

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ» Институт
фундаментальной биологии и биотехнологии Кафедра водных и
наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ М. И. Гладышев
подпись
«_____» _____ 2017 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

060301.10- Биология

Различия жирнокислотного состава пищи и мышечной ткани некоторых
видов рыб средней части Красноярского водохранилища и реки Енисей

Научный руководитель	_____ подпись, дата	<u>доцент, к.б.н.</u> должность, учебная степень	<u>Чупров С. М.</u> фамилия, инициалы
Научный руководитель	_____ подпись, дата	<u>аспирант</u> должность, учебная степень	<u>Рудченко А.Е.</u> фамилия, инициалы
Выпускник	_____ подпись, дата	<u>ББ13-03Б</u> номер группы	<u>Грунина Ю. А.</u> фамилия, инициалы

Красноярск 2017

СОДЕРЖАНИЕ

<u>СОДЕРЖАНИЕ</u>	2
<u>ВВЕДЕНИЕ</u>	Error! Bookmark not defined.
<u>ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</u>	5
1.1 Строение и функции жирных кислот	5
1.2 Содержание и функции полиненасыщенных жирных кислот в гидробионтах	7
1.3 Факторы, влияющие на содержание жирных кислот в рыбе.	10
1.4 Жирные кислоты как биомаркеры.....	Error! Bookmark not defined.
1.5 Биологическая и экологическая характеристика исследуемых рыб. ..	Error! Bookmark not defined.
1.6 Характеристика питания исследуемых рыб	18
<u>ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ</u>	20
2.1 Характеристика района работ.....	20
2.2 Сбор и обработка материалов исследования.....	21
2.3 Подготовка проб для хроматографического анализа	22
<u>ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ</u>	25
3.1 Состав и содержание жирных кислот в мышечной ткани исследуемых рыб.....	25
3.2 Ассимиляция жирных кислот в желудочно-кишечном тракте и мышечной ткани исследуемых видов рыб.....	28
3.3 Пищевая ценность исследуемых рыб в качестве источника длинноцепочечных ПНЖК.....	33
<u>ВЫВОДЫ</u>	35
<u>СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ</u>	37

ВВЕДЕНИЕ

Рыба является важнейшим источником питания для человека. Она содержит незаменимые полиненасыщенные кислоты (ПНЖК). Наиболее важными из них являются эйкозапентаеновая кислота(ЭПК) и докозагексаеновая кислота(ДГК), а также арахидоновая (АРК), линолевая (ЛК) и α -леноленовая (АЛК) кислоты. Многочисленные медицинские исследования подтвердили пользу потребления ЭПК и ДГК, для предотвращения сердечно – сосудистых заболеваний и неврологических расстройств. Употребление этих кислот позволяют снизить риск заболеваний таких как сердечнососудистая патология, диабет, остеопороз, психические расстройства, возрастные заболевания глаз. Международные организации здравоохранения установили норму потребления: 0,5-1 г. ЭПК+ДГК в сутки для профилактики сердечнососудистых заболеваний (Гладышев, 2012).

Проведенные исследования показывают, что состав жирных кислот (ЖК) и их концентрация в разных видах рыб могут отличаться на несколько порядков. На состав и содержание ЖК в рыбах влияют две группы факторов - филогенетические и экологические. К экологическим факторам относятся температура, соленость, давление, репродуктивный цикл, спектр питания. Важным экологическим фактором является питание, поскольку ряд жирных кислот в организме рыб синтезироваться не могут. Рыбы получают эти кислоты с пищей. Поэтому кормовая база будет являться определяющим фактором, влияющим на содержание и состав жирных кислот. Однако, поступающая пища в желудочно-кишечных трактах (ЖКТ) у разных рыб может в разной степени перевариваться и усваиваться. Поэтому, от ассимиляции кислот в ЖКТ рыб зависит и ЖК состав их тканей.

Целью работы являлось изучение состава и содержания жирных кислот в мышечной ткани и в желудочно-кишечных трактах трех видов рыб с разным типом питания из Красноярского водохранилища и р. Енисей.

В задачи исследования входило:

- провести биологический анализ, а также анализ питания исследуемых рыб;
- определить состав и содержание жирных кислот в мышцах сибирского хариуса реки Енисей, плотвы сибирской и леща из Красноярского водохранилища;
- определить и сравнить состав жирных кислот в пищевом комке из разных отделов пищеварительного тракта исследуемых рыб;
- оценить показатели качества исследуемых рыб как источника полиненасыщенных жирных кислот;
- провести анализ литературы по содержанию жирных кислот в мышцах сибирского хариуса, плотвы сибирской, леща и других видов рыб.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Строение и функции жирных кислот.

Жиры – это органические вещества, нерастворимые в воде, но растворимые в неполярных растворителях: ацетоне, спирте, хлороформе. Основную часть липидов составляют жирные кислоты. Молекулы жирных кислот состоят из углеродной цепи, на одном конце которой находится карбоксильная (кислотная) группа (COOH), а на другом – метильная группа атомов (CH₃). Жирные кислоты (ЖК) отличаются друг от друга количеством атомов углерода, а также количеством двойных связей между атомами углерода. Например, стеариновая (октадекановая) кислота, состоит из 18 углеродных атомов и не имеет двойных связей, олеиновая (цис-9-октадеценовая), состоит из 18 атомов углерода, и имеет одну двойную связь на девятом атоме углерода. ЖК в структуре которых нет двойных связей называют насыщенными жирными кислотами (НЖК). В том случае, если в цепи ЖК есть одна двойная связь, то такие кислоты носят название мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК), а если две и более, то полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) (Васьковский, 1997). Многие ПНЖК позвоночные животные синтезировать не могут из-за отсутствия ряда ключевых ферментов. Такие кислоты называют незаменимыми. К незаменимым ПНЖК относятся 18-атомные кислоты семейств n-6 и n-3: линолевая кислота с двумя двойными связями (18:2n-6) и альфа-линоленовая кислота с тремя двойными связями (18:3n-3). Линолевая и альфа-линоленовая кислоты часто обозначаются ЛК и АЛК соответственно. Длинноцепочечные ПНЖК, называемые частично незаменимыми, – это арахидоновая (эйкозатетраеновая) кислота (20:4n-6, АРК), эйкозапентаеновая кислота (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновая кислота (22:6n-3, ДГК). АРК относится к семейству омега-6, а ЭПК и ДГК – к семейству омега-3 (Гладышев, 2012).

