

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«Сибирский федеральный университет»



На правах рукописи

Рудченко Анастасия Евгеньевна

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

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание степени кандидата биологических наук

03.02.10 – Гидробиология (биологические науки)

Научный руководитель
доктор биологических наук
Сущик Надежда Николаевна

Красноярск 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. ЗНАЧЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В ОРГАНИЗМАХ РЫБ И ЧЕЛОВЕКА: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1 Классификация и основные биологические функции жирных кислот .	12
1.2 Особенности биосинтеза жирных кислот у позвоночных животных ...	14
1.3 Роль незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в организме позвоночных животных и их метаболический обмен	16
1.3.1 Значение эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот для предотвращения и лечения заболеваний человека	18
1.3.2 Диетологические нормы потребления и пищевые источники эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот для человека	22
1.4 Производство и передача жирных кислот в водных трофических сетях	23
1.4.1 Производство жирных кислот водными первичными продуцентами	24
1.4.2 Передача жирных кислот по трофическим цепям к консументам	27
1.4.3 Изучение трофических цепей водных экосистем методами биохимических маркеров и стабильных изотопов	30
1.5 Особенности накопления жирных кислот в организмах рыб.....	34
1.5.1 Влияние факторов окружающей среды на состав и содержание жирных кислот в рыбах	35
1.5.1.1 Кормовая база	35
1.5.1.2 Температура и соленость воды	37
1.5.2 Роль филогенетических и онтогенетических факторов в формировании жирнокислотного состава рыб	39
1.5.3 Трофический тип водоема как фактор, определяющий состав и содержание жирных кислот у рыб	42
Глава 2. РАЙОНЫ РАБОТ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	46
2.1 Характеристика водоемов	46
2.1.1 Озеро Собачье.....	48
2.1.2 Озеро Круглое.....	48
2.1.3 Озеро Большое.....	49

2.1.4 Красноярское водохранилище	50
2.1.5 Берешское водохранилище	51
2.2 Характеристика видов рыб.....	52
2.3 Отбор и обработка проб	54
2.4 Методы изучения питания рыб.....	55
2.4.1 Изучение питания рыб методом анализа стабильных изотопов углерода и азота.....	56
2.5 Определение состава и содержания жирных кислот в тканях рыб	58
2.5.1 Выделение липидов и трансэтерификация жирных кислот	58
2.5.2 Газовая хроматография, идентификация и количественное определение жирных кислот	59
2.6 Методы статистической обработки.....	60
Глава 3. ВЛИЯНИЕ КОРМОВОЙ БАЗЫ И ЕЕ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В РЫБАХ	61
3.1 Характеристика и сезонные особенности питания рыб в Красноярском водохранилище	63
3.2 Состав и содержание жирных кислот в мышечной ткани рыб с разным типом питания, обитающих в Красноярском водохранилище.....	67
3.3 Динамика состава жирных кислот окуня и плотвы Красноярского водохранилища в течение вегетационного сезона	72
3.4 Пищевая ценность промысловых рыб Красноярского водохранилища как источника незаменимых полиненасыщенных жирных кислот	77
3.5 Резюме	80
Глава 4. ВЛИЯНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА НА СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В РЫБАХ	82
4.1 Состав жирных кислот тканей самцов окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях созревания гонад.....	83
4.2 Состав жирных кислот тканей самок окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях созревания гонад.....	87
4.3 Перераспределение жирных кислот между гонадами, печенью и мышцами самцов и самок окуня на последних стадиях репродуктивного цикла	91

4.4 Влияние стадий репродуктивного цикла на пищевую ценность окуня из Красноярского водохранилища, как источника ПНЖК.....	94
4.5 Резюме	97
Глава 5. СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В РЫБАХ, ОБИТАЮЩИХ В ВОДОЕМАХ С РАЗНЫМ ТРОФИЧЕСКИМ ТИПОМ.....	99
5.1 Кормовая база видов рыб с пластичным пищевым поведением в экосистемах разного трофического типа.....	101
5.2 Состав маркерных жирных кислот в мышечной ткани рыб с разным типом питания, обитающих в водоемах разного трофического типа.....	104
5.3 Влияние трофического типа водоема на пищевую ценность рыб, как источника незаменимых полиненасыщенных жирных кислот для человека	111
5.4 Резюме и перспективы использования результатов	117
ВЫВОДЫ	119
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	121
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	122
ПРИЛОЖЕНИЕ А	152
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	153
ПРИЛОЖЕНИЕ В	154

ВВЕДЕНИЕ

Согласно многочисленным медицинским и эпидемиологическим исследованиям последних десятилетий, полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) являются важнейшими компонентами питания человека. Ключевое значение среди этих соединений имеют длинноцепочечные кислоты омега-3 серии: эйкозапентаеновая (ЭПК) и докозагексаеновая (ДГК). Эти ПНЖК являются предшественниками специфических липидных медиаторов (в том числе – эндогормонов) и предотвращают развитие и помогают в лечении целого ряда болезней, прежде всего - сердечно-сосудистой и нервной систем (Гладышев, 2012; SanGiovanni, Chew, 2005; Bazan, 2009; Wall et al., 2010; Harris et al., 2009; Georgiadi, Kersten, 2012; Tocher, 2015; Zarate et al., 2017). Кардиопротекторные свойства длинноцепочечных омега-3 ПНЖК послужили основой для рекомендаций их потребления с диетой для предотвращения инфарктов и инсультов (Arts et al., 2001; Hulbert et al., 2005). Выявлено значение ДГК, как важнейшего вещества при формировании мембран клеток нервных тканей головного мозга и сетчатки глаза млекопитающих (Гладышев, 2012; Wall et al., 2010; Zarate et al., 2017). В этой связи было предложено ввести нормы потребления ДГК для беременных женщин и детей, для нормального развития нервной системы последних (Ortega et al., 2012; Tocher, 2015). В настоящее время Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) и ряд национальных диетологических организаций рекомендуют потребление от 0,5 до 1 г ЭПК+ДГК на человека в сутки для профилактики развития сердечно-сосудистых и неврологических заболеваний и расстройств (Kris-Etherton et al., 2009).

У человека способность к самостоятельному синтезу длинноцепочечных омега-3 ПНЖК невелика и не обеспечивает физиологических потребностей организма. Поэтому эти соединения

считаются незаменимыми и должны поступать с пищей (Gladyshev et al., 2013).

Среди организмов Биосферы способностью к эффективному биосинтезу длинноцепочечных омега-3 ПНЖК обладают лишь некоторые таксоны микроводорослей (Сущик, 2008). Синтезированные водными продуцентами жирные кислоты (ЖК), включая незаменимые ПНЖК, передаются по цепям питания водным консументам и накапливаются в их биомассе (Sushchik et al., 2006; Gladyshev et al., 2013). Поскольку многие водные продуценты синтезируют жирные кислоты специфического состава, а потребленные ЖК включаются в биомассу консументов не разрушаясь, жирнокислотные профили служат важным трофическим маркером при анализе диеты водных консументов (Nielsen et al., 2018).

Таким образом, для человека главным пищевым источником незаменимых омега-3 ПНЖК является рыба. Накопленный за последние годы массив биохимических данных о разных видах рыб, прежде всего морских, выявил многократные различия в содержании ПНЖК в биомассе и значительную вариацию жирнокислотных профилей рыб (Gribble et al., 2016; Gladyshev et al., 2018). На состав ЖК в биомассе рыб может влиять большое количество как экологических, так и филогенетических и онтогенетических факторов (Chuang et al., 2012; Vasconi et al., 2015). Ключевой группой экологических факторов являются трофические, такие как состав кормовой базы и тип питания рыб, определяющие спектр поглощаемых ЖК (Czesny et al., 2011; Mohammed et al., 2012; Eloranta et al., 2013; Abaad et al., 2016;). В свою очередь некоторые другие факторы, например, температурный и световой режим, могут оказывать не только прямое, но и опосредованное влияние на ЖК состав рыб, определяя сезонные колебания таксономического и биохимического состава пищевых источников (Махутова и др., 2014; Luzzana et al., 1996; Iverson et al., 2002; Mairesse et al., 2006; Fallah et al., 2013).

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

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

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

Целью работы было выявить влияние трофических факторов, таких как состав кормовой базы, тип питания и трофический тип экосистемы, на накопление жирных кислот, включая незаменимые длинноцепочечные ω 3 ПНЖК, в промысловых рыбах, распространенных в водоемах Красноярского края.

Задачи работы:

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

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

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

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

Положения, выносимые на защиту:

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

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

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

Научная новизна

Впервые, на примере ихтиофауны, населяющей крупный мезотрофный водоем Красноярского края, показано, что виды-ихтиофаги отличаются от планкто-бентоядных видов не только составом биомаркерных жирных кислот, но и повышенным содержанием длинноцепочечных ω 3 ПНЖК на единицу массы. Тем самым доказан эффективный перенос незаменимых ПНЖК по трофической цепи экосистемы водоема. Выявлено влияние сезонных изменений кормовой базы на состав и содержание жирных кислот двух видов промысловых рыб, что позволило определить оптимальный период вылова для получения продукции с максимальной пищевой ценностью в отношении содержания ЭПК и ДГК. Установлено, что рыбы с наивысшим содержанием ЭПК и ДГК обитают в мезотрофных водоемах, а не в олиготрофных системах, как считалось ранее.

Теоретическая и практическая значимость

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

Личный вклад автора

Все результаты работы были получены лично автором, либо при его непосредственном участии. Отбор проб осуществлялся совместно с сотрудниками кафедры водных и наземных экосистем Института

фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет». Обработка материала, а также анализ и интерпретация полученных результатов выполнены автором лично.

Апробация работы

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

Публикации

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

Структура и объем диссертации

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

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д-ру биол. наук Н.Н. Сущик за общее руководство при подготовке работы, д-ру биол. наук, проф. М.И. Гладышеву за всестороннюю помощь при проведении исследования, канд. биол. наук О.Н. Кормилец (Махутовой) за помощь в

освоении методик, а также сотрудникам кафедры водных и наземных экосистем Института фундаментальной биологии и биотехнологии ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» за ценные советы и поддержку на всех этапах работы.

