littoral microalgae in the Yenisei River / N. N. Sushchik, M. I. Gladyshev, E. A. Ivanova, E. S. Kravchuk // Journal of Applied Phycology. – 2010. V. 22. – 11-24.
609. Sushchik N. N. Comparison of fatty acid contents and composition in major lipid classes of larvae and adults of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from a steppe region / N. N. Sushchik, Y. A. Yurchenko, M. I. Gladyshev, O. E. Belevich, G. S. Kalachova, A. A. Kolmakova // Insect Science. – 2013. V. 20. – 585-600.
610. Swadling K. M. Role of lipid in the life cycles of ice-dependent and ice-independent populations of the copepod *Paralabidocera antarctica* / K. M. Swadling, P. D. Nichols, J. A. E. Gibson, D. A. Ritz // Marine Ecology Progress Series. – 2000. V. 208. – 171-182.
611. Taipale S. Seasonal shifts in the diet of lake zooplankton revealed by phospholipid fatty acid analysis / S. Taipale, P. Kankaala, H. Hamalainen, R. I. Jones // Freshwater Biology. – 2009. V. 54. – 90-104.
612. Taipale S. J. Diet-switching experiments show rapid accumulation and preferential retention of highly unsaturated fatty acids in *Daphnia* / S. J. Taipale, M. J. Kainz, M. T. Brett // Oikos. – 2011. V. 120. – 1674-1682.
613. Taipale S. Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes / S. Taipale, U. Strandberg, E. Peltomaa, A. W. E. Galloway, A. Ojala, M. T. Brett // Aquatic Microbiol Ecology. – 2013. V. 71. – 165-178.

614. Tang D. CO₂ biofixation and fatty acid composition of *Scenedesmus obliquus* and *Chlorella pyrenoidosa* in response to different CO₂ levels / D. Tang, W. Han, P. Li, X. Miao, J. Zhong // *Bioresource Technology*. – 2001. V. 102. – 3071-3076.
615. Tapiero H. Polyunsaturated fatty acids (PUFA) and eicosanoids in human health and pathologies / H. Tapiero, G. Nguyen, P. Couvreur, K. D. Tew // *Biomedicine and Pharmacotherapy*. – 2002. V. 56. – 215-222.
616. Tarley C. R. T. Proximate composition, cholesterol and fatty acids profile of canned sardines (*Sardinella brasiliensis*) in soybean oil and tomato sauce / C. R. T. Tarley, J. V. Visentainer, M. Matsushita, N. E. de Souza // *Food Chemistry*. – 2004. V. 88. – 1-6.
617. Tassoni D. The role of eicosanoids in the brain / D. Tassoni, G. Kaur, R. S. Weisinger, A. J. Sinclair // *Asia Pacific Journal of Clinical Nutrition*. – 2008. V. 17, S1. – 220-228.
618. Thomas F. Determination of origin of Atlantic salmon (*Salmo salar*): the use of multiprobe and multielement isotopic analyses in combination with fatty acid composition to assess wild or farmed origin / F. Thomas, E. Jamin, K. Wietzerbin, R. Guerin, M. Lees, E. Morvan, I. Billault, S. Derrien, J. M. M. Rojas, F. Serra, C. Guillou, M. Aursand, L. Mcevoy, A. Prael, R. J. Robins // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2008. V. 56. – 989-997.
619. Thomassen M. S. High dietary EPA does not inhibit $\Delta 5$ and $\Delta 6$ desaturases in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed rapeseed oil diets / M. S. Thomassen, D. Rein, G. M. Berge, T. K. Ostbye, B. Ruyter // *Aquaculture*. – 2012. V. 360. – 78-85.
620. Thompson G. A. Lipids and membrane function in green algae / G. A. Thompson // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 1996. V. 1302. – 17-45.
621. Thompson P. L. Impacts of climate warming and nitrogen deposition on alpine plankton in lake and pond habitats: an in vitro experiment / P. L. Thompson, M.-C. St-Jacques, R. D. Vinebrooke // *Arctic Antarctic and Alpine Research*. – 2008. V. 40. – 192-198.