ПНЖК являются важным компонентом всех клеточных мембран и влияют на текучесть мембраны и поведение мембраносвязанных ферментов и рецепторов. ПНЖК регулируют широкий спектр функций в организме, включая кровяное давление, свертываемость крови и правильного развития и функционирования мозга и нервной системы. Кроме того, ПНЖК играют роль в регуляции воспалительных реакций за счет производства медиаторов воспаления, называемых эйкозаноидов. Человеческий организм может производить все, кроме двух жирных кислот. Таким образом, линолевая кислота (ЛК, С18:2П-6) (прекурсор из N-серии 6 жирных кислот) и А-линоленовой кислоты (АЛК, С18:3п-3) (прекурсор из N-серии 3 жирных кислот) являются незаменимыми в питании человека; пищевая (н-6) :(н-3) в соотношении 4:1 рекомендуется в качестве нормы (Гладышев, 2012; Taconi et al. 2013).

ЭПК и ДГК в рационе частично заменяют АРК в качестве субстрата эйкозаноидов в клеточных мембранах; это, вероятно, происходит во всех клетках, но особенно это актуально в мембранах эритроцитов, нейтрофилов, моноцитов, а также клеток печени и тем самым подавляет производство N на-6 провоспалительных эйкозаноидов (Гладышев, 2012).

Рекомендуемая средняя суточная доза, установленный уровень на основе наблюдаемой или экспериментально определенной оценки потребления питательных веществ для ДГК составляет 1,6 г/день для мужчин 19-70 лет, и 1,1 г/день для женщин 19-70 лет. Американская Диетическая Ассоциация и диетологи Канады рекомендуют употреблять по 500 мг/день ЭПК+ДГК, по две порции (одна порция составляет 4 унции (112 г) жирной рыбы в неделю. Международное общество по изучению жирных кислот и липидов рекомендует для здоровья сердечно-сосудистой системы минимальное потребление ЭПК+ДГК с 500 мг/день. Вегетарианцам следует употреблять 2-4 грамма АЛК и по 100-300 мг ДГК. Большинство рекомендаций были выданы на основании суммарного содержания ЭПК+ДГК вместе, без конкретных указаний для каждой жирной кислоты.

Таким образом данный показатель является наиболее приемлемым при оценке качества рыбы, как источника этих кислот. (Kris-Etherton et al., 2009).

1.2 Содержание и функции полиненасыщенных жирных кислот в гидробионтах

Значительное количество длинноцепочечных ПНЖК (ДЦ ПНЖК) с 20-22 атомами углерода, ЭПК и ДГК, могут быть синтезированы некоторыми водорослями, протистами, грибами, мхами и бактериями. В отличие от них, наземные высшие растения не обладают способностью синтезировать длинноцепочечные n3 ПНЖК, такие как ЭПК и ДГК. Среди первичных продуцентов в биосфере, микроводоросли, и, в частности, диатомовые водоросли, криптофиты и динофиты, могут синтезировать большое количество ЭПК и ДГК в расчете на единицу углерода в их биомассе. (Гладышев, 2012)

Таким образом водоросли, как морских, так и пресноводных водоемов, являются основным источником этих двух длинноцепочечных ПНЖК в биосфере. Водоросли являются основным источником питания диетического происхождения для многих наземных животных. Среди первичных продуцентов в биосфере микроводоросли, так же диатомовые водоросли, криптофиты, динофиты могут синтезировать ЭПК и ДГК. Водоросли синтезируют более половины всего объема первичной продукции в биосфере. Цианобактерии (синезеленые водоросли) содержат ЖК с углеродными цепями не более 18 атомов. Некоторые цианобактерии, например, виды р. *Anabaena*, могут содержать до 3-8% полиеновых 16:2 и 16:3 кислот. Таким образом, наиболее характерные ЖК цианобактерий следующие: 16:0, 16:1n7, 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:3n-6 (Сущик, 2008). Характерными ЖК эукариотических зеленых водорослей (*Chlorophyta*) являются С18 ПНЖК: 18:3n-3, 18:2n-6, 18:4n-3. Из моноеновых С16 ЖК в основном синтезируются 16:1n-9, 16:1n-13(Сущик, 2008; Makhutova et al. 2013). Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) характеризуются повышенным содержанием 14:0, 16:1n-7, а

также специфических С16 ПНЖК семейств n-7, n-4, n-1. Содержание С18 ПНЖК в диатомовых водорослях очень низкое. Характерной длинноцепочечной ПНЖК диатомовых водорослей считают незаменимую ЭПК (от 3 до 30% от суммы ЖК) (Сущик, 2008).

Фотосинтезирующие и нефотосинтезирующие виды отдела эвгленовых (Euglenophyta) различаются по составу ЖК. У первых заметно больше содержание линолевой и линоленовой кислот в хлоропластах. Для эвгленовых водорослей характерно относительно высокое содержание С20 ПНЖК (арахидоновой – до 10 %), также присутствуют 22:5, 22:6, 20:5n-3 и С16 ПНЖК. (Сущик, 2008). Динофитовые водоросли (Dinophyta) содержат 16:0, 18:1n-9, и 22:6n-3, большое количество 18:4n-3, 20:5n-3, редко присутствуют С16 ПНЖК. Содержание ДГК у пресноводных видов составляло 11 – 15%, а у морских динофитовых – до 30 – 38% от суммы ЖК. Также у морских видов часто находят кислоту 18:5n-3 (до 11% от суммы ЖК), а у пресноводных эта кислота встречается редко и в меньших количествах (Сущик, 2008; Makhutova et al. 2013).

В составе ПНЖК у золотистых водорослей (Chrysophyta) доминируют 18:4n-3 и 20:5n-3, встречаются в небольших количествах 18:3n-3, 18:3n-6, 22:5n-6, 22:6n-3. Золотистые микроводоросли могут синтезировать значительные количества кислот семейства n-3 и n-6. КRYPTOFITOVЫЕ (Cryptophyta) отличаются повышенным содержанием таких кислот, как 18:3n-3, 18:4n-3 (Сущик, 2008).

Вклад бактерий в продукцию ПНЖК в океанах считается сравнительно незначительным в глобальном масштабе. А среди наземных производителей, только некоторые виды почвенных водорослей и лишайников потенциально могут способствовать производству ЭПК и ДГК (Гладышев, 2012).

В водных экосистемах, высоко ненасыщенные жирные кислоты (ВНЖК), произведенные водорослями, передаются первичным потребителям – зоопланктону и зообентосу. Зоопланктон и зообентос имеют несколько

трофических уровней, т.е. плотоядные животные потребляют ненасыщенные жирные кислоты вместе с пищей (Ahlgren et al., 2009).

Состав ЖК может отличаться у разноразмерного зоопланктона. Так исследования показали разницу в составе и содержании ЖК в микро- мезо- и макро- зоопланктоне. С ростом размера зоопланктона росла концентрации АРА, ЭПК и ЛК. Концентрации АЛК и ДГК увеличивались от микрозоопланктона к мезозоопланктону, но уменьшались у макрозоопланктона (Kainz et al., 2004).