Глава 1. ЗНАЧЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В ОРГАНИЗМАХ РЫБ И ЧЕЛОВЕКА: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Классификация и основные биологические функции жирных кислот

Жирные кислоты (ЖК) относят к простым липидам с длинной углеводородной цепью, содержащей функциональную карбоксильную группу атомов (COOH) на одном конце молекулы и метильную (CH₃) на другом. В настоящее время описано более 800 природных ЖК, которые отличаются разным количеством атомов углерода в цепи, количеством и положением двойных связей в молекуле, а также присутствием различных функциональных групп (Васьковский, 1997). ЖК принято делить на насыщенные жирные кислоты (НЖК), в углеводородной цепи которых отсутствуют двойные связи, и ненасыщенные, содержащие в молекуле одну или несколько двойных связей. Жирные кислоты, в молекуле которых есть одна двойная связь, называют мононенасыщенными (МНЖК), а ЖК с двумя и более двойными связями – полиненасыщенными жирными кислотами (ПНЖК) (Lehninger et al., 1993).

Для обозначения жирных кислот используют номенклатурные названия и более краткие цифровые обозначения. Так, ненасыщенная олеиновая кислота обозначается как 18:1n-9. В первую очередь указывается число атомов углерода, далее через двоеточие приводится число двойных связей (в данном случае 18 атомов углерода и 1 двойная связь). Затем, после буквы **n** или символа **ω**, указывается номер углеродного атома, при котором находится ближайшая к метильной группе двойная связь (n-9). В том случае, когда двойных связей в молекуле несколько, указывается положение первой из них (Lehninger et al., 1993). В молекулах большинства ПНЖК природного происхождения все двойные связи располагаются через три атома углерода; если же в молекулах имеются двойные связи, разделенные иным числом атомов углерода, такие ЖК именуют неметилен-разделёнными.

В организме животных и человека ЖК могут присутствовать в свободном виде. Однако большая часть ЖК входят в состав сложных липидов, играющих важную роль в различных метаболических и физиологических процессах. ЖК, в особенности НЖК и ряд МНЖК, играют роль строительных блоков для нейтральных липидов, прежде всего триацилглицеринов (ТАГ) (Васьковский, 1997). В организме млекопитающих ТАГ встречаются в основном в адипоцитах, липопротеинах и липидных каплях в клетках различных органов и тканей (печень, мышцы и т.д.) (Cheng et al., 2006). Благодаря своей химической инертности ТАГ выполняют функцию источника энергии в организме животных и человека, и, при необходимости, легко окисляются, освобождая запасенную энергию в виде молекул АТФ (Васьковский, 1997; Wang et al., 2017). Помимо энергетической функции, ТАГ служат источником биоактивных метаболитов, которые могут функционировать в качестве кофакторов транскрипции и ферментных реакций (Cheng et al., 2006; Rapackova, Cahova, 2015).

Кроме того, ЖК входят в состав полярных липидов, например, фосфолипидов (ФЛ) и гликолипидов. Главная функция ФЛ – структурная, поскольку они являются основным компонентом мембран животных клеток. ЖК в составе ФЛ принимают участие во многих мембран-зависимых метаболических процессах, в том числе и в составе сигнальных молекул (Furse, Shearman, 2018). Отмечено, что жирнокислотный состав ФЛ оказывает сильное влияние на свойства мембран. Так, МНЖК и ПНЖК, благодаря их физико-химическим свойствам, влияют на текучесть мембраны, ее гибкость и толщину, обеспечивая возможность функционирования клеточных мембран при различных условиях среды (Hishikawa et al., 2017). Также необходимо отметить, что некоторые ПНЖК в составе ФЛ являются биохимическими предшественниками для синтеза эндогормонов – эйкозаноидов, регулирующих целый ряд физиологических процессов в организме человека и животных (Lehninger et al., 1993).

1.2 Особенности биосинтеза жирных кислот у позвоночных животных

Биосинтез насыщенных ЖК (липогенез) протекает в цитоплазме клеток различных органов. Источником углерода для биосинтеза новых липидов являются молекулы ацетил-CoA, образованные в митохондриях из углеводов и белков (Tocher, 2003). Синтез ЖК контролируется мультиферментным комплексом - жирнокислотной синтетазой, и требует участия кофермента NADPH (Sargent et al., 1989). Основными продуктами биосинтеза *de novo* в цитоплазме являются насыщенные пальмитиновая (16:0) и стеариновая (18:0) кислоты (Tocher, 2003).

Синтез ненасыщенных длинноцепочечных ЖК происходит путем комбинирования реакций элонгации (удлинения углеводородной цепи) и десатурации (образования двойных связей) (Сущик, 2008). Этот процесс протекает в клеточных микросомах при участии ряда десатураз и элонгаз, наличие которых в различных организмах генетически детерминировано (Tocher, 2003; Гладышев, 2012). При этом молекулы десатураз строго специфичны и вставляют двойную связь в определенное положение углеводородной цепи. К примеру, первая двойная связь, при участии десатуразы $\Delta 9$, размещается между девятым и десятым атомами углерода (от карбоксильного конца молекулы). Следует отметить, что все позвоночные животные имеют активную десатуразу $\Delta 9$ и, следовательно, могут синтезировать ненасыщенные жирные кислоты с двойной связью в положении *n*-9. Из синтезированных в процессе липогенеза пальмитиновой и стеариновой кислот образуются мононенасыщенные пальмитолеиновая (16:1 n -7) и олеиновая (18:1 n -9) кислоты (Tocher, 2003).

Возможность синтеза ненасыщенных жирных кислот с двумя или более двойными связями в растительных и животных организмах определяется наличием соответствующих десатураз (Гладышев, 2012). Так у высших растений и водорослей имеются гены, кодирующие десатуразы $\Delta 12$ и $\Delta 15$, поэтому они могут синтезировать ЖК с двойными связями в положении *n*-6 и

n-3, соответственно (Гладышев, 2012; Tocher, 2003; Gladyshev et al., 2013). В свою очередь, из-за отсутствия данных десатураз, большинство беспозвоночных и все позвоночные животные не могут образовывать омега-6 линолевую кислоту (ЛК, 18:2n-6) и омега-3 линоленовую кислоту (АЛК, 18:3n-3) из 18:1n-9. Поэтому ЛК и АЛК являются незаменимыми ЖК и должны поступать в организм животных с пищей (Tocher, 2003; Bell, Tocher, 2009). С помощью элонгаз и десатураз $\Delta 6$ и $\Delta 5$ незаменимые ЖК могут быть далее преобразованы в физиологически важные C20 и C22 ПНЖК (Tocher, 2003). Эффективность конвертации в значительной степени определяется на генетическом уровне, а также зависит от наличия в рационе животных достаточного количества незаменимых предшественников (Гладышев, 2012). Синтез осуществляется путем последовательного удлинения C18 n-3 и n-6 кислот до C20, C22 и C24 ПНЖК соответственно. После очередного этапа удлинения углеводородной цепи десатуразы $\Delta 5$ и $\Delta 6$ размещают дополнительные двойные связи (Tocher, 2003; Bell, Tocher, 2009). Однако для синтеза кислоты 22:6n-3, вставка последней $\Delta 4$ связи в молекулу происходит не через прямую $\Delta 4$ -десатурацию непосредственного предшественника 22:5n-3, а посредством удлинения до 24:5n-3, которая затем преобразуется десатуразой $\Delta 6$ до 24:6n-3. Последняя ЖК, в свою очередь, преобразуется в 22:6n-3 в пероксисомах путем сокращения углеводородной цепи молекулы (Tocher, 2003). Главными продуктами процесса конвертации у животных является ряд длинноцепочечных ПНЖК, играющих важную роль в метаболических процессах: арахидоновая кислота (АРК, 20:4n-6), эйкозапентаеновая кислота (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновая кислота (ДГК, 22:6n-3). Однако, эффективность конвертации C18 ПНЖК у позвоночных животных может быть низка, составляя 1-15 % (Domenichiello et al, 2015). Поэтому, наряду с незаменимыми ЛК и АЛК, крайне важно поступление в организм с пищей длинноцепочечных ПНЖК, которые также являются незаменимым компонентом питания многих позвоночных животных (Gladyshev et al., 2013).

1.3 Роль незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в организме позвоночных животных и их метаболический обмен

Значительная часть ЖК, включая незаменимые, поступает к животным с пищей. В желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) сложные липиды пищи гидролизуются до свободных жирных кислот (СЖК) и ряда других метаболитов (Budge et al., 2006). Эти продукты проходят через стенку слизистой оболочки тонкого кишечника, трансформируются в ТАГ и транспортируются в виде хиломикронов в различные ткани и органы (Budge et al., 2006). Поступившие в ткань жирнокислотные остатки из липопротеинов либо катаболизируются для получения энергии, либо, в случае избытка, хранятся в качестве запасных липидов в форме ТАГ. Часть ЖК становится материалом для синтеза полярных липидов, таких как ФЛ, выполняющих структурную функцию, или же преобразуется в липидные медиаторы (Budge et al., 2006; Bell, Tocher, 2009).

Незаменимые ЛК и АЛК, поступившие с пищей в организм, не играют явной метаболической роли в организме человека и высших животных, поэтому до 85 % от их массы используется для обеспечения энергетических потребностей организма (Broadhurst et al., 2002). Однако, некоторая их часть, как уже отмечалось, используется в качестве предшественников при синтезе физиологически значимых длинноцепочечных ПНЖК: АРК, ЭПК и ДГК. В свою очередь последние, находясь в составе липидов клеточных мембран, служат предшественниками различных регуляторных и сигнальных молекул (Гладышев, 2012).