622. Thorp J. H. Potential effects on zooplankton from species shifts in planktivorous mussels: a field experiment in the St. Lawrence River / J. H. Thorp, A. F. Casper // *Freshwater Biology*. – 2002. V. 47. – 107-119.
623. Tocher D. R. The fatty acid compositions of established fish cell lines after long-term culture in mammalian sera / D. R. Tocher, J. R. Sargent, G. N. Frerichs // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 1988. V. 5. – 219-227.
624. Tocher D. R. Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturase / D. R. Tocher, M. J. Leaver, P. A. Hodson // *Progress in Lipid Research*. – 1998. V. 37. – 73-117.
625. Tocher D. R. Fatty acid metabolism in marine fish: low activity of fatty acyl D5 desaturation in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) cells / D. R. Tocher, C. Ghioni // *Lipids*. – 1999. V. 34. – 433-440.
626. Tocher D. R. Hepatocyte fatty acid desaturation and polyunsaturated fatty acid composition of liver in salmonids: effects of dietary vegetable oil / D. R. Tocher, J. G. Bell, P. MacGlaughlin, F. McGhee, J. R. Dick // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2001. V.130, №. 2. – 257-270.
627. Tocher D. R. Effects of diets containing linseed oil on fatty acid desaturation and oxidation in hepatocytes and intestinal enterocytes in Atlantic salmon (*Salmo salar*) / D. R. Tocher, J. Fonseca-Madrigal, J. G. Bell, J. R. Dick, R. J. Henderson, J. R. Sargent // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2002. V. 26. – 157- 170.
628. Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish / D. R. Tocher // *Review in Fisheries Science*. – 2003. V. 11. – 107-184.
629. Tocher D. R. Highly unsaturated fatty acid synthesis in marine fish: cloning, functional characterization, and nutritional regulation of fatty acyl Δ 6 desaturase of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) / D. R. Tocher, X. Zheng, C. Schlechtriem, N. Hastings, J. R. Dick, A. J. Teale // *Lipids*. – 2006. V. 41. – 1003-1016.
630. Tocher D. R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish / D. R. Tocher // *Aquaculture Research*. – 2010. V. 41. – 717-732.

631. Tocher D. R. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective. D. R. Tocher // *Aquaculture*. – 2015. V. 449. – 94-107.
632. Tofail F. Supplementation of fish-oil and soy-oil during pregnancy and Psychomotor development of infants / F. Tofail, I. Kabir, J. D. Hamadani, F. Chowdhury, S. Yesmin, F. Mehreen, S. N. Huda // *Journal of Health, Population and Nutrition*. – 2006. V. 24. – 48-56.
633. Tolomeev A. P. Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakasia, Russia) / A. P. Tolomeev, N. N. Sushchik, R. D. Gulati, O. N. Makhutova, G. S. Kalacheva, T. A. Zotina // *Aquatic Ecology*. – 2010. V. 44. – 513-530.
634. Tolosa I. Distribution of pigments and fatty acid biomarkers in particulate matter from the frontal structure of the Alboran Sea (SW Mediterranean Sea) / I. Tolosa, I. Vescovali, N. LeBlond, J.-C. Marty, S. de Mora, L. Prieur // *Marine Chemistry*. – 2004. V. 88. – 103-125.
635. Torres-Ruiz M. Trophic relations in a stream food web: importance of fatty acids for macroinvertebrate consumers / M. Torres-Ruiz, J. D. Wehr, A. A. Perrone // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2007. V. 26. – 509-522.
636. Torres-Ruiz M. Are net-spinning caddisflies what they eat? An investigation using controlled diets and fatty acids / M. Torres-Ruiz, J. D. Wehr, A. A. Perrone // *Journal of the North American Benthological Society*. – 2010. V. 29. – 803-813.
637. Townsend N. Cardiovascular disease in Europe — epidemiological update 2015 / N. Townsend, M. Nichols, P. Scarborough, M. Rayner // *European Heart Journal*. – 2015. V. 36. – 2696-2705.
638. Tres A. Use of recovered frying oils in chicken and rabbit feeds: effect on the fatty acid and tocopherol composition and on the oxidation levels of meat, liver and plasma / A. Tres, R. Bou, F. Guardiola, C. D. Nuchi, N. Magrinyà, R. Codony // *Animal*. – 2013. V. 7. – 505-517.