Липиды являются важным источником метаболической энергии для роста, размножения и плавания рыб, и, таким образом, содержание липидов может быть показателем качества пищевых продуктов.

Рыбам, как и всем другим позвоночным требуются ненасыщенные жирные кислоты: (ПНЖК) из n-3 и n-6 серий для нормального роста и развития, включая размножение. ЭПК и АРК являются предшественниками биологически активных эйкозаноидов, которые являются жизненно важными компонентами клеточных мембран и играют динамичную роль в содействии заключения и контролировании широкого спектра клеточной активности. Концентрация ДГК у позвоночных особенно высока в нервных тканях, таких как мозг, сетчатка глаза, слуховые и обонятельные нервы. АРК и ЭПК являются преимущественно включены в структурные липиды фосфолипидов клеточных мембран. Кроме того, АРК и ЭПК являются важными предшественниками гормоноподобных эйкозаноидов, которые модулируют и регулируют множество функций в клетках, например, кровообращение, железистую секрецию и гладкомышечное сокращение (Tocher, 2003; Ahlgren et al., 2009).

Важность диетических омега-3 ПНЖК, влияющих на закономерности развития половых желез, качество яиц и уровень липидов, плодовитость, отрождение личинок и выживаемость отмечалась рядом авторов в основном по отношению к самкам рыб. Высокие уровни 16:0, 18:1n-9, 20:4n-6 20:5 n-3 и 22:6n-3 накапливаются в мужских и женских гонадах между ноябрем и

мартом, это демонстрирует важность этих жирных кислот во время созревания половых желез (Vasconi et al., 2015).

Исследования показывают, что если диетические уровни ДГК являются высокими, то существует необходимость повышения пищевой ЭПК для улучшения роста мальков, их выживаемости, стрессоустойчивости и поддержания толерантности к температурным условиям среды. Например, ЭПК, присутствующая в объектах питания личинок рыб усиливает развитие мозга и глаз. Эйкозаноиды и простагландины являются жизненно важными для воспроизводства, функционирования гормона стресса, и осморегуляции у рыб. Увеличение скорости плавания личинок рыб может быть связано с содержанием ДГК и АРК. Для взрослой рыбы важно образование эйкозаноидов, которые регулируют качество икры через синхронизацию овуляции и нереста, тем самым препятствуя чрезмерному созреванию яйцеклеток (Ahlgren et al., 2009).

Пищевой дефицит ПНЖК приводит к ряду проблем в организме рыб: снижается устойчивость к гипоксии, нарушается зрение, и снижается успех нагула при низкой интенсивности света, и, в конечном счете, снижаются темпы роста, размножения и выживание рыб (Tocher, 2003).

1.3 Факторы, влияющие на содержание жирных кислот в рыбе.

Качественное и количественное содержание ЖК в тканевых липидах тех или иных видов рыб и их пищевых объектов зависит от ряда физиологических и трофоэкологических факторов среды.

Корреляция между температурой и жирнокислотным составом липидов проходит через всю пищевую цепь рыб и выражается в увеличении ненасыщенности липидов при более низких температурах. Из литературы известно, что в условиях низких температур у холодноводных рыб в составе отдельных фосфолипидов повышается уровень моноеновых 18:1 ЖК, что указывает на их важную роль при температурных адаптациях (Гладышев,

2012). Как показано в других исследованиях, низкая температура среды способствует увеличению степени ненасыщенности липидов, в частности – 22:6n-3 ЖК в местах локализации мембраносвязанных ферментов. Рядом исследователей показано, что рыбы холодных вод содержат больше кислот семейства n-3, которые удовлетворяют их потребность в незаменимых жирных кислотах в большей степени, чем n-6 и n-9 ЖК, уровень которых больше у рыб из теплых вод (Litzowetal., 2006; Xueetal., 2012). Согласно ряду работ, одна из основных функций 22:6n-3 и других ПНЖК состоит в термостабилизации «липидной рубашки» встроенных в мембрану ферментов, способствующей поддержанию условий их оптимального функционирования. В арктических водах в составе фитопланктона доминируют диатомовые водоросли и динофлагелляты. В первой группе водорослей жирные кислоты представлены, в основном, 16:1n-7 и 20:5n-3, во второй – 18:4n-3 и 22:6n-3 ПНЖК, которые являются биомаркерами этих водорослей.

Имеются сведения, что с увеличением глубины обитания рыб повышается относительное содержание 18:1 ЖК в составе липидов, а также показатель соотношения моноеновых и полиеновых ЖК. Так же обнаружено, что антропогенное загрязнение вызывает снижение запасов незаменимых ПНЖК в биомассе верхних звеньев трофической цепи речной экосистемы (Гладышев и др., 2012б).

Другим фактором, влияющим на уровень ПНЖК в липидах рыб, является естественная подвижность рыб, причем воздействие его менее значительно, чем температурные вариации. По мнению ряда авторов, самой метаболически активной из полиеновых кислот является докозагексаеновая 22:6n-3 ЖК, ее называют «кислотой адаптации». Увеличение количества 22:6n-3 ЖК в липидах мышц рыб некоторые ученые связывают с усилением двигательной активности. Поэтому хищные рыбы часто содержат ДГК в больших количествах, чем мирные травоядные рыбы (Сущик, 2008).

Среди факторов, влияющих на состав ЖК, филогенетический фактор остается самым обсуждаемым. Разница в содержании ЖК в тканях рыб разных систематических групп может составлять несколько десятков порядков (Gladyshev et al., 2013). Так, например, сиговые рыбы содержат гораздо большее количество ПНЖК, чем карповые или окуневые (Гладышев, 2012). Помимо межвидовых различий выделяют так же и внутривидовые различия. Такие колебания содержания ЖК в тканях рыб одного вида связывают в первую очередь с полом, возрастом, размерами и репродуктивными циклами (Luzzana et al., 1996; Iverson et al., 2002; Vasconi et al., 2015). Так, например, в исследовании Iverson et al. (2002) отмечалось зависимость содержания ряда ЖК в мышечной ткани *Thaleichthy pacificus* от размера исследуемых особей. Однако, чаще всего, наибольшее влияние на состав ЖК в мышцах рыб оказывают сезонные изменения, связанные прежде всего с репродуктивным циклом. В течение года в зависимости от стадии зрелости идет перераспределение ЖК между соматическими и генеративными тканями рыб. Например, большое количество ДГК накапливается в икре к моменту нереста, поскольку эта кислота необходима для формирования нервной ткани личинок рыб и их дальнейшего выживания (Luzzana et al., 1996; Vasconi et al., 2015). Различия в составе ЖК в тканях самцов и самок вызваны теми же причинами (Perez et al., 2007).