АРК и ЭПК являются предшественниками синтеза важнейших эндогормонов – эйкозаноидов (Гладышев, 2012; SanGiovanni, Chew, 2005; Wall et al., 2010). В процессе синтеза, АРК и ЭПК высвобождаются из липидов клеточных мембран действием фермента фосфолипазы (PLA₂). Затем ферменты циклооксигеназа (COX) и липооксигеназа (LOX)

синтезируют из ПНЖК различные эндогормоны. Так, из АРК под действием COX синтезируются простагландины и тромбоксаны второй серии (PG-2 и TX-2, соответственно), а под действием LOX - лейкотриены четвертой серии (LT-4). Из ЭПК, в свою очередь, синтезируются простагландины и тромбоксаны третьей серии (PG-3 и TX-3), а также лейкотриены пятой серии LT-5. Таким образом, синтез простагландинов, тромбоксанов и лейкотриенов разных серий обеспечивается одними и теми же ферментами PLA2, COX и LOX, использующими АРК либо ЭПК в качестве субстрата. В итоге, продукция эйкозаноидов разных серий зависит от соотношения АРК и ЭПК в биомембранах (Гладышев, 2012). Важно отметить, что получаемые из омега-6 и омега-3 ПНЖК эйкозаноиды имеют противоположное физиологическое воздействие на организм, что будет описано ниже.

ДГК также является предшественником эндогормона докозаноида - нейпротектина D1 (Bazan, 2009). Эта кислота имеет особенную стереохимическую пространственную структуру, возникающую вследствие наличия шести двойных связей - молекула почти закручена в спираль. Такая структура позволяет молекуле ДГК, в составе ФЛ мембран сетчатки глаза и нервных волокон, обеспечивать наиболее эффективное восприятие светового сигнала и проведение нервного импульса (Гладышев, 2012; SanGiovanni, Chew, 2005).

Помимо описанных выше метаболитов, длинноцепочечные ПНЖК, согласно последним данным, используются в качестве предшественников синтеза многих других липидных медиаторов, регулирующих метаболические процессы в организме позвоночных животных и человека (Hulbert et al., 2005; Zarate et al., 2017). Поэтому пищевые источники, содержащие длинноцепочечные ПНЖК, могут играть важную роль при лечении и контроле целого ряда заболеваний.

1.3.1 Значение эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот для предотвращения и лечения заболеваний человека

Ключевая роль пищи морского происхождения для профилактики ряда тяжелых заболеваний впервые была выявлена в 70-х годах XX века при эпидемиологических обследованиях населения индустриальных районов и коренных северных народов Дании (Dyerberg et al., 1978). Выдвинутое предположение о благоприятном воздействии высокого содержания длинноцепочечных n-3 ПНЖК (ЭПК и ДГК) в такой пище получило подтверждение во многих многолетних медицинских исследованиях, охватывающих сотни тысяч человек и описывающих влияние приема ЭПК и ДГК на лечение и предотвращение ряда заболеваний и расстройств (Wall et al., 2010). Положительный эффект приема n-3 ПНЖК, как было установлено позже, связан прежде всего с их влиянием на баланс эндогормонов разных серий в организме человека.

Как известно, эйкозаноиды, синтезируемые из ЭПК, а именно TX-3, вызывают расширение кровеносных сосудов и ослабляют агрегацию тромбоцитов, что приводит к снижению артериального давления и тромбообразованию. Эйкозаноиды PG-3 уменьшают воспалительный процесс и боль, а LT-5 ослабляют спазмы бронхов и секрецию слизи. Напротив, эйкозаноиды из АРК (TX-2, PG-2 и LT-4) вызывают сужение кровеносных сосудов, усиливают тромбообразование, запускают воспалительные процессы, а также способствуют проявлению аллергических реакций (Сущик, 2008; Гладышев, 2012; Wall et al., 2010). Учитывая, что синтез гормонов разных серий осуществляется одним и тем же комплексом ферментов, повышение в рационе ЭПК, вследствие конкуренции за циклооксигеназу и липооксигеназу, приводит к снижению синтеза провоспалительных гормонов из АРК, и, в итоге, к положительному терапевтическому эффекту при лечении ряда заболеваний (Wall et al., 2010).

В этой связи, диетологические организации разных стран рекомендуют соблюдать соотношение n-6:n-3 ПНЖК, не превышающее 2:1–3:1 (Davis, Kris-Etherton, 2003). Подобное соотношение ПНЖК, очевидно, имело место в рационе доисторического человека, а также в питании сообществ с натуральным хозяйством (Kyriacou et al., 2016). Вместе с тем, в большинстве развитых стран, соотношение n-6:n-3 в продуктах питания составляет 15:1 – 25:1, в связи с индустриализацией сельского хозяйства и преимущественным производством продуктов питания, богатых n-6 ПНЖК.

Рацион с заметным преобладанием n-6 ПНЖК является одной из причин развития многих сердечно-сосудистых и иных заболеваний, связанных с проявлениями метаболического синдрома (Wall et al., 2010). Поэтому большие усилия разных здравоохранительных организаций направлены на разработку норм потребления длинноцепочечных ПНЖК с целью профилактики и лечения таких болезней.

Наиболее убедительные доказательства благоприятного эффекта потребления длинноцепочечных n-3 ПНЖК были отмечены для заболеваний, связанных с нарушением метаболизма, т.е. аллергических, ревматоидных, аутоиммунных болезней и метаболического синдрома, вызывающих системное воспаление. Так, эффективность потребления высоких доз длинноцепочечных ПНЖК (до 5 г ЭПК+ДГК в сутки) была отмечена при лечении ревматоидного артрита, волчанки, астмы, болезни Крона (Wall et al., 2010; Tocher, 2015). Механизмы, лежащие в основе противовоспалительного эффекта n-3 ПНЖК, помимо конкуренции с n-6 кислотами за циклооксигеназу, также включают: изменение состава ФЛ клеточных мембран и изменение активности ряда провоспалительных факторов ядерной транскрипции (Wall et al., 2010; Zarate et al., 2017). В последние два десятилетия были обнаружены новые виды липидных медиаторов (резолвины и мазарины), синтезируемые из ЭПК и ДГК и имеющие сильное противовоспалительное и иммунорегуляторное действие (Zarate et al., 2017).

Сердечно-сосудистые заболевания (ССЗ) и инсульт являются наиболее частой причиной смерти по всему миру, составляя более 17,3 миллиона смертей в год (Zarate et al., 2017). К настоящему времени опубликовано большое количество работ, раскрывающих ключевое значение n-3 длинноцепочечных ПНЖК для профилактики и лечения ССЗ (De Caterina, 2011; Casula, et al., 2013). Биохимические и физиологические механизмы благоприятного воздействия n-3 ПНЖК основаны на снижении ряда факторов риска ССЗ: снижении уровня холестерина и ТАГ в крови, регуляции артериального давления и работы миокарда, снижении агрегации тромбоцитов, стабилизации атеросклеротических бляшек, снижении синтеза ТАГ в печени, регуляции генов липидного обмена (Harris et al., 2009; Georgiadi, Kersten, 2012; Tocher, 2015; Zarate et al., 2017). Доказано, что потребление от 0.5 до 1 г ЭПК+ДГК в сутки значительно (от 15 до 45 %) сокращает риск смертности от ишемической болезни сердца, коронарной болезни, инфаркта и инсульта, а также способствует нормализации артериального давления и работы желудочков (Arts et al., 2001; Kris-Etherton et al., 2002; Hulbert et al., 2005; Harris et al., 2009).

Благодаря своей уникальной структуре, молекула ДГК в составе фосфолипидов мембран нервных клеток головного мозга и сетчатки глаза участвует в проведении нервного сигнала, поэтому головной мозг и нервные ткани позвоночных животных отличаются повышенным содержанием ПНЖК (Calder, 2016). ДГК, посредством метаболита - нейротектина D1, препятствует синтезу провоспалительных сигнальных молекул и оказывает нейротекторное воздействие (Zarate et al., 2017). Многочисленные исследования подтвердили необходимость достаточного количества ДГК в питании беременных женщин и детей, для развития головного мозга и предотвращения ряда неврологических заболеваний и расстройств у детей (Tocher, 2015). Кроме того, имеется ряд доказательств в пользу улучшения когнитивных и визуальных способностей при повышении содержания ДГК в рационе (Wall et al., 2010; Tocher, 2015). Терапевтическое применение ДГК

позволило добиться успеха при лечении некоторых психологических и поведенческих расстройств, включая синдром дефицита внимания, гиперактивность и депрессию (Harris et al., 2009; Ortega et al., 2012). Большое количество медицинских исследований подтверждает эффективность нормального потребления n-3 ПНЖК для предотвращения нейродегенеративных возрастных заболеваний, таких как деменция, болезни Альцгеймера, Паркинсона, Хантингтона и боковой амиотрофической склероз (Hulbert et al., 2005; Harris et al., 2009; Wall et al., 2010; Tocher, 2015; Zarate et al., 2017).

Изучение влияния потребления ЭПК и ДГК для профилактики и лечения различных видов онкологических заболеваний не показало однозначного эффекта: отмечено как отрицательное, так и положительное воздействие этих кислот. Вместе с тем, в некоторых исследованиях доказано достоверное влияние потребления n-3 длинноцепочечных ПНЖК на увеличение чувствительности раковых клеток карциномы легкого при химиотерапии и снижении побочных эффектов от нее (Bougnoux et al., 2009). Известно, что метаболизм ЖК в раковых клетках значительно отличается от такового в здоровых (Zarate et al., 2017). Для большого количества онкологических заболеваний было отмечено увеличение соотношения n-6 / n-3 ПНЖК в тканях. Поэтому для профилактики онкологических заболеваний рекомендовано соблюдать диету с соотношением n-6 / n-3 ПНЖК, не превышающим 3:1 (Zarate et al., 2017).

Существуют убедительные доказательства положительного эффекта потребления n-3 ПНЖК при так называемом метаболическом синдроме. Основными проявлениями синдрома являются диабет 2-го типа, ожирение, гипертония, склонность к образованию тромбов и т.д., а основной причиной – нарушение обмена углеводов и липидов, инициированное несбалансированной диетой (Poudyal et al., 2011). Кроме того, при снижении уровня ПНЖК в фосфолипидах уменьшается скорость основных энергоемких процессов клеток скелетных мышц, что способствует накоплению жира

(Hulbert et al., 2005). Показано, что поступление n-3 ПНЖК увеличивает скорость клеточного метаболизма и, в целом, способствует профилактике развития метаболического синдрома, в частности, таких его проявлений как гипертония и диабет (Hulbert et al., 2005; Tocher, 2015).