639. Trushenski J. DHA is essential, EPA appears largely expendable, in meeting the n-3 long-chain polyunsaturated fatty acid requirements of juvenile cobia *Rachycentron canadum* / J. Trushenski, M. Schwarz, A. Bergman, A. Rombenso, B. Delbos // *Aquaculture*. 2012. V. 326–329. – 81-89.
640. Turchini G. M. Fish oil replacement in finfish nutrition / G. M. Turchini, B. E. Torstensen, W. K. Ng // *Reviews in Aquaculture*. – 2009. V. 1. – 10-57.
641. Turchini, G. M. Fish oil replacement and alternative lipid sources in aquaculture feeds / G. M. Turchini, W. K. Ng, D. R. Tocher. – Boca Raton : CRC Press Taylor and Francis Group, 2011. – 533 p.
642. Twining C. W. Highly unsaturated fatty acids in nature: what we know and what we need to learn / C. W. Twining, J. T. Brenna, N. G. Hairston, A. S. Flecker // *Oikos*. – 2015. V. 125, №. 6. – 749-760.
643. Uauy R. D. Effect of dietary omega-3 fatty acids on retinal function of very-low-birth-weight neonates / R. D. Uauy, D. G. Birch, E. E. Birch, J. E. Tyson, D. R. Hoffman // *Pediatric research*. – 1990. V. 28, №. 5. – 485-492.
644. Uhle M. E. Sources of carbon and nitrogen in modern planktonic foraminifera, the role of algal symbionts as determined by bulk and compound specific stable isotopic analyses / M. E. Uhle, S. A. Macko, H. J. Spero, M. H. Engel, D. W. Lea // *Organic Geochemistry*. – 1997. V. 27. – 103-113.
645. Usher S. Field trial evaluation of the accumulation of omega-3 long chain polyunsaturated fatty acids in transgenic *Camelina sativa*: making fish oil substitutes in plants / S. Usher, R. P. Haslam, N. Ruiz-Lopez, O. Sayanova, J. A. Napier // *Metabolic Engineering Communications*. – 2015. V. 2. – 93-98.
646. Uttaro A. D. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in lower eukaryotes / A. D. Uttaro // *IUBMB Life*. – 2006. V. 58. – 563-571.
647. Vagner M. Characterization and modulation of gene expression and enzymatic activity of D-6 desaturase in teleosts: a review / M. Vagner, E. Santigosa // *Aquaculture*. – 2011. V. 315. – 131-143.

648. Vainshtein M. Cellular fatty acid composition of *Desulfovibrio* species and its use in classification of sulfatereducing bacteria / M. Vainshtein, H. Hippe, R. M. Kroppenstedt // Systematic and Applied Microbiology. – 1992. V. 15. – 554-566.
649. Vander Zanden M. J. Variation in d15N and d13C trophic fractionation, Implications for aquatic food web studies / M. J. Vander Zanden, J. B. Rasmussen // Limnology and Oceanography. – 2001. V. 46. – 2061-2066.
650. Vanderploeg H. A. Feedback between zebra mussel selective feeding and algal composition affects mussel condition: did the regime changer pay a price for its success? / H. A. Vanderploeg, T. H. Johengen, J. R. Liebig // Freshwater Biology. – 2009. V. 54. – 47-63.
651. Vanderploeg H. A. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie / H. A. Vanderploeg, J. R. Liebig, W. W. Carmichael, M. A. Agy, T. H. Johengen, G. L. Fahnenstiel, T. F. Nalepa // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2001. V. 58. – 1208-1221.
652. van Dooremalen C. Maximized PUFA measurements improve insight in changes in fatty acid composition in response to temperature / C. van Dooremalen, R. Pel, J. Ellers // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. – 2009. V. 72. – 88-104.
653. van Ginneken V. J. T. Polyunsaturated fatty acids in various macroalgal species from north Atlantic and tropical seas / V. J. T. van Ginneken, J. P. F. G. Helsper, W. de Visser, H. van Keulen, W. A. Brandenburg // Lipids in Health and Disease. – 2011. V. 10. Article number: 104.
654. Van Kuijk F. J. G. M. Fatty acid composition of the human macula and peripheral retina / F. J. G. M. Van Kuijk, P. Buck // Investigative Ophthalmology and Visual Science. – 1992. V. 33, №. 13. – 3493-3496.
655. Vasconi M. Fatty acid composition of freshwater wild fish in subalpine lakes: a comparative study / M. Vasconi, F. Caprino, F. Bellagamba, M. L. Busetto, C. Bernardi, C. Puzzi, V. M. Moretti // Lipids. – 2015. V. 50. – 283-302.