Большое значение имеет так же тип экосистемы, в котором обитает рыба. Большие различия в составе ЖК и содержании ПНЖК отмечаются для рыб из пресноводных и морских экосистем. Так, например, по данным Steffens (1997), липиды морских видов рыб характеризуются низким уровнем ЛК (18:2n-6) и АЛК (18:3n-3), а также высоким уровнем ДЦ-n3-ПНЖК. ЭПК (20: 5n-3) и ДГК (22: 6n-3), которые являются преобладающими n-3 ЖК. По сравнению с морскими рыбами, пресноводные рыбы обычно содержат более высокие уровни С18 ПНЖК, но и существенные концентрации ЭПК и ДГК. Кроме того, состав жирных кислот пресноводных рыб характеризуется высокой долей n-6 ПНЖК, особенно линолевой кислоты и арахидоновой

кислоты. Поэтому отношение общих n-3 и n-6 ЖК для пресноводных рыб значительно ниже, чем для морских рыб. Однако, в отличие от морских рыб, пресноводные рыбы могут вставлять двойные связи и удлинять углеводородную цепь больших количеств пищевых C18 n-6 и n-3 ПНЖК до C20 и C22 ПНЖК (Steffens, 1997).

Еще одним фактором, влияющим на состав ЖК является трофность водоема. Чаще всего в исследованиях отмечается, что все группы ЖК в тканях рыб содержатся в олиготрофных озерах в более высоких концентрациях, чем в эфртрофных (Ahlgren et al., 1996).

Однако при всем этом, филогенетические факторы, трофность водоема и его соленость влияют на состав ЖК не напрямую, а через состав кормовой базы. Основным источником, определяющим спектр ЖК липидов рыб, является жирнокислотный состав организмов предыдущих трофических уровней. Состав ЖК тканей рыб напрямую отражает их спектр питания, в особенности отдельные ЖК, которые называют биомаркерными. Такие кислоты часто используют при изучении трофических сетей в водных экосистемах (Гладышев и др., 2012в; Vasconi et al., 2015).

Существуют множество исследований, подтверждающих сильное и прямое влияние кормовой базы рыб на их ЖК состав как в диких популяциях, так и в аквакультуре (Lund et al., 2012; Sargent et al., 1999; Steffens et al., 2007; Turcini et al., 2013) Так, в исследовании Heissenberger et al. (2010) отмечено прямое влияние состава пищи на гольца, кумжу и радужную форель, которые обитали в разных экосистемах и имели различную кормовую базу (Heissenberger et al., 2010). В свою очередь состав кормовой базы будет меняться в течение сезона, за счет исчезновения и появления в экосистеме разных видов, отличающихся жизненными циклами и зависящими от температуры (Daly et al., 2010; Hernández et al., 2013). Кроме того, даже морфология водоема и распределение гидробионтов в этом водоеме (бентосные, литоральные пелагиальные виды) будут оказывать

влияние на кормовую базу и доступность компонентов пищи для рыб (Elorenta et al., 2013).

Таким образом, на состав и содержание ЖК в тканях рыб будут действовать одновременно несколько факторов. При этом зачастую выделить силу влияние того или иного фактора достаточно сложно. Наибольший упор в таких случаях делается на кормовую базу, которая связана и с физическими и с некоторыми филогенетическими факторами.

1.4 Жирные кислоты как биомаркеры

Жирные кислоты используются как биомаркеры многими авторами. Наиболее популярные маркерные жирные кислоты представлены в таблице 1.

Таблица 1. Наиболее часто применяемые биомаркерные жирные кислоты.

Организмы	Кислоты	Источник
Диатомовые водоросли	16:0, 16:1n-7, 20:5n3	(Brown et al. 1997; Napolitano 1999)
Зеленые водоросли	16:1n-9, 18:2n-6	(N.N. Sushchik , 2003)
Цианобактерии	18:3n-3	(Brown et al. 1997; Napolitano 1999)
Динофитовые водоросли	22:6n-3	(N.N. Sushchik , 2003)
Бактериопланктон	15-17 РЖК, 15:0, 17:0, 18:1n-7	Napolitano, G.E., 1999.
Моллюски	20:1n-13, 20:1n-11	(N.N. Sushchik , 2003)
Гаммарусы	21:5n-3	(N.N. Sushchik , 2003)
Копеподы	20:1n-9	(N.N. Sushchik , 2003)
Аллахтонное вещество	20:4n-6	(N. Sushchik, 2010)

1.5 Биологическая и экологическая характеристика исследуемых рыб

Одним из объектов исследования является плотва сибирская *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas, 1776) – одна из наиболее распространенных и многочисленных рыб в бассейне Енисея. От других карповых рыб отличается

золотисто-оранжевыми радужинами глаз с красным пятнышком сверху. Тело у нее продолговатое, сжатое с боков, покрытое крупной циклоидной чешуей. Бока и брюшко плотвы серебристые, спинка зеленоватая или темно-бурая. Спинной и хвостовой плавники серые, брюшные и анальный – красноватые. Окраска тела меняется в зависимости от возраста и места обитания.

Плотва избегает мест с холодной, быстрой водой и илистым грунтом, предпочитая чистые и глубокие места со спокойной и теплой водой, с песчано- илистым, каменистым либо глинистым дном. Её можно встретить около затопленных кустов, коряг, среди зарослей водной растительности вблизи от берега.

Ведет оседлый образ жизни, осенью с наступлением холодов, плотва образует стаи и постепенно передвигается к глубоким местам, где пребывает до весны, лишь изредка (в оттепели) выходит на мелководья. С прибытием талых вод плотва покидает места зимовки и собирается в стаи перед устьями рек, в которые поднимается для нереста.

Нерест плотвы начинается в конце мая и продолжается в июне. Его начало и конец зависят от климатических условий. В Красноярском водохранилище плотва выметывает икру около берега, на затопленную водой прошлогоднюю растительность (залив Сыда)

В водоемах бассейна Енисея плотва достигает длины 32 см и массы 760г (р. Турухан). Обычно плотва имеет длину 17- 22 см и массу 120 – 240г. Продолжительность жизни до 16- 17 лет. (Вышегородцев и др.,2002).

Плотва питается разнообразной пищей. Основу питания плотвы составляют брюхоногие моллюски и водоросли. Довольно часто в желудках плотвы встречаются личинки ручейников, поденок, хирономид и высшая водная растительность. Характер питания плотвы во многом зависит от типа водоема и сезона года. В одних случаях (летом и на юге) она потребляет в большей степени растительные корма, а в других – животные (осенью и на севере). Зимой продолжает питаться, хоть и не так активно. Плотва является

пищевым конкурентом лещу, пеляди, хариусу, тугуну и другим ценным рыбам (северные водоемы края). (Вышегородцев и др., 2002).