1.3.2 Диетологические нормы потребления и пищевые источники экозапентаеновой и докозагексаеновой кислот для человека

Наличие положительных терапевтических эффектов при лечении описанных выше заболеваний и расстройств, а также положительные результаты эпидемиологических исследований стали основой для разработки рекомендаций по потреблению n-3 ПНЖК (прежде всего ЭПК и ДГК) в профилактических целях. В настоящее время Всемирная организация здравоохранения и ряд других международных и национальных здравоохранительных организаций рекомендуют потреблять 0.5 - 1 г ЭПК+ДГК в сутки (или 2 - 3 порции жирной рыбы в неделю) для профилактики сердечно-сосудистых заболеваний и расстройств (Kris-Etherton et al., 2009). Кроме того, согласно рекомендациям Национального института здоровья США, соотношение n-6/n-3 ПНЖК в диете должно быть не выше 2:1–3:1 (Davis , Kris-Etherton, 2003).

Известно, что основным источником длинноцепочечных n-3 ПНЖК в рационе человека служит рыба и беспозвоночные водные организмы (Гладышев, 2012). Некоторые сельскохозяйственные растения содержат в избытке С18 n-3 ПНЖК; однако низкая эффективность их биохимической конвертации не обеспечивает физиологические потребности в С20-22 ПНЖК большинства групп населения. Вместе с тем, ряд исследований показывает, что реальные величины потребления длинноцепочечных n-3 ПНЖК с диетой

заметно меньше установленных норм даже во многих развитых европейских странах (Hibbeln et al., 2006; Sioen et al., 2017).

1.4 Производство и передача жирных кислот в водных трофических сетях

У рыб, как и у других животных, за исключением нематоды *Caenorhabditis elegans*, отсутствуют необходимые десатуразы для синтеза незаменимых АЛК и ЛК, а синтез ЭПК и ДГК ограничен и зависит от целого ряда условий (Gladyshev et al., 2013). Поэтому они также должны получать длинноцепочечные ПНЖК с пищей (Plourde, Plourde, 2007). Основную часть незаменимых ЭПК и ДГК в трофических сетях водных экосистем производят первичные продуценты, при этом некоторые таксоны микроводорослей, такие как диатомеи, перидинеи и криптофиты, являются наиболее эффективными продуцентами этих веществ в Биосфере (Gladyshev et al., 2013). ПНЖК, синтезированные продуцентами, переносятся на следующие трофические уровни и накапливаются в биомассе водных консументов, в том числе и в рыбах (Гладышев, 2012; Robert, 2006; Sushchik et al., 2006; Gladyshev et al., 2013). Таким образом, водные экосистемы являются основным источником ПНЖК для человека (Parrish, 2009).

Водные организмы низших трофических уровней (микроводоросли, бактерии, высшие растения), в зависимости от генетических возможностей, синтезируют широкий спектр ЖК в определенных пропорциях, формируя специфический для данного таксона жирнокислотный состав тканей. В результате этого, питательная ценность отдельных таксонов, как источников физиологически важных n-3 ПНЖК для консументов последующих трофических уровней, может заметно различаться. Специфические ЖК, синтезируемые на нижних трофических уровнях и потребляемые консументами различных уровней с пищей, зачастую включаются в запасные липиды и накапливаются в биомассе животных. Поэтому ЖК состав

консументов может быть использован для анализа спектров питания, а многие ЖК выступают в качестве высокоинформативных биохимических маркеров при изучении трофических взаимодействий в водных экосистемах (Сущик, 2008; Makhutova et al., 2016). В целом, имеющиеся сведения о ЖК составе различных гидробионтов играют важную роль для понимания процессов накопления и распределения ПНЖК в трофических сетях водных экосистем, а также для прогнозирования питательной ценности рыб как источника длинноцепочечных n-3 ПНЖК для человека.

1.4.1 Производство жирных кислот водными первичными продуцентами

Продукция ЖК в водных экосистемах, как отмечалось выше, осуществляется в первую очередь различными таксонами микроводорослей. Кроме того, некоторые простейшие, грибы, мхи, а также бактерии способны синтезировать большое количество разных ЖК, в том числе и 20-22 ПНЖК (Gladyshev et al., 2013).

Специфический состав синтезируемых ЖК является характерным признаком многих отделов микроводорослей и цианобактерий. Наличие специфических комбинаций генов десатураз у различных видов *Cyanobacteria* (*Cyanophyta*) позволило выделить среди них несколько групп таксонов, отличающихся уникальным составом ЖК (Дембицкий и др., 2001; Сущик, 2008; Gugger et al., 2002). В целом цианобактерии содержат ЖК с короткими углеводородными цепями (до 18 атомов углерода), такие как 16:0, 16:1n-7, 18:1n-9, 18:2n-6, 18:3n-3 и 18:3n-6 (Сущик, 2008; Napolitano, 1999; Sushchik et al., 2004). Подавляющее большинство цианобактерий не способны к синтезу ЖК с углеродной цепью более 18 атомов, поэтому считаются низкокачественной пищей, в отношении содержания длинноцепочечных ПНЖК, для потребителей фитопланктона (Ger et al., 2016).

К характерным для отдела зеленых водорослей (*Chlorophyta*) ЖК также относят С18 ПНЖК, прежде всего 18:3n-3, 18:3n-6 и 18:4n-3 (Сущик, 2008;

Kendel et al., 2015; Zili et al., 2017). Кроме того, некоторые виды зеленых водорослей синтезируют и накапливают более короткие 16:2n-6, 16:3n-3 и 16:4n-3 кислоты (Сущик, 2008). С16 ПНЖК встречаются в основном в составе хлоропластов (Thompson, 1996). При этом синтез ЖК с углеводородной цепью > 18 атомов для зеленых водорослей, за редким исключением, не свойственен. В целом, представители цианобактерий и зеленых водорослей могут служить хорошим источником незаменимых ЛК и АЛК, но не длинноцепочечных ПНЖК (Сущик, 2008).

Характерными ЖК-маркерами диатомовых водорослей (Bacillariophyta) являются короткоцепочечные миристиновая кислота (14:0), а также С16 кислоты, а именно 16:1n-7 и С16 ПНЖК семейств n-7, n-4 и n-1 (Сущик, 2008). В отличие от цианобактерий и зеленых водорослей, в составе ЖК диатомовых практически отсутствуют С18 кислоты (Paffenhofer et al., 2005). Вместе с тем, диатомовые водоросли накапливают длинноцепочечные ПНЖК: 20:4n-6, 22:6n-3 и в особенности 20:5n-3 (Napolitano, 1999; Pahl et al., 2010; Li et al., 2014). По мнению некоторых авторов, именно диатомовые водоросли являются главным продуцентом ЭПК как в морских, так и в пресноводных экосистемах (Goedkoop et al., 2000). Содержание ЭПК у разных представителей данного отдела варьирует от 3 до 30 %, что указывает на разную эффективность синтеза этой кислоты у таксонов диатомовых (Сущик, 2008; Sushchik et al., 2004).

Динофитовые водоросли (Dinophyta) отличаются большим разнообразием ЖК состава. Среди характерных для отдела ЖК выделяют 16:0, 18:1n-9, 18:4n-3, 20:5n-3 и иногда С16 ПНЖК (Sushchik et al., 2003; Mooney et al., 2007). Кроме того, важно отметить, что динофитовые водоросли, в особенности морские представители, отличаются очень высоким содержанием 22:6n-3, которое может варьировать от 11 до 40 % от суммы ЖК (Sushchik et al., 2004; Mooney et al., 2007).

Помимо представленных выше отделов водорослей, высоким содержанием ЭПК также отличаются представители эвгленовых, золотистых,

а также криптофитовых водорослей. Для эвгленовых водорослей отмечают и высокое содержание АРК, а для криптофитовых - ДГК (Сущик, 2008).

Стоит также отметить, что синтез отдельных ЖК может быть обусловлен не только наличием определенных генов, кодирующих десатуразы и элонгазы, но и целым спектром экологических факторов. Так, к примеру, повышение температуры окружающей среды, азотное голодание или снижение освещенности могут послужить причиной уменьшения содержания ПНЖК в клетках микроводорослей и цианобактерий (Сущик, 2008).

Отдельно стоит отметить бактериальный синтез ЖК. Бактерии, как правило, синтезируют С10-19 НЖК и МНЖК и ряд разветвленных жирных кислот (РЖК): изо- и антеизокислоты (Сущик, 2008). Грамотрицательные бактерии синтезируют кислоты с четным количеством атомов углерода, и всегда содержат β -гидроксимиристиновую кислоту в составе клеточной стенки. Грамположительные бактерии синтезируют в большей степени РЖК с нечетным количеством атомов углерода (Сущик, 2008; Makhutova et al., 2016). Кроме того, благодаря наличию десатуразы $\Delta 11$, в составе МНЖК бактерий преобладают кислоты с двойной связью в положении n-7 (Сущик, 2008).

Известно, что лишь некоторые штаммы бактерий (из родов *Shewanella*, *Moritella*, *Photobacterium*), обитающие в условиях низких температур и высокого давления на дне мирового океана, либо являющиеся симбионтами ЖКТ пойкилотермных животных, способны к синтезу ЭПК и ДГК. Синтез ПНЖК у таких бактерий протекает по особому метаболическому пути, с использованием анаэробной поликетидной синтазы (Сущик, 2008). В некоторых экстремальных экосистемах бактерии могут служить источником ПНЖК для всей пищевой цепи, однако в глобальном масштабе производство этих кислот бактериями, скорее всего, незначительно (Сущик, 2008; Gladyshev et al., 2013).

1.4.2 Передача жирных кислот по трофическим цепям к консументам

Состав ЖК консументов и биохимическая ценность их биомассы, как источника ПНЖК для последующих уровней, в первую очередь определяется типом питания и ЖК составом потребляемой пищи. Кроме того, на ЖК состав консументов влияет также филогенетическое положение вида и его способность к самостоятельному синтезу некоторых кислот (Makhutova et al., 2011; Makhutova et al., 2016). Кроме того, влияние оказывают онтогенетический цикл организма и экологические условия, в которых он обитает (Сушик, 2008). Таким образом, состав и содержание ЖК в консументах, а также их передача в трофических сетях определяются большим набором факторов.