656. Vaughn C. C. Community and foodweb ecology of freshwater mussels / C. C. Vaughn, S. J. Nichols, D. E. Spooner // Journal of the North American Benthological Society. – 2008. V. 27. – 409-423.
657. Veefkind, R. J. Carbon isotope ratios and composition of fatty acids: Tags and trophic markers of pelagic organisms Ph.D. thesis / R. J. Veefkind. – Victoria: University of Victoria, 2003. – 291 p.
658. Villalta M. Arachidonic acid enriched live prey induces albinism in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) larvae / M. Villalta, A. Estevez, M. P. Bransden // Aquaculture. – 2005. V. 245. – 193-209.
659. Visconti A. Eutrophication-like response to climate warming, an analysis of Lago Maggiore (N. Italy) zooplankton in contrasting years / A. Visconti, M. Manca, R. de Bernardi // Journal of Limnology. – 2008. V. 67. – 87-92.
660. Visessanguan W. Changes in lipid composition and fatty acid profile of Nham, a Thai fermented pork sausage, during fermentation / W. Visessanguan, S. Benjakul, S. Riebroy, M. Yarchai, W. Tapingkae // Food Chemistry. – 2006. V. 94. – 580-588.
661. Viso A. C. Fatty acids from 28 marine microalgae / A. C. Viso, J. C. Marty // Phytochemistry. – 1993. V. 34. – 1521-1533.
662. Vizcaino-Ochoa V. The effect of dietary docosahexaenoic acid (DHA) on growth, survival and pigmentation of California halibut *Paralichthys californicus* larvae (Ayes, 1810) / V. Vizcaino-Ochoa, J. P. Lazo, B. Baron-Sevilla, M. A. Drawbridge // Aquaculture. – 2010. V. 302. – 228-234.
663. Von Elert E. Determination of limiting polyunsaturated fatty acids in *Daphnia galeata* using a new method to enrich food algae with single fatty acids / E. Von Elert // Limnology and Oceanography. – 2002. V. 47. – 1764-1773.
664. Vrinten P. Biosynthesis of long chain polyunsaturated fatty acids in the marine Ichthyosporean *Sphaeroforma arctica* / P. Vrinten, I. Mavraganis, X. Qiu, T. Senger // Lipids. – 2013. V. 48. – 263-274.

665. Vuorio K. Unionid mussels as stable isotope baseline indicators for long-lived secondary consumers in pelagic food web comparisons / K. Vuorio, M. Tarvainen, J. Sarvala // *Fundamental and Applied Limnology*. – 2007. V. 169. – 237-245.
666. Wacker A. Polyunsaturated fatty acids: evidence for non-substitutable biochemical resources in *Daphnia galeata* / A. Wacker, E. Von Elert // *Ecology*. – 2001. V. 82. – 2507-2520.
667. Wacker A. Food quality effects of unsaturated fatty acids on larvae of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* / A. Wacker, P. Becher, E. Von Elert // *Limnology and Oceanography*. – 2002. V. 47. – 1242-1248.
668. Wada, H., Gombos, Z., Sakamoto, T., Higashi, S., Los, D. A., Heinz, E., Schmidt, H., Nishida, I., Murata N. Fatty acid desaturation in cyanobacteria // *Biochemistry and molecular biology of membrane and storage lipids of plants* / eds. N. Murata, C. R. Somerville. – An American Society of Plant Physiologists, 1993. – P. 67-78.
669. Wagner T. Spatial and temporal dynamics of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) health indicators: linking individualbased indicators to a management relevant endpoint / T. Wagner, M. L. Jones, M. P. Ebener, M. T. Arts, T. O. Brenden, D. C. Honyfield, G. M. Wright, M. Faisal // *Journal of Great Lakes Research*. – 2010. V. 36. – 121-134.
670. Wagner R. Defensive secretions from the larvae of *Apatania fimbriata* (Pictet) (Trichoptera: Limnephilidae) / R. Wagner, M. Aurich, E. Reder, H. Jürgen Veith // *Chemoecology*. – 1990. V. 1. – 96-104.
671. Wall R. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids / R. Wall, R. Ross, G. Fitzgerald, C. Stanton // *Nutrition Research*. – 2010. V. 68. – 280-289.
672. Wang D. H. Saturated branched chain, normal odd-carbon-numbered, and n-3 (omega-3) polyunsaturated fatty acids in freshwater fish in the Northeastern United States / D. H. Wang, J. R. Jackson, C. Twining, L. G. Rudstam, E. Zollweg-Horan, C.