Следующим объектом исследования был лещ восточносибирский *Abramis brama* (Pallas, 1776) широко распространен. Южная граница его ареала – Саяно-Шушенское водохранилище, а северная – Полярный круг.

Лещ живет в водоемах с замедленным течением или стоячей водой. Излюбленные места обитания – омуты, заливы, глубокие ямы у крутых берегов с глинистым, реже песчаным, слегка заиленным дном, травянистые и илистые заводи. Иногда выходит на стремнины, не избегая при этом и каменистого дна.

Небольшие стаи леща осенью объединяются и собираются на зимовальных ямах. Плотность заселения ям порой бывает значительной. Весной разбиваются на более мелкие стаи и устремляются на мелководья, в прибрежную зону для откорма, восполняя растроченный за зиму запас питательных веществ, необходимый для обеспечения хода нерестового процесса, поскольку в период нереста лещ не питается.

Ведет оседлый образ жизни, осуществляя небольшие передвижения, связанные с размножением, нагулом и зимовкой. Начало нереста определяется степенью зрелости половых продуктов, необходимыми метеорологическими условиями, а также наличием качественного нерестового субстрата. В теплые ранние весны нерест начинается в начале июня и заканчивается через 10 – 15 дней, в холодные весны начало нереста сдвигается на конец июня и растягивается до 20 дней.

В Красноярском водохранилище лещ достигает длины 0,5 м и массы 3 – 4 кг, но обычно он значительно мельче – до 1 кг.

Питается лещ личинками хирономид, моллюсками, червями. Не отказывается и от растительной пищи. В рационе питания личинок основу составляют планктонные организмы: коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные. На последующих этапах развития донная фауна преобладает в

питании леща. В Красноярском водохранилище лещ питается и зимой, но не так интенсивно, как летом.

Третьим объектом исследования является хариус сибирский *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) – пресноводная рыба подсемейства хариусовидных семейства лососевых. Тело у него брусковатое, упругое, плотное, несколько сжатое с боков. Спина его оливково-зеленоватого цвета, испещрена мелкими темными пятнышками, бока светло-серые, брюшко серебристое. Грудные и брюшные плавники красные или желтые, анальный – фиолетовый. Обитает в быстротекущих реках с чистой, холодной водой. Предпочитает преимущественно участки реки, где ямы чередуются с перекатами. Обычно держится небольшими стайками, главным образом на перекатах и порожистых участках реки с каменистым и галечным дном. В озерах обитает на каменистых, реже песчаных отмелях. В небольших речках предпочитает стоять у дна, поднимаясь в поверхностные слои только за проплывающей добычей (Вышегородцев и др., 2002)

Крупные рыбы ведут одиночный образ жизни, а мелкие держатся небольшими группами. Хариус - оседлая рыба, оставляет свои излюбленные места охоты только на время размножения и зимовки. В стаи собирается только во время нереста. На зиму хариус уходит на более глубокие места, где в течение зимы активно питается. Основной пищей являются наземные и водные беспозвоночные, водоросли, может хищничать, поедая мелкую рыбу и икру других рыб. Также поедает червей, ручейников, поденок, стрекоз, комаров, слепней, мух. Например, у молоди хариуса длиной менее 5 см в пищевом рационе воздушный корм составляет до 70%, а зоопланктон - всего 1,5% (Вышегородцев и др., 2002).

Половой зрелости хариус достигает на втором - третьем году жизни. Озерный хариус мечет икру в озере либо выходит во впадающие в него реки, выбирая подходящие места для нереста. Речной хариус откладывает икру в

районе своего обитания или поднимается в верховья мелких рек и ручьев. После нереста озерный хариус скатывается обратно в озеро или задерживается в реке до осени, а речной, после нереста сразу уходит с нерестилищ на места своего постоянного пребывания. Нерестится хариус вскоре после ледохода, при температуре воды 5-11 °С, обычно через 6-9 дней после нереста щуки. Самка откладывает икру в один прием на каменисто-галечниковых перекатах, на быстром течении. Икра крупная, до 3 мм в диаметре. Нерест в течение жизни неоднократный. Плодовитость хариуса составляет от 1 до 12,6 тыс. икринок. Самцы крупнее самок, они охраняют нерестилища, отгоняя незрелых самок и других самцов. В период нереста у самцов появляется брачный наряд, задняя часть спинного плавника увеличивается. Во время нереста самец создает спинным плавником завихрения воды, способствуя лучшему перемешиванию икры и молока и обеспечивая тем самым качественное и быстрое оплодотворение. Значительных промысловых скоплений в Енисее не образует. Основной промысел осуществляется в озерах. Эксплуатация запаса хариуса осуществляется промысловыми организациями, рыбаками-любителями и браконьерами, причем потребительский вылов значительно превышает промышленный. Высокая степень эксплуатации в условиях усиливающегося антропогенного воздействия явилась основным фактором, вызвавшим значительное падение численности хариуса в реках и озерах бассейна Енисея (Вышегородцев и др., 2002).

1.6 Характеристика питания исследуемых рыб

Особый интерес для моей работы представляет характеристика питания рыб. Трофические уровни исследуемых рыб позволят оценить разные трофические маркеры ПНЖК в процессе усваивания пищи.

В. В. Фефелов и др. (2013) в своей статье «Сибирская плотва реки Ишим» утверждают, что плотва является относительно пластичным видом рыб, в её питании присутствует водная растительность, зоопланктон и зообентос, однако в основном она потребляет в пищу растительные объекты, в частности нитчатые водоросли. В целом, состав питания зависит от обеспеченности определенным видом корма (В. В. Фефелов, 2013)

А.А. Вышегородцев и др. (2006) в статье «Рыбы и паразиты озера Инголь» утверждают, что по характеру питания плотва оз. Инголь является типичным эврифагом. Основными объектами питания служат харовые, диатомовые и сине-зелёные водоросли (80-100%). В отдельных случаях желудки были наполнены исключительно харовой водорослью *Charalocuples Holerb.* Следует также отметить, что у трети (33%) исследованных рыб в составе пищи обязательно присутствовали копеподы. Присутствующие в пищеварительном тракте хирономиды, олигохеты и кладоцеры отмечены единично как по частоте встречаемости, так и по массе. Это свидетельствует о том, что бентосные организмы потребляются плотвой редко, предпочтение отдается либо планктонным формам, либо плавающим остатками харовых водорослей (А.А. Вышегородцев, 2006)

В Красноярском водохранилище при анализе желудков были обнаружены остатки моллюсков, водорослей, а также личинок ручейников, поденок, хирономид. Питание плотвы зависит от водоема и сезона года.