В отличие от микроводорослей и бактерий, водные консументы, как правило, не отличаются таксономической специфичностью состава ЖК. Например, у ряда простейших (подцарство Protozoa) ЖК состав напрямую отражает спектр питания. Так, инфузории, питающиеся бактериопланктоном, имеют в составе высокие уровни РЖК (Сушик, 2008). Ксенофиофоры - морские фораминиферы, обитающие на больших глубинах и питающиеся микроорганизмами, имеют высокие процентные уровни бактериальных кислот (Laureillard et al., 2004). Что касается содержания ПНЖК в организмах простейших, то наиболее высокие величины отмечаются у морских видов. В свою очередь, пресноводные простейшие в основном содержат НЖК и С16-18 МНЖК (Сушик, 2008). Главным источником ЭПК и ДГК среди простейших являются инфузории и флагелляты, а также ряд лабиринтуломицетов (*Thraustochytrids* и *Labyrinthulids*) (Raghukumar, 2002). Стоит отметить, что простейшие являются важной частью детритных трофических цепей, а также служат промежуточным звеном в трофической цепи между бактериопланктоном и зоопланктоном (Raghukumar, 2002; David et al., 2006). В экосистемах, где развитие фитопланктона затруднено, например, из-за высокой мутности или большой глубины, такие простейшие

могут выступать в качестве важного источника ПНЖК для зоопланктона (David et al., 2006).

Среди консументов наибольший интерес вызывает ЖК состав и содержание n-3 ПНЖК у организмов зоопланктона и зообентоса, поскольку они представляют собой основу кормовой базы многих видов рыб. В целом для планктонных ракообразных характерно наличие кислот 16:0, 18:1n-9, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:6n-3 в составе ЖК (Сущик, 2008). У пресноводных кладоцер среди ЖК преобладают 18:3n-3, 20:4n-6 и 20:5n-3, а у копепод отмечаются высокие уровни 22:6n-3 (Махутова и др., 2014). В ЖК составе морских копепод также отмечают высокое содержание ряда МНЖК: 20:1n-9, 20:1n-7 и 22:1n-11 (Gladyshev et al., 2012). ЖК состав пищи оказывает значительное влияние на состав биомассы зоопланктонных организмов, прежде всего кладоцер (Brett et al., 2009).

Кроме того, состав ЖК организмов зоопланктона может изменяться в зависимости от факторов окружающей среды; один из ведущих среди них - температура. Согласно гипотезе гомеовискозной адаптации, изменение соотношений короткоцепочечных / длинноцепочечных и ненасыщенных/ насыщенных кислот в составе липидов позволяет стабилизировать текучесть (вязкость) клеточных мембран при разных температурах. Экспериментальные данные и полевые наблюдения в целом подтвердили эту гипотезу для водорослей и бактерий (Harwood, Guschina, 2009). Также считалось, что повышение температуры может приводить к снижению содержания длинноцепочечных ПНЖК у ракообразных (Arts, Kohler, 2009). Например, эуфаузииды, обитающие в более холодных зонах Мирового океана, отличались повышенным уровнем ЭПК и ДГК (Сущик, 2008). Однако мета-анализ пресноводных систем Евразии показал, что кладоцеры и копеподы, обитающие в холодных водоемах, имеют близкие уровни и содержание ЭПК и ДГК в тканях, как и популяции тех же таксонов из теплых водоемов (Махутова и др., 2014; Gladyshev et al., 2015b). При этом, гомеовискозная адаптация мембран пресноводного зоопланктона

обеспечивалась за счет изменений в содержании иных ЖК, таких как 14:0, 18:0, 18:4n-3, 20:0 и 22:0 (Gladyshev et al., 2015b).

ЖК состав организмов зоопланктона также определяется их таксономической принадлежностью и способностью к самостоятельному синтезу ПНЖК. К примеру, доказано, что клadoцеры содержат очень мало ДГК, а копеподы, напротив, отличаются повышенными уровнями ДГК, что делает их более ценной пищей для рыб (Махутова и др., 2014). Вместе с тем, диапазон содержания ДГК у разных видов копепод весьма широкий (от 3% до 27 % от суммы ЖК), что может отражать и пищевые источники, и генетически обусловленную возможность собственного синтеза этой кислоты (Brett et al., 2009; Makhutova et al., 2014). В целом зоопланктон является пищей высокого биохимического качества для рыб (Kainz et al., 2004).

Группа организмов зообентоса как правило более разнородна, как по таксономическому составу, так и по используемым источникам пищи. Кроме того, ряд бентосных беспозвоночных обладают способностью интенсивно конвертировать пищевые ЖК (Kelly, Scheibling, 2012).

Амфиподы, наиболее распространенные бентосные ракообразные, отличаются повышенным содержанием ЭПК, а также С22 ПНЖК; повышенное содержание последних отражает их хищнический характер питания (Сущик, 2008; Makhutova et al., 2016). Однако для амфипод была отмечена и возможность синтеза С22 кислот (Sushchik et al., 2003). Пресноводные амфиподы отличаются относительно высоким содержанием 18:2n-6 и 18:3n-3, тогда как для морских видов характерны более высокие уровни 18:4n-3 и 18:5n-3 (Сущик, 2008). Благодаря высоким уровням ЭПК и ДГК амфиподы считаются биохимически ценной пищей для рыб (Sushchik et al., 2003).

Важной частью кормовой базы пресноводных рыб являются бентосные личинки амфибионтных насекомых. Их жирнокислотный состав нередко отражает таковой пищевых источников. Так личинки поденок (Ephemeroptera) имели повышенное содержание ряда бактериальных ЖК-

маркеров, прежде всего вакценовой кислоты - 18:1n-7 (Napolitano, 1999; Sushchik et al., 2003). У поденок из реки Енисей наблюдался высокий уровень С16 кислот, указывающих на наличие диатомовых водорослей в рационе (Sushchik et al., 2003). Личинки ручейников (Trichoptera) и хирономид (Chironomidae) могут иметь высокие уровни ряда С16-18 кислот - маркеров цианобактерий, а также зеленых и диатомовых водорослей, что характеризует их питание в разных водных объектах (Gladyshev et al., 1999; Sushchik et al., 2003). Кроме того, личинки поденок и ручейников, вероятно, способны к синтезу С20 ПНЖК из С18 предшественников (Sushchik et al., 2003). В целом, у бентосных личинок насекомых содержание ДГК крайне низкое, но они могут служить хорошим источником ЭПК для высших консументов (Makhutova et al., 2016).

Моллюски являются одним из самых доступных для рыб организмов бентоса. Их ЖК состав отличается в разных экосистемах. Так, пресноводные моллюски имеют более высокие уровни МНЖК и С20 ПНЖК, тогда как уровень ДГК обычно низок (Makhutova et al., 2016). Напротив, моллюски из морских экосистем отличаются более высоким содержанием ДГК, а также НЖК. Отличительной особенностью моллюсков является повышенное содержание кислот 20:1n-13 и 20:1n-11 (Makhutova et al., 2016).

Имеющиеся данные о составе и содержании ЖК в организмах первичных консументов позволяют оценить их биохимическую значимость для организмов высших трофических уровней, а именно - рыб. Кроме того, таксон-специфический синтез ЖК у микроводорослей и бактерий и способность консументов накапливать пищевые ЖК в липидах биомассы дают возможность для изучения трофических взаимодействий в водных экосистемах.

1.4.3 Изучение трофических цепей водных экосистем методами биохимических маркеров и стабильных изотопов

Генетическая способность ряда организмов к синтезу и биохимическому превращению отдельных ЖК позволяет использовать эти кислоты в качестве маркеров органического вещества при изучении трофических взаимодействий в водных экосистемах. Характерные для разных групп микроводорослей, бактерий, высших растений ЖК являются маркером их присутствия в цепи питания конкретного организма, а также в некоторых случаях позволяют описать характер его питания (Сущик, 2008).

С помощью метода ЖК-маркеров наиболее легко идентифицировать включение в рацион тех или иных групп фитопланктона при изучении питания зоопланктонных беспозвоночных. В отличие от пелагического зоопланктона, рацион зообентосных организмов включает более широкий спектр пищевых источников (Kelly, Scheibling, 2012). Кроме того, некоторые бентосные организмы способны к биоконверсии пищевых ЖК, что также затрудняет определение источника углерода по ЖК маркерам (Kelly, Scheibling, 2012). В свою очередь, к высшим консументам пищевые ЖК поступают, пройдя через несколько трофических уровней, что ведет к расходованию их значительной части на процессы катаболизма. Поэтому доля маркерных ЖК, синтезированных на нижних трофических уровнях, в биомассе высших консументов заметно меньше, чем в биомассе беспозвоночных организмов, т.е. консументов первого порядка.

Вместе с тем, метод, основанный на маркерных ЖК, успешно применяется для анализа водных пищевых сетей (Таблица 1.1). Данный метод имеет ряд преимуществ, по сравнению с классическими методами определения спектра питания путем визуального анализа содержимого ЖКТ организмов. Метод ЖК-маркеров учитывает ассимилированное органическое вещество и позволяет получить интегральную информацию о рационе организма за достаточно продолжительный период времени (Makhutova et al., 2016). Однако наличие одних и тех же маркерных ЖК в организмах разных таксонов фитопланктона и отсутствие явных ЖК-маркеров для многих представителей бентоса и зоопланктона свидетельствуют о необходимости

совмещения биохимического и классического методов изучения питания консументов (Paterson et al., 2014).