- Kraft, P. Lawrence, K. Kothapalli, Z. Wang, J. T. Brenna // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2016. V. 64, №. 40. – 7512-7519.
673. Wang J. Alterations in membrane phospholipid fatty acids of gram-positive piezotolerant bacterium *Sporosarcina* sp. DSK25 in response to growth pressure / J. Wang, J. Li, S. Dasgupta, L. Zhang, M. Y. Golovko, S. A. Golovko, J. Fang // Lipids. – 2014. V. 49. – 347-356.
674. Wang S.W. Importance of sympagic production to Bering Sea zooplankton as revealed from fatty acid-carbon stable isotope analyses / S. W. Wang, S. M. Budge, K. Iken, R. R. Gradinger, A. M. Springer, M. J. Wooller // Marine Ecology Progress Series. – 2015. V. 518. – 31-50.
675. Ward O. P. Omega-3/6 fatty acids: alternative sources of production / O. P. Ward, A. Singh // Process Biochemistry. – 2005. V. 40. – 3627-3652.
676. Wassell S. R. Docosahexaenoic acid domains: the ultimate non-raft membrane domain / S. R. Wassell, W. Stillwell // Chemistry and Physics of Lipids. – 2008. V. 153. – 57-63.
677. Watanabe T. Importance of docosahexaenoic acid in marine fish larvae / T. Watanabe // Journal of the World Aquaculture Society. – 1993. V. 24. – 152-161.
678. Watson S. B. Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status / S. B. Watson, E. McCauley, J. A. Downing // Limnology and Oceanography. – 1997. V. 42, №. 3. – 487-495.
679. Weers P. M. M. Growth and reproduction of *Daphnia galeata* in response to changes in fatty acids, phosphorus, and nitrogen in *Chlamydomonas reinhardtii* / P. M. M. Weers, R. D. Gulati // Limnology and Oceanography. – 1997. V. 42, №. 7. – 1584-1589.
680. Weers P. M. M. Is the fatty acid composition of *Daphnia galeata* determined by the fatty acid composition of the ingested diet? / P. M. M. Weers, K. Siewertsen, R. D. Gulati // Freshwater Biology. – 1997. V. 38. – 731-738.

681. Wenzel A. Survival, growth and reproduction of *Daphnia galeata* feeding on single and mixed *Pseudomonas* and *Rhodomonas* diets / A. Wenzel, A.-K. Bergstrom, M. Jansson, T. Vrede // *Freshwater Biology*. – 2012. V. 57. – 835-846.
682. Werbrouck E. Fatty acid recovery after starvation: insights into the fatty acid conversion capabilities of a benthic copepod (Copepoda, Harpacticoida) / E. Werbrouck, S. Bodé, D. Van Gansbeke, A. Vanreusel, M. De Troch // *Marine Biology*. – 2017. V. 164. Article number: 151.
683. Whiles M. R. Fatty acid analyses reveal high degrees of omnivory and dietary plasticity in pond-dwelling tadpoles / M. R. Whiles, M. I. Gladyshev, N. N. Sushchik, O. N. Makhutova, G. S. Kalachova, S. D. Peterson, K. J. Regester // *Freshwater Biology*. – 2010. V. 55. – 1533-1547.
684. Whiles M. R. The effects of amphibian population declines on the structure and function of neotropical stream ecosystems / M. R. Whiles, K. R. Lips, C. M. Pringle, S. S. Kilham, R. J. Bixby, R. Brenes, S. Connelly, J. C. Colon-Gaud, M. Hunte-Brown, A. D. Huryn, C. Montgomery, S. Peterson // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2006. V. 4. – 27-34.
685. White S. W. The structural biology of type II fatty acid biosynthesis / S. W. White, J. Zheng, Y.-M. Zhang, C. O. Rock // *Annual Review of Biochemistry*. – 2005. V. 74. – 791-831.
686. Wickramasinghe D. D. Ontogenetic changes in diet and intestinal morphology in semi-terrestrial tadpoles of *Nannophrys ceylonensis* (Dicroglossidae) / D. D. Wickramasinghe, K. L. Oseen, R. J. Wassersug // *Copeia*. – 2007. V. 4. – 1012-1018.
687. Wijekoon M. P. A. Effect of dietary substitution of fish oil with flaxseed or sunflower oil on muscle fatty acid composition in juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) reared at varying temperatures / M. P. A. Wijekoon, C. C. Parrish, A. Mansou // *Aquaculture*. – 2014. V. 433. – 74-81.
688. Wilkinson, S. G. Gram-negative bacteria // *Microbial lipids* V. 1 / eds. C. Ratledge, S. G. Wilkinson. – London: Academic Press, 1988. – P. 299-489.