Никитенко и др. (2014) в статье «Питание леща Чограйского водохранилища» отмечают, что питание леща зависит от возраста, например, сеголетки леща питаются копеподами, с двухлетнего возраста питаются кладоцерами, основу питания трехгодовалых составляют ветвистоусые (82,4%), в возрасте от 3 до 5 лет потребляют личинок хирономид, ручейников, растительности и детрит (Никитенко Е. В., 2014)

Ю.М. Коломин (2014) отметил, что лещ является бентофагом. Основную роль в питании играют моллюски, личинки хирономиды, олигохеты (в меньшей степени), личинки насекомых (жуков, ручейников).

В Красноярском водохранилище, при анализе желудков леща, были обнаружены, личинки хирономид, моллюски, детрит, так же встречалась растительная пища. (Коломин Ю. М.,2014)

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Характеристика района работ

Объектами исследования являлись: сибирский хариус – *Thymallus arcticus*(Pallas, 1776), сибирская плотва - *Rutilus rutilus lacustris*(Pallas, 1814), лещ - *Abramis brama* (Linnaeus, 1758).

Отлов рыбы производился в верховьях р. Енисей (район с. Шушенское) и Красноярском водохранилище. Красноярское водохранилище создано путем сооружения плотины в среднем течении р. Енисей расположенное на территории Красноярского края и Республики Хакасия. Водохранилище предгорное, долинного типа, площадь его водосбора в створе гидроузла составляет 289 тыс. км², из которых акватория водохранилища занимает 2 тыс. км². Длина водохранилища, вытянутого в меридиональном направлении, составляет 350– 470 км, средняя ширина – 5,8 км, максимальная – 15 км, средняя глубина – 36,7 м, максимальная (у плотины) – 105 м. На водоеме происходит значительная сработка уровня (до 19 м). (Чугунова Ю.К., 2012). Предгорный характер рельефа окружающей территории обуславливает морфометрические особенности ложа водохранилища. Мелководья и заливы водохранилища при НПУ составляют 15% площади его акватории. Глубоководная зона (от 10 м) занимает более 83% поверхности водохранилища. Площадь мелководий (до глубины 3 м) небольшая и не превышает 5–6% (Савкин В.М.,2000; Космаков И.В., 2001). Недостаток мелководий, являющихся местом воспроизводства и кормовыми угодиями молоди рыб, определяет невысокую рыбопродуктивность водохранилища (8–11 кг/га). Енисей – одна из крупнейших рек России. Образован слиянием двух рек Бий – Хем (Большой Енисей) и Каа – Хем (Малый Енисей) вблизи от г. Кызыла, в центре азиатского материка. Длина Енисея от места слияния и до устья равна 3487 км. Если считать длину Енисея от истоков Большого Енисея, то его длина составит 4092 км (Вышегородцев А.А., 2000)

Его основные притоки – Ангара, Нижняя Тунгуска, Подкаменная Тунгуска, Мана, Большой и Малый Енисей, Хемчик, Абакан, Кан (Вышегородцев А.А., 2000).

В верхнем течении Енисея наиболее крупными притоками являются Мана(457 км), Абакан(514 км) и Туба (119 км), образованная слиянием рек Казыра и Амыла. Характер рек однотипный, в верхнем течении это горные реки, с быстрым течением, узкими долинами со скалистыми берегами, порогами и перекатами, с каменисто-галечным грунтом. После выхода на равнину реки приобретают равнинный характер, появляются рукава, протоки течение становится плавным, спокойным. Водный режим характеризуется весенне-летним половодьем, что связано с таянием ледников в горах. Полное замерзание рек происходит во второй половине ноября, а их вскрытие во второй половине апреля. Основная причина отсутствия высшей водной растительности в верхнем течении заключается в своеобразии гидрологического режима рек - преобладании каменисто-галечных грунтов, низких температур и сильного течения (Вышегородцев А.А., 2000)

2.2 Сбор и обработка материалов исследования

Отлов особей хариуса проводился в конце мая – июне 2015 г. В р. Енисей хариус отлавливался на крючковую снасть, рыба замораживалась и доставлялась в лабораторию. Всего было выловлено 15 экземпляров. Весь улов подвергался биологическому анализу (Правдин, 1966), при котором измерялась абсолютная длина, длина тела до конца чешуйного покрова (с точностью до 1 мм), определялась масса с внутренностями и масса без внутренностей (с точностью до 1 г), осматривались внутренние органы с установление пола и стадии зрелости половых продуктов, определялась степень наполнения желудочно – кишечного тракта (ЖКТ), а также жирность по пятибалльной шкале Прозоровской (Правдин, 1966). Для определения

возраста рыбы, на участке тела под спинным плавником, брали чешую, которую позже просматривали под бинокулярным микроскопом МБС-10.

Отлов особей плотвы и леща, осуществлялся посредством жаберных сетей с шагом ячеи 30, 40, 70 мм. Для отобранных рыб проводился биологический анализ по стандартным методикам (Правдин, 1966) (Табл. 2). У отдельных особей рыб проводилось исследование питания, путем вскрытия ЖКТ. Для дальнейшего биохимического анализа от каждой рыба отбиралась проба спинной мышечной ткани около 1 грамма (на 2 см ниже спинного плавника), а также содержимое желудка (начальной части ЖКТ) и заднего отдела кишечника. Пробы фиксировались в растворителе хлороформ: этанол 2:1, и хранились до обработки в морозильной камере.

Таблица 2 –Некоторые биологические показатели исследуемых видов рыб

Параметры	Лещ	Плотва	Хариус
L, см	31,2	26,3	21,8±1,3
Lsm, см	24,88	21,4	19,9±1,1
W, г	325,964	178,286	94,7±3,6
w, г	298,556	130,964	82,0±2,7
Самцы/Самки	5/0	0/5	6 / 4
Возраст, лет	3 - 4 года	3 - 4 года	2 - 3 года
N, шт	5	5	10

2.3 Подготовка проб для хроматографического анализа

После помещения образцов тканей рыб в растворитель, в качестве внутреннего стандарта добавляется нонадекановая кислота (C19:0). Использовалась концентрация внутреннего стандарта - 1мг/мл. Добавление стандарта осуществляют на первом этапе, чтобы минимизировать ошибки, связанные с потерей количества вещества, при дальнейшей подготовке проб. Кроме того, использование внутреннего стандарта с известной

концентрацией позволяет после газовой хроматографии получить концентрацию отдельных жирных кислот (Гладышев М. И. и др., 2012)

Следующий этап подготовки – экстракция и гомогенизация. Для гомогенизации мышечной ткани и экстракции из не жирных кислот, подготовленные образцы (вместе с растворителем) помещаются в ступку. К образцам добавляются стеклянные бусы, которые помогают механически разрушить ткань. Далее образцы гомогенизируют с помощью пестика. После этого, гомогенату дают отстояться, и сливают растворитель в сухую грушевидную колбу через воронку со слоем NaSO^4 безводного - для удаления воды. В ступку к оставшейся ткани добавляют 2 - 3 мл растворителя (хлороформ: этанол 2:1) и повторяют гомогенизацию еще два раза. В последний раз сливают весь гомогенат вместе с тканью. Ступку промывают растворителем и так же сливают в колбу через воронку. Собранный в колбу растворитель будет содержать смесь липидов и внутренний стандарт (Гладышев М. И. и др., 2012)

Для осуществления на следующем этапе метанолиза жирных кислот, растворитель из пробы выпаривают в вакуумном испарителе до полного исчезновения жидкости и запаха растворителей.