Таблица 1.1 - Биомаркерные жирные кислоты, используемые при изучении трофических сетей гидробионтов

Организмы	Маркерная кислота	Источник
Бактериопланктон	15:0, 17:0, C15-17 РЖК 18:1n-7	Napolitano, 1999
Аллохтонное вещество наземного происхождения	20:4n-6	Gladyshev et al., 2015a
Высшие растения, детрит	C22-26 НЖК	Napolitano et al., 1999
Цианобактерии	18:2n-6, 18:3n-3	Kelly , Scheibling, 2012 Sushchik et al., 2004
Зеленые водоросли	18:2n-6, 18:3n-3 16:2n-6, 16:3n-3, 16:4n-3	Kelly , Scheibling, 2012 Сущик, 2008
Диатомовые водоросли	16:1n-7 16:2n-4, 16:3n-4, 16:4n-1 20:5n-3	Sushchik et al., 2003 Taipale et al., 2013
Моллюски	20:1n-13, 20:1n-11	Makhutova et al., 2016
Копеподы пресноводные	20:1n-9	Сущик, 2008
Копеподы морские	22:1n-11, 22:1n-9, 20:1n-9	Graeve et al., 2005

Еще один широкоиспользуемый метод исследования потоков вещества и энергии в водных экосистемах основан на измерениях соотношений стабильных изотопов углерода и азота в биомассе. Анализ стабильных изотопов позволяет раскрыть структуру пищевых цепей в

водоеме, а также определить пищевые источники органического вещества консументов (Pel et al., 2003; Cole et al., 2002). Методика анализа основывается на сравнении изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) биомассы консументов с таковыми в их потенциальных пищевых источниках – сестоне, фитобентосе, консументах низших уровней, наземном органическом веществе и т.д. (Caut et al., 2009; Gladyshev, 2009).

Известно, что ряд первичных продуцентов заметно различается по изотопным сигналам углерода, вследствие особенностей фотосинтеза, наличия лимитирования роста и иных факторов. Например, изотопный углеродный сигнал фитобентоса в среднем заметно больше, $\sim 10\%$, по сравнению с таковым у планктонных водорослей, вследствие снижения скорости диффузии и доступности углекислого газа в придонных слоях (France, 1995; Vander Zanden et al., 2011). При потреблении и ассимиляции пищи обычно происходит трофическое фракционирование биогенных элементов, т.е., появление разности между $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ тканей консумента и его рациона, за счет выбора определенных молекул субстрата при протекании некоторых ферментативных реакций (Gladyshev, 2009). Однако фракционирование стабильных изотопов углерода ($\Delta\delta^{13}\text{C}$) составляет обычно менее $\sim 1\%$. Таким образом, из-за низкого $\Delta\delta^{13}\text{C}$, изотопный сигнал углерода отражает состав рациона консументов и источники углерода в пищевой сети (Gladyshev, 2009).

Для отслеживания потоков органического вещества в трофических сетях важно знать особенности изотопного состава таксонов и экологических групп организмов, населяющих различные среды обитания. Так, пелагические источники углерода имеют значения $\delta^{13}\text{C}$ в среднем -31% , тогда как бентосные источники имеют более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$, $\sim -17\%$, а значения $\delta^{13}\text{C}$ углерода наземного происхождения близки к -27% (Gladyshev, 2009).

Фракционирование стабильных изотопов азота ($\Delta\delta^{15}\text{N}$) при переносе органического вещества между двумя соседними трофическими уровнями

заметно больше, ~ 3 ‰, что позволило разработать концепцию оценки трофической позиции отдельных групп консументов в экосистеме (Vander Zanden, Rasmussen, 2001). В рамках существующего метода, первичным консументам, питающимся исключительно растительной пищей и занимающим в экосистеме второй трофический уровень, присваивается трофическая позиция 2,0, а константа трофического фракционирования между соседними уровнями, $\Delta\delta^{15}\text{N}$, в большинстве исследований принимается равной 3,4 ‰ (Lau et al., 2009). Далее с помощью математических моделей, учитывающих вклад пелагических и литоральных пищевых источников и данных об изотопии азота, рассчитывают трофические позиции консументов, которые, в отличие от трофических уровней, могут иметь нецелые значения (Post, 2002).

Применение ЖК-маркеров, а также определение стабильных изотопов углерода и азота в организмах разных трофических уровней, наряду с классическими методами изучения питания гидробионтов, дают гораздо более информативное представление о трофических взаимодействиях, происходящих в экосистемах.

1.5 Особенности накопления жирных кислот в организмах рыб

Рыбы, как высшие консументы в водных экосистемах, по трофическим сетям получают и аккумулируют в биомассе ЖК, синтезированные либо накопленные на предыдущих трофических уровнях. Часть пула ЖК в организмах рыб синтезируется *de novo*; также часть молекул, поступивших с пищей, конвертируется собственными ферментами в иные ЖК (Tocher, 2016). При этом, филогенетическое положение и онтогенетические характеристики, а также многие экологические факторы оказывают влияние на состав и содержание ЖК в рыбах (Chuang et al., 2012; Vasconi et al., 2015; Gribble et al. 2016). В итоге, процентные уровни и содержание на единицу биомассы ЖК, в том числе и диетологически ценных ЭПК и ДГК, у разных видов и

популяций рыб могут отличаться более чем на два порядка (Gladyshev et al. 2013). Очевидно, что для выявления закономерностей, определяющих пищевую ценность рыб, необходим тщательный анализ факторов, контролирующих ЖК состав их биомассы.

1.5.1 Влияние факторов окружающей среды на состав и содержание жирных кислот в рыбах

1.5.1.1 Кормовая база

Основным экологическим фактором, влияющим на состав ЖК в организмах рыб, традиционно считается их кормовая база. Синтезированные и накопленные на предыдущих трофических уровнях ЖК накапливаются в биомассе рыб, что отражается в их ЖК профиле. Данный факт был неоднократно подтвержден при исследовании природных (Czesny et al., 2011; Eloranta et al., 2013; Carbonera et al., 2014) и аквакультурных популяций разных видов рыб (Happel et al., 2013; Natlen et al., 2013; Abaad et al., 2016; Rincon et al., 2016). Так, в исследовании популяций гольца, кумжи и радужной форели, обитавших в разных экосистемах и имевших различную кормовую базу, отмечено прямое влияние состава пищи на ЖК состав рыб (Heissenberger et al., 2010). Известно, что состав пищи отражают прежде всего ЖК нейтральных липидов, тогда как полярные липиды имеют очень консервативный состав ЖК, обеспечивающий функции клеточных мембран (Lund et al., 2012).

Биохимическое качество кормовой базы рыб зависит от многих факторов, в том числе от таксономического состава. Так, ряд бентосных беспозвоночных считаются высококачественными кормовыми объектами, поскольку характеризуются повышенным содержанием ЭПК+ДГК на единицу биомассы, например, личинки поденок и ручейников (Makhutova et al., 2016). Некоторые таксоны гаммарид также могут быть ценными в

отношении ПНЖК пищевыми источниками, в отличие от пиявок, моллюсков и олигохет (Makhutova et al., 2011; Makhutova et al., 2016). Важным источником длинноцепочечных ПНЖК для рыб считаются представители зоопланктона, при этом, кладоцеры поставляют в основном ЭПК, а копеподы - как ЭПК, так и ДГК (Gladyshev et al., 2015b).

Пищевая ценность организмов зообентоса и зоопланктона в течение сезона может значительно меняться. Так наибольшая ценность некоторых бентосных организмов, как источника ПНЖК для рыб, в исследованиях Ahlgren et al. (2009) была отмечена в весенние и осенние месяцы, во время развития диатомовых водорослей (Ahlgren et al., 2009). Различия питательной ценности для рыб таксонов беспозвоночных свидетельствует о том, что изменения в видовом составе сообщества зообентоса и зоопланктона, из-за антропогенных загрязнений, потепления климата, эвтрофикации, могут привести к изменениям пищевой ценности кормовой базы в целом (Makhutova et al., 2016).

Важным фактором является и пищевое поведение рыб, их трофическая позиция. По некоторым данным, среднее содержание ЭПК и ДГК в хищных рыбах было выше, чем в бентофагах и планктофагах, но только в пределах одного отряда (Гладышев и др., 2017). С другой стороны, показано что, благодаря более эффективному переносу ПНЖК в трофической цепи, по сравнению с общим углеродом, организмы высших трофических уровней могут содержать больше ЭПК и ДГК (Gladyshev et al., 2011). Подобная закономерность отмечалась и для рыб (Strandberg et al., 2015). Также имеются доказательства способности хищных рыб к самостоятельному синтезу длинноцепочечных ПНЖК из предшественников (Bulut, 2010). Однако, в мета-анализе, охватившем представителей 172 видов рыб из 16 отрядов, выявлено, что планктоядные рыбы содержат достоверно больше ЭПК и ДГК на единицу массы, по сравнению с рыбами, имеющими иные типы питания (Gladyshev et al., 2018). На сегодняшний день, влияние

пищевого поведения рыб на содержание в них ПНЖК остается открытым вопросом.

1.5.1.2 Температура и соленость воды

Одним из самых значимых факторов окружающей среды для рыб является температура воды. Рыбы являются гомотермными организмами, чья температура тела и происходящие биохимические процессы в организме зависят от температуры окружающей среды (Никольский, 1969). Большинство видов рыб способны существовать в достаточно узком диапазоне температур, отклонение от которого приводит к угнетению физиологических функций и гибели (Никольский, 1969; Лапкин и др., 1981; Голованов, 2013). Поэтому величина колебаний температуры воды также важна для жизнедеятельности рыб (Ma et al., 2015).