689. Williams M. C. W. Fatty acids in thirteen Wisconsin sport fish species / M. C. W. Williams, C. Schrank, H. A. Anderson // *Journal of Great Lakes Research*. – 2014. V. 40. – 771-777.
690. Williams M. C. W. Variation in the essential fatty acids EPA and DHA in fillets of fish from the Great Lakes region / M. C. W. Williams, E. W. Murphy, H. B. McCarty, B. D. Snyder, C. S. Schrank, P. J. McCann, B. S. Crimmins // *Journal of Great Lakes Research*. – 2017. V. 43. – 150-160.
691. Wipfli M. S. Linking ecosystems, food webs, and fish production: subsidies in salmonid watersheds / M. S. Wipfli, C. V. Baxter // *Fisheries*. – 2010. V. 35. V. 8. – 373-387.
692. Wissinger S. A. Foraging trade-offs along a predator-permanence gradient in subalpine wetlands / S. A. Wissinger, H. H. Whiteman, G. B. Sparks, G. L. Rouse, W. S. Brown // *Ecology*. – 1999. V. 80. – 2102-2116.
693. Wong W. H. Assimilation of microand mesozooplankton by zebra mussels: a demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders / W. H. Wong, J. S. Levinton, B. S. Twining, N. Fisher // *Limnology and Oceanography*. – 2003. V. 48, №. 1. – 308-312.
694. Wood J. D. Fat deposition, fatty acid composition and meat quality: A review / J. D. Wood, M. Enser, A.V. Fisher, G. R. Nute, P. R. Sheard, R. I. Richardson, S. I. Hughes, F.M. Whittington // *Meat Science*. – 2008. V. 78. – 343-358.
695. Woods V. B. Dietary sources of unsaturated fatty acids for animals and their transfer into meat, milk and eggs: a review / V. B. Woods, A. M. Fearon / *Livestock Science*. – 2009. V. 126. – 1-20.
696. Wu M. Omega-3 polyunsaturated fatty acids attenuate breast cancer growth through activation of a neutral sphingomyelinase-mediated pathway / M. Wu, K. Harvey, N. Ruzmeto, Z. Welch, L. Sech, K. Jackson, W. Stillwell, G. Zaloga, R. Siddiqui // *International Journal of Cancer*. – 2005. V. 117. – 340-348.

697. Xie Y. Mechanisms of fatty acid synthesis in marine fungus-like protists / Y. Xie, G. Wang // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2015. V. 99. – 8363-8375.
698. Xu J. Analysis of nutrient composition and fatty acid profiles of Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* (Cuvier) reared in seawater and freshwater / J. Xu, B. Yan, Y. Teng, G. Lou, Z. Lu // *Journal of Food Composition and Analysis*. – 2010. V. 23. – 401-405.
699. Xue X. Atlantic salmon (*Salmo salar*) liver transcriptome response to diets containing *Camelina sativa* products / X. Xue, S. M. Hixson, T.S. Hori, M. Booman, C. C. Parrish, D. M. Anderson, M. L. Rise // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part D*. – 2015. V. 14. – 1-15.
700. Yang X. Effects of dietary n-3 polyunsaturated fatty acids on lipid and fatty acid composition and haematology of juvenile Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) / X. Yang, J. L. Tabachek, T. A. Dick // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 1994. V. 12. – 409-420.
701. Yang D. Fatty acid biomarkers to verify cyanobacteria feeding abilities of herbivorous consumers / D. Yang, S. Nam, S.-J. Hwang, K.-G. An, Y.-S. Park, K.-H. Shinf, S. Park // *Journal of Freshwater Ecology*. – 2016. V. 31, №. 1. – 77-91.
702. Yemelyanova A. Y. Distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Shira (Khakasia, Siberia) and laboratory study of its growth characteristics / A. Y. Yemelyanova, T. A. Temerova, A. G. Degermendzhy // *Aquatic Ecology*. – 2002. V. 36. – 245-256.
703. Yu A. Q. Effects of different carbon sources on the growth, fatty acids production, and expression of three desaturase genes of *Mortierella alpina* ATCC 16266 / A. Q. Yu, J. C. Zhu, B. Zhang, L. J. Xing, M. Li // *Current Microbiology*. – 2011. V. 62. – 1617–1622.
704. Yuomoto I. *Pseudomonas alcaliphila* sp. nov., a novel facultatively psychrophilic alkaliphile isolated from seawater / I. Yuomoto, K. Yamazaki, M. Hishinuma, Y.