Метанолиз. В колбу с полученными липидами добавляется смесь метанола и H_2SO_4 (40:1) в количестве 600 мкл, а также 3 капли бензола. Смесью омывают внутреннюю поверхность колбы. Реакция метанолиза осуществляется 1,5 - 2 часа на водяной бане при температуре 85 °С. Во время процесса метанолиза происходит переэтерификация ТАГ (триацилглицеринов) и этерификация СЖК (свободных жирных кислот) внутреннего стандарта. На этом этапе из смеси липидов выделяются жирные кислоты. Получившиеся МЭЖК (метиловые эфиры жирных кислот) будут идентифицироваться на газовом хроматографе (Гладышев М. И. и др., 2012)

Для выделения МЭЖК из раствора, в колбы добавляют 2 мл дистиллированной воды и 3 мл гексана в качестве растворителя. Колбу хорошо встряхивают, и проводят разделение органической и неорганической

фазы в стеклянной колонке. Для этого пробу сливают в колонку, добавляют воды, и сливают нижний неорганический слой. Оставшийся органический слой еще раз промывают водой (для удаления реактивов метанолиза), и вновь сливают нижний слой. Органический слой сливают в новую колбу через воронку с NaSO_4 . Далее проводят выпаривание растворителя (гексана). Готовую пробу хранят в морозильной камере до хроматографии (Гладышев М. И. и др., 2012)

Для сравнения трех выборок используется мультивариантный анализ ANOVA). При сравнении используется критерий Фишера и уровень достоверности, значение Р, которое не должно быть не меньше 0,05, 95%.

ВЫВОДЫ

1. В спектре питания сибирского хариуса реки Енисей отмечены бокоплавы, личинки ручейников, поденок и веснянок, а так же хирономиды. В кишечных трактах леща и плотвы из Красноярского водохранилища были обнаружены переваренные остатки пищи и компоненты идентификация которых была затруднительна.
2. Анализ состава жирных кислот позволил обнаружить в сети питания плотвы аллохтонное вещество, у леща - бактериопланктон, зеленые водоросли и цианобактерии, у хариуса - диатомовых водоросли.
3. В кишечных трактах плотвы была отмечена избирательная ассимиляция кислот, маркеров диатомовых водорослей (20:5n-3) и цианобактерий (18:2n-6). В кишечниках леща хорошо ассимилировались некоторые кислоты диатомовых водорослей (20:5n-3) и бактериопланктона (15:0, 15-17 РЖК). В желудочно-кишечных трактах хариуса отмечена избирательная ассимиляция кислот диатомовых и зеленых водорослей (20:5n-3, 18:3n-3 и 18:4n-3), цианобактерий (18:2n-6) и аллохтонного вещества (20:4n-6).
4. Концентрация ЭПК + ДГК плотвы сибирской составила $1,26 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, для леща – $0,97 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, для хариуса сибирского – $3,94 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. Исходя, из проведенных нами исследований можно считать, наиболее, биохимически ценной рыбой для питания человека - хариуса сибирского, а наименее ценной рыбой – леща.

1. СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АЛК - альфа-леноленовая кислота

АРК - арахидоновая кислота

ДГК - докозагексаеновая кислота

ДЦ ПНЖК - длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты

ЖКТ - желудочно-кишечный тракт

ЖК - жирные кислоты

ЛК - линолевая кислота МНЖК -

мононенасыщенные жирные кислоты МЭЖК -

метиловые эфиры жирных кислот НЖК -

насыщенные жирные кислоты ПНЖК -

полиненасыщенные жирные кислоты ЭПК -

эйкозапентаеновая кислота

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Ahlgren, G. Fatty acid content of some fresh water fish in lakes of different trophic levels-a bottom-up effect? / Ahlgren, G., Sonesten, L., Boberg, M., Gustafsson, I. B. // *Ecol. Freshw. Fish.* - 1996. - № 5ю – P. 15-27.
2. Ahlgren, G., Vrede, T., Goedkoop, W., 2009. Fatty acid ratios in freshwater fish, zooplankton and zoobenthos – are their specific optima?/Ahlgren, G., Vrede, T., Goedkoop, W.// In *Lipids in aquatic ecosystems*. Edited by M.T. Arts, M. Kainz, and M.T. Brett. - Springer: New York. – 2009. - pp. 147-178.
3. Ahlgren, G., Vrede, T., Goedkoop, W., 2009. Fatty acid ratios in freshwater fish, zooplankton and zoobenthos – are their specific optima?/Ahlgren, G., Vrede, T., Goedkoop, W.// In *Lipids in aquatic ecosystems*. Edited by M.T. Arts, M. Kainz, and M.T. Brett. - Springer: New York. – 2009. - pp. 147-178.
4. 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 // *Mar Biol.* – 2010. - № 157. 0 P. 1975–1987.
5. Elorenta, A. P. Lipid-rich zooplankton subsidise the winter diet of benthivorous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a subarctic lake/ Elorenta, A. P., Mariash H. L., Rautio M., Power M. // *Freshwater Biology.* – 2013. - №58. – P. 2541–2554.
6. Gladyshev, M.I. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land. / Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. //
7. Gladyshev, M.I., Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? / Gladyshev, M.I., Kolmakova, O.V., Tolomeev, A.P., Anishchenko, O.V., Makhutova, O.N.,

Kolmakova, A.A., Kravchuk, E.S., Glushchenko, L.A., Kolmakov, V.I., Sushchik N.N. // *Limnol. Oceanogr.* - 2015a., № 60. - P. 1314-1331.

8. 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. - № 650. – P. 243–254.

9. Hernández, J. Effect of lipid composition of diets and environmental temperature on the performance and fatty acid composition of juvenile European abalone (*Haliotis tuberculata* L. 1758)/ J. Hernández, A. Matus de la Parra , M. Lastra , M. T. Viana // *Aquaculture.* – 2013. - № 412–413. – P. 34–40.

10. Iverson, S. J., Kathryn J. Frost, Shelley L. C. Lang, 2002. Fat content and fatty acid composition of forage fish and invertebrates in Prince William Sound, Alaska: factors contributing to among and within species variability / S. J. Iverson, K. J. Frost, S. L. C. Lang // *Mar EcolProgSer* . – 2002. - Vol. 241. –P. 161–181.