Вместе с тем, структурные изменения в мембранах клеток гидробионтов, включая рыб, позволяют им адаптироваться к сезонным изменениям температурного режима. Роль липидов в регуляции состояния клеточных мембран описывает гипотеза «гомеовискозной адаптации», которая предполагает увеличение в составе мембранных фосфолипидов гидробионтов ненасыщенных ЖК и/или короткоцепочечных ЖК при уменьшении температуры воды (Arts, Kohler, 2009; Snyder et al., 2012). Так, в биомассе зоопланктонных ракообразных, обитающих в водоемах с относительно высокой температурой, отмечены повышенные уровни кислот 18:0, 20:0 и 22:0, по сравнению с зоопланктоном из более холодных водоемов (Gladyshev et al., 2015b). Схожая тенденция, а именно увеличение процентного содержания насыщенных и моноеновых кислот, 16:0, 18:0, 16:1n-7 и C18:1n-9, была выявлена и для различных видов тепловодных рыб (Calabretti et al., 2003; Litzow et al., 2006; Snyder et al., 2012; Akhtar et al., 2014). При понижении температуры воды в ЖК составе рыб отмечалось увеличение ряда ПНЖК - 20:4n-6, C22:5n-3, ЭПК и ДГК (Calabretti et al.,

2003; Ma et al., 2015). Считается, что ПНЖК с большим числом двойных связей являются важными компонентами клеточной мембраны для поддержания ее текучести в условиях низких температур (Hernandes et al., 2013). У рыб, обитающих или выращиваемых в условиях низкой температуры воды, особенно отмечают повышение процентного уровня ДГК (Synder et al., 2012; Xue et al., 2012). Отчасти это может быть связано с увеличением собственного синтеза ДГК из предшественников, активность ферментов которого при понижении температуры увеличивается (Asil et al., 2017). Однако вопрос о значении длинноцепочечных ЭПК и ДГК для температурной адаптации рыб остается открытым. Так, в мета-анализе, включавшем 172 вида, не обнаружено достоверных различий между абсолютным содержанием этих ПНЖК у холодноводных и тепловодных рыб (Gladyshev et al., 2018).

Температура воды может влиять на состав и содержание ЖК как напрямую, так и опосредовано (Guler et al., 2011; Vasconi et al., 2015). Изменение температурного режима в течение года определяет сезонную динамику состава сообществ гидробионтов нижних трофических звеньев (Gribble et al., 2016). Так, при низкой температуре воды в водоемах развиваются диатомовые и криптофитовые водоросли, продуцирующие значительные количества ЭПК и ДГК (Sushchik et al., 2006; Katz et al., 2015). При высокой температуре воды в летние месяцы в фитопланктоне преобладают цианобактерии и зеленые водоросли, не способные к синтезу ЭПК и ДГК (Gladyshev et al., 1993; Sushchik et al., 2004). Изменение питательной ценности сообщества продуцентов, за счет изменения таксономического состава, может оказывать влияние на гидробионтов высших трофических уровней - рыб.

Концентрация солей в воде (соленость) также является важным экологическим фактором, определяющим состав липидов тканей рыб. Рыбы, испытывающие колебания солености, тратят значительное количество энергии на осмотическую и ионную регуляцию, в том числе за счет

катаболизма липидов тканей (Kheriji et al., 2003; Engstrom-Ost et al., 2005). Так, при акклиматизации в соленой воде пресноводного усача *Capoeta damascina* отмечалось падение уровня МНЖК, которые вероятно использовались как источник энергии в стрессовых условиях (Fallah et al., 2013). Кроме того, рядом авторов отмечается рост ПНЖК у рыб, включая ЭПК и ДГК, в условиях высокой солености (Hunt et al., 2011; Fallah et al., 2013). Предполагается, что ПНЖК необходимы для повышения пластичности клеточной мембраны и ее проницаемости для ионов (Fallah et al., 2013). Отмечены значительные колебания АРК при изменении солености среды обитания рыб, а именно увеличение процента этой кислоты в составе ЖК при акклиматизации пресноводных видов в соленой воде, и наоборот (Xu et al., 2010). Вероятно, изменения содержания АРК в ответ на изменения солености воды обусловлены ее ролью предшественника эндогормонов, принимающих участие в ответе на стрессовые условия (Fallah et al., 2013).

1.5.2 Роль филогенетических и онтогенетических факторов в формировании жирнокислотного состава рыб

Недавно было обнаружено, что ЖК состав многих гидробионтов в природных водах в значительной степени определяется филогенетической принадлежностью (Makhutova et al., 2011; Lau et al., 2012). Среди рыб, наибольшее содержание ЭПК и ДГК на единицу массы характерно для представителей отрядов Сельдеобразные (Clupeiformes) и Лососеобразные (Salmoniformes) (Gladyshev et al., 2018). Предположительно, в пределах каждого из таксонов рыб существуют генетически определенные нижние и верхние пределы вариации содержания ЭПК и ДГК. Влияние экологических факторов на содержание этих ПНЖК может осуществляться только в этих пределах (Gladyshev et al., 2017). Высокое содержание ПНЖК вероятно следует рассматривать как адаптивную способность рыб к различным условиям сред обитания.

Известно, что некоторые таксоны рыб, прежде всего обитатели пресных вод, обладают выраженной способностью к собственному синтезу ряда ПНЖК (Tocher, 2010). Известно, что представители низших трофических звеньев морских экосистем производят и поставляют рыбам большое количество ЭПК и ДГК, что делает морские виды рыб самыми ценными источниками этих кислот для рациона человека (Гладышев, 2012; Tocher, 2003). Пищевые объекты пресноводных рыб зачастую содержат заметно меньше длинноцепочечных ПНЖК, и дефицит в кормовой базе компенсируется повышенной активностью ферментов синтеза этих кислот из предшественников. Например, хариусы (р. *Thymallus*) способны эффективно синтезировать ДГК из предшественников, поступающих с пищей (net al., 1999; Sushchik et al., 2006). Также доказательства возможности синтеза ДГК были получены для окуня (Henrotte et al., 2011), щуки (Vulut, 2010), форели (Turchini et al., 2013).

Естественная подвижность рыб, по мнению ряда авторов, также может играть роль в формировании профиля ЖК. Например, ДГК часто называют «кислотой адаптации», а увеличение ее количества в липидах мышц рыб связывают с повышенной двигательной активностью (Мурзина и др., 2012а). В среднем, в мышцах рыб с большей скоростью плавания, содержится достоверно больше кислот ЭПК и ДГК, по сравнению с медленно плавающими рыбами (Gladyshev et al., 2018).

Серьезные различия в ЖК составе часто определяются такими онтогенетическими характеристиками, как возраст, размер и пол рыб (Luzzana et al., 1996; Iverson et al., 2002; Vasconi et al., 2015). Наибольшее влияние на состав ЖК тканей рыб оказывают физиологические изменения, связанные с репродуктивным циклом. Это вызвано избирательным перемещением ряда кислот в генеративные ткани на последних стадиях развития гонад (Schwalme et al., 1993; Mairesse et al., 2006; Perez et al., 2007; Sushchik et al., 2007). Липиды, запасаемые в период нагула в соматических тканях рыб, обеспечивают процесс формирования половых продуктов

(Sargent et al., 1999). Большое количество липидов, накапливаемых в желтке яиц рыб, являются источником энергии и структурных компонентов, обеспечивающих эмбриональное развитие личинок рыб, и могут выполнять гидростатическую функцию в составе жировых капель желтка (Немова и др. 2014). Селективный перенос ряда ЖК из соматических тканей (мышцы, печень) в гонады в период экзогенного вителлогенеза и созревания половых продуктов может привести к снижению пищевой ценности филе рыбы (Almansa et al., 2001; Blanchard et al., 2005; Santos et al., 2016). Стадии репродуктивного цикла также определяют различия в составе ЖК в тканях самцов и самок (Perez et al., 2007).

Отличия в составе ЖК молоди рыб и половозрелых особей обусловлены, во-первых, различным типом питания, и, во-вторых, разной направленностью физиологических процессов. Формирование пищевых привычек и типа питания рыб происходит при достижении определенных размеров, тогда как молодь питается практически одинаково – фито- и зоопланктоном (Петлина и Романов, 2004). Такая кормовая база является хорошим источником ЖК, которые используются как источники энергии для роста, а также как элементы для построения клеточных мембран растущих тканей (Luo et al., 2017; Tong et al., 2017).

На ранних стадиях онтогенеза рыбы особенно нуждаются в длинноцепочечных ПНЖК, прежде всего ДГК, необходимой для нормального развития нервной системы (Tocher, 2003; Tocher, 2010; Lund et al., 2012). Недостаток ДГК вызывает множество расстройств развития личинок рыб, таких как острая реакция на стрессовые условия, снижение иммунитета, снижение чувствительности к слуховым и визуальным стимулам, нарушение развития мозга и пигментации глаз, нарушения плавательных способностей (Montero et al., 2003; Lund et al., 2012). Возможно, поэтому у многих рыб на ранних этапах развития отмечают повышенную способность к собственному синтезу длинноцепочечных ПНЖК (Henrotte et al., 2011; Asil et al., 2017; Taipale et al., 2018).

1.5.3 Трофический тип водоема как фактор, определяющий состав и содержание жирных кислот у рыб

Трофический тип водоема интегрирует в себе практически все экологические условия, которые потенциально могут регулировать состав и содержание ЖК в рыбах, и соответственно, их пищевую ценность для человека: температурный режим, потоки аллохтонного вещества, азота и фосфора, определяющие, в свою очередь, таксономический состав и продукцию сообществ гидробионтов (Алимов и др., 2013).

Еще в 20-х годах прошлого века А. Тинеман и Э. Науман предложили классифицировать пресные водоемы на олиготрофные, мезотрофные и дистрофные на основании состава и продуктивности сообществ (Dodds, Cole, 2007). К олиготрофным отнесли водоемы с высокой прозрачностью воды, насыщенные кислородом, с низким содержанием биогенных веществ и слабым развитием фитопланктона. Эвтрофными считались водоемы с низкой прозрачностью, высоким содержанием биогенных веществ и интенсивным развитием фитопланктона. Был также выделен мезотрофный тип - промежуточный между эвтрофным и олиготрофным типами (Алимов и др., 2013; Dodds, Cole, 2007). Позже в 50-х годах 20-го века В. Оле предложил трофическую типизацию озер на основе продукционно-биологического или балансового подхода. Подход был основан на соотношении величин продукции и деструкции органического вещества в водоеме, а функциональным показателем являлась величина первичной продукции фитопланктона (Cudowski, 2014). Оценка удельной продукции на единицу площади за единицу времени позволяла не только определить трофический статус водоема, но и оценить динамику его состояния (Cudowski, 2014). С развитием системной экологии, в последние годы для типизации озер разрабатываются интегральные показатели и новые шкалы оценки трофности. Предложен ряд индексов, например, трофический индекс

Карлсона, учитывающий прозрачность, концентрации общего фосфора и хлорофилла в воде, содержание (Carlson, 1977). В настоящее время существует множество классификационных шкал, основанных на гидрологических, гидрохимических и биологических показателях (Dodds, Cole, 2007).