- Nodasaka, A. Suemori, K. Nakajima, N. Inoue, K. Kawasaki // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2001. V. 51. – 349-355.
705. Yurko-Mauro K. Beneficial effects of docosahexaenoic acid on cognition in age-related cognitive decline / K. Yurko-Mauro, D. McCarthy, D. Rom, E. B. Nelson, A. S. Ryan, A. Blackwell, N. Salem Jr, M. Stedman // Alzheimer's and Dementia. – 2010. V. 6. – 456-464.
706. Zakeri M. Effects of dietary n-3 HUFA concentrations on spawning performance and fatty acids composition of broodstock, eggs and larvae in yellowfin sea bream, *Acanthopagrus latus* / M. Zakeri, P. Kochanian, J. G. Marammazi, V. Yavari, A. Savari, M. Haghi // Aquaculture. – 2011. V. 310. – 388-394.
707. Zenebe T. Effects of algal diets and temperature on the growth and fatty acid content of the cichlid fish *Oreochromis niloticus* L. – a laboratory study / T. Zenebe, M. Boberg, L. Sonesten, G. Ahlgren // Aquatic Ecology. – 2003. V. 37. – 169-182.
708. Zhang D. P. Tissue-specific distribution of fatty acids, polychlorinated biphenyls and polybrominated diphenyl ethers in fish from Taihu Lake, China, and the benefit-risk assessment of their co-ingestion / D. P. Zhang, X. Y. Zhang, Y. X. Yu, J. L. Li, Z. Q. Yu, D. Q. Wang, M. H. Wuc, G. Y. Sheng, J. M. Fu // Food and Chemical Toxicology. – 2012. V. 50. – 2837-2844.
709. Zheng X. Physiological roles of fatty acyl desaturases and elongases in marine fish: characterisation of cDNAs of fatty acyl Δ 6- desaturase and elov15 elongase of cobia (*Rachycentron canadum*) / X. Zheng, Z. King, Y. Xu, O. Monrig, S. Morais, D. R. Tocher // Aquaculture. – 2009. V. 290. – 122-131.
710. Zheng X. Characterization and comparison of fatty acyl Δ 6-desaturase cDNAs from freshwater and marine teleost fish species / X. Zheng, I. Seiliez, N. Hastings, D. R. Tocher, S. Panserat, C. A. Dickson, P. Bergot, A. J. Teale // Comparative Biochemistry and Physiology, Part B. – 2004. V. 139. – 269-279.

711. Zhu K. Two aerobic pathways for the formation of unsaturated fatty acids in *Pseudomonas aeruginosa* / K. Zhu, K. H. Choi, H. P. Schweizer, C. O. Rock, Y. M. Zhang // *Molecular Microbiology*. – 2006. V. 60. – 260-273.
712. Zhukova N. V. The pathway of the biosynthesis of nonmethylene interrupted dienoic fatty acids in mollusks / N. V. Zhukova // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 1991. V. 100. – 801-804.
713. Zhukova N. V. Lipid classes and fatty acid composition of the tropical nudibranch mollusks *Chromodoris* sp. and *Phyllidia coelestis* / N. V. Zhukova // *Lipids*. – 2007. V. 42. – 1169-1175.
714. Zhukova N. Symbiotic bacteria in the nudibranch mollusk *Dendrodoris nigra*: fatty acid composition and ultrastructure analysis / N. V. Zhukova, M. G. Eliseikina // *Marine Biology*. – 2012. V. 159. – 1783-1794.
715. Zotos A. Effect of baking of sardine (*Sardina pilchardus*) and frying of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in olive and sunflower oil on their quality / A. Zotos, A. Kotaras, E. Mikras // *Food Science and Technology International*. – 2013. V. 19. – 11-23.
716. Zimmiak P. Relationship of electrophilic stress to aging / P. Zimmiak // *Free Radical Biology and Medicine*. – 2011. V. 51. – 1087-1105.