11. 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//*Limnol. Oceanogr.* – 2004. - № 49(5). – P. 1784–1793.

12. Kris-Etherton, P.M. Dietary reference intakes for DHA and EPA. /Kris-Etherton P.M., Grieger J.A., Etherton T.D. // *Prostag. Leukotr. Ess.* - 2009., № 81. - P. 99-104.

13. Litzow, M. A. Climate regime shifts and reorganization of fish communities: the essential fatty acid limitation hypothesis / M. A. Litzow, K. M. Bailey, F. G. Prahl, R. Heintz // *Mar EcolProg Ser.* -2006. – Vol. 315. – P. 1–11.

14. Lund, I. Dietary supplementation of essential fatty acids in larval pikeperch (*Sander lucioperca*); short and long term effects on stress tolerance and metabolic physiology / I. Lund, P. V. Skov, B. W. Hansen // *Comparative Biochemistry and Physiology.* – 2012. - Part A. 162/ - P. 340–348.

15. Luzzana, U. Seasonal variations in fat content and fatty acid composition of male and female coregonid 'bondella' from Lake Maggiore and landlocked shad from Lake Como (Northern Italy) / U. Luzzana, G. Serrini, V. M. Moretti, P. Grimaldi, M. A. Paleari, F. Valfre // *Journal of Fish Biology*. -1996. – Vol. 48. – P. 352–366.
16. Makhutova, O. N Feeding spectra of bivalve mollusks *Unio* and *Dreissena* from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? / Makhutova, O. N, A. A Protasov, M. I Gladyshev, A. A Sylvaieva, N. N Sushchik, I. A Morozovskaya, G. S Kalachova // *Zoological Studies*. - 2013. – Vol. 52:56. – P. 1 – 10.
17. Napolitano, G.E., 1999. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. *In: Arts, M.T., Wainman, B. C. (Eds.), Lipids in freshwater ecosystems*. Springer-Verlag, New York, pp. 21-44.
18. Perez, M.J. Lipid and fatty acid content in wild white seabream (*Diplodus argus*) broodstock at different stages of the reproductive cycle / M.J. Perez, C. Rodriguez, J.R. Cejas, M.V. Martin, S. Jerez, A. Lorenzo // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2007. - Part B 146. – P. 187–196.
19. Sargent, J. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish), / J. Sargent, G. Bell, L. McEvoy, D. Tocher, A. Estevez // *Aquaculture*. –
20. Steffens, W. Influence of nutrition on the lipid quality of pond fish: common carp (*Cyprinus carpio*) and tench (*Tinca tinca*) / W. Steffens, M. Wirth // *J. Aquacult Int.* – 2007. – Vol. 15. – P. 313–319.
21. Steffens, W. Effects of variation feeds on nutritive in essential fatty acids in fish value of freshwater fish for humans / W. Steffens // *Aquaculture*. –
22. Sushchik, N.N., Associating particulate essential fatty acids of the $\omega 3$ family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir. / Sushchik, N.N., Gladyshev, M.I., Makhutova, O.N., Kalachova, G.S., Kravchuk, E.S., Ivanova, E.A. // *Freshwater Biol.* - 2004. - № 49. - P. 1206-1219.

23. 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. Gladysheva, G.S. Kalachova, O.N. Makhutova, A.V. Ageev // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2006. - Part B, № 145. - P. 278–287
24. 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*. -2007. -№ 104. - 3ю1353–1358
25. Taconi, A. G. J. Fish matters: importance of aquatic foods in human nutrition and global food supply. / A. G. J. Taconi, M. Metain // *Reviews in Fisheries Science*. – 2013. – Vol. 21(1). – P. 22–38.
26. Tocher, D.R.. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. / D. R. Tocher // *Rev. Fish. Sci.* – 2003. – Vol. 11. – P. 107–184.
27. Turcini, G. M. Seven fish oil substitutes over a rainbow trout grow out cycle: 1) Effects on performance and fatty acid metabolism / Turcini G. M., Hermon K., Cleveland B. J., Emery J. A., Rankin T., Francis D. S.// *Aquacult. Nutr.* – 2013. – Vol. 19. – P. 82 – 94.
28. Vasconi, M. Fatty acid composition of freshwater wild fish in subalpine lakes: a comparative study./Vasconi, M., Caprino F., Bellagamba, F., Busetto, M.L., Bernardi, C., Puzzi, C., Moretti, V.M. // *Lipids*. - Vasconi, M., Caprino F., Bellagamba, F., Busetto, M.L., Bernardi, C., Puzzi, C., Moretti, V.M., 2015. - Vol. 50. – P. 283-302.
29. Xue, C. Differences in Lipid Characteristics Among Populations: Low-Temperature Adaptability of Ayu, *Plecoglossus altivelis* / C. Xue, M. Okabe, H. Saito // *Lipids*. – 2012. – Vol. 47. – P. 75–92.
30. Васьковский, В. Е. Липиды/ В. Т. Васьковский// *Соросовский научный журнал*. – 1997. - №3. – С. 32 – 37.

31. Вышегородцев А.А. Рыбы и паразиты озера Инголь / А.А. Вышегородцев.- Томск: Вопросы географии Сибири. – № 26, 2006. –148 - 156 с.
32. Вышегородцев, А.А. и др. Практикум по ихтиологии: учебное пособие / А.А. Вышегородцев, Г.Н. Скобцова, С.М. Чупров, И.В. Зуев; Красноярск: Красноярский государственный университет . – 2002б. – 126 с
33. Вышегородцев, А.А., Зуев И.В. Рыбы Бассейна Енисей – Красноярск. – 2002а - 137 с.
34. Гладышев, М.И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М.И. Гладышев. //Journal of Siberian Federal University. Biology.4. – 2012а, № 5. - С. 352-386.
35. Коломин Ю. М. Материалы по биологии леща из водоёмов Северо-Казахстанской области / Ю. М. Коломин. – Казахстан: Северо-Казахстанский государственный университет им. М. Козыбаева, Научный журнал, 2014. – 65 - 68 с.
36. Космаков И.В. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: Кларетианум, 2001. 144 с.
37. Никитенко Е. В. Питание леща Чограйского водохранилища / Е.В. Никитенко. – Вестник Института № 2 (29), 2014. – 57 – 62с.
38. Савкин В.М. Водоохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания // Сибирский экологический журнал. 2000. № 2. С. 109–121.
39. Сущик, Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах / Н.Н. Сущик. //Журнал общей биологии. – 2008, том 69, №4, С .299 – 316.
40. Фефелов В.В. Сибирская плотва реки Ишим / В.В. Фефелов. – Вестник ИГПИ им. П.П. Ершова № 6 (12), 2013. – 106 - 109 с.