Однако прежде всего, трофический статус водоема определяется его продукцией - количеством биомассы (органического вещества или общего органического углерода), вырабатываемой на единицу объема (площади) в единицу времени (Алимов и др., 2013; Gladyshev, 2018). В олиготрофных водоемах фитопланктонное сообщество составляют холодолюбивые виды водорослей - такие как диатомовые. Продукция в таких водоемах будет низкой, пищевые цепи короткими, пастбищного типа (Алимов и др., 2013). Напротив, в эвтрофных водоемах, с высоким содержанием азота и фосфора, в фитопланктонном сообществе преобладают цианобактерии и зеленые водоросли, продукция органического вещества - высокая (Schindler, 2012). Продукция в мезотрофных водоемах имеет промежуточные значения между олиготрофными и эвтрофными водоемами (Алимов и др., 2013). Видовой состав фитопланктона в таких водоемах может быть более пластичным и разнообразным. В процессе существования водоем может неоднократно менять свой трофический тип ввиду климатических изменений или роста биогенной нагрузки по естественным и/или антропогенным причинам (Smith, Schindler, 2009).

Эвтрофирование является основным вектором изменения пресноводных экосистем, вызванных антропогенным воздействием и изменениями климата (Smith, Schindler, 2009; Meerhoff et al., 2012, Cudowski, 2014). При эвтрофировании в водоеме увеличивается пелагическая продукция фитопланктона, уменьшается глубина фотослоя и снижается продукция бентосной части сообщества (Schindler, 2012; Taipale et al., 2018). На окисление накапливаемого органического вещества в таких водоемах расходуется большое количество кислорода, что приводит к его дефициту

(Алимов и др., 2013). Снижение прозрачности, колебания газового режима, рост концентраций биогенных элементов приводят к изменениям сообщества фитопланктона от преобладания диатомовых водорослей к доминированию цианобактерий и зеленых водорослей, а также уменьшают биоразнообразие и число трофических уровней в экосистеме (Алимов, 1989; Vonlanthen et al., 2012; Taipale et al., 2018). Различия в таксономическом составе фитопланктона в зависимости от трофического статуса водоемов могут определять качество синтезируемого органического вещества. Так, изменения трофических сетей, вызванные эвтрофированием водоемов, снижают доступность основных биомолекул и их трофический перенос в водоеме (Taipale et al., 2016).

Известно, что цианобактерии и зеленые водоросли, доминанты фитопланктонных сообществ в эвтрофных водоемах, неспособны синтезировать диетологически ценные ПНЖК, ЭПК и ДГК (Сушик, 2008; Ger et al., 2016). Таким образом, доступность этих кислот в эвтрофных трофических сетях может значительно снижаться (Taipale et al., 2018). Диатомовые и криптофитовые водоросли и динофлагелляты, составляющие основу фитопланктона олиготрофных водоемов, напротив, синтезируют ЭПК и ДГК в значительных количествах (Goedkoop et al., 2000; Taipale et al. 2016). Считается, что именно рыбная продукция олиготрофных водоемов является наиболее ценным источником длинноцепочечных ПНЖК для человека. Однако продукция органического вещества в таких водоемах достаточно низкая, и итоге может быть недостаточной для обеспечения потребностей населения в ПНЖК, добываемых с рыбой (Гладышев, 2012; Gladyshev, 2018). Отмечается, что максимальные величины производства ПНЖК могут быть в мезотрофных водоемах, за счет оптимального таксономического состава и высокого уровня продукции фитопланктона (Gladyshev, 2018; Taipale et al., 2018).

Таксономический состав фитопланктона в водоемах с разным трофическим статусом влияет на биохимическое качество биомассы

гидробионтов всех трофических уровней, в том числе и рыб (Czesny et al., 2011). Показано, что наибольшее содержание ПНЖК в мышечной массе некоторых видов рыб наблюдалось для популяций из олиго- и мезотрофных водоемов (Ahlgren et al., 1996; Vasconi et al., 2015; Гладышев и др., 2017). Однако в пионерном исследовании G.Ahlgren и коллег (1996) влияние трофического статуса водоема на накопление ПНЖК было установлено лишь для планктонной плотвы, тогда как разные популяции речного окуня были сопоставимы по абсолютному содержанию ПНЖК. С другой стороны, более позднее исследование *Perca fluviatilis*, учитывающее популяции из 14 водоемов, показало статически достоверное снижение количества ЭПК и ДГК в мышечной ткани окуня при повышении степени трофности водоема (Taipale et al., 2016).

Таким образом, трофический тип водоема, в результате особенностей таксономического состава и функционирования сообществ нижних трофических звеньев, оказывает существенное влияние на содержание ПНЖК в рыбе и определяет пищевую ценность рыбных ресурсов для человека. Вместе с тем, еще предстоит установить закономерности, связывающие изменения пищевых сетей при эвтрофировании водоемов и накопление ПНЖК в рыбах. Очевидно, что влияние степени трофности водоема на содержание ПНЖК в конкретных видах рыб может трансформироваться при действии иных факторов: таких как сезонная динамика абиотических и биотических компонентов, вызывающая изменения кормовой базы, стадии репродуктивного цикла.

Глава 2. РАЙОНЫ РАБОТ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Характеристика водоемов

Сборы проб для данного исследования проходили в период с 2014 - 2017 г. в нескольких водоемах Красноярского края (бассейны рек Енисея и Оби и Норило-Пясинской водной системы), трофический статус которых известен, физико-химические и гидробиологические характеристики исследованы (Рисунок 2.1). Краткая характеристика водоемов представлена в Таблице 2.1.

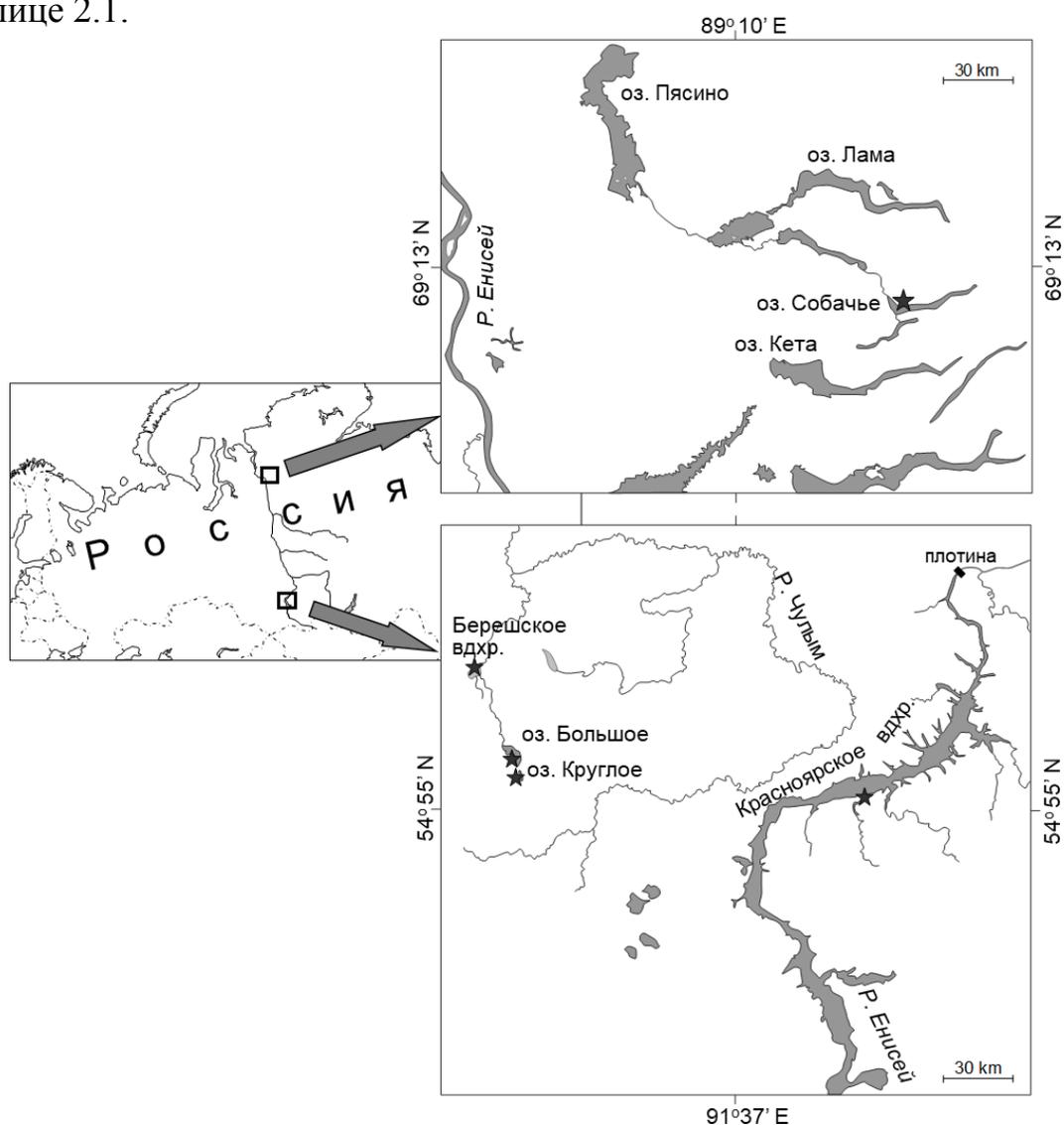


Рисунок 2.1 - Карта-схема района работ (исследуемые водоемы помечены звездочкой)

Таблица 2.1 – Некоторые характеристики исследуемых водоемов: площадь поверхности (A , км²), максимальная глубина (h_{\max} , м), рН, максимальная температура воды в летний период (t_{\max} , °С), доминанты летнего сообщества фитопланктона.

Водоем	Координаты	A	h_{\max}	рН	t_{\max}	Фитопланктон	Трофический тип	Источник
Берешское вдхр.	55°33' N 89°01' E	33	15	7,0-8,8	27	Цианобактерии Зеленые Диатомовые	эвтрофный	Щур, 2009
Красноярское вдхр.	55° 06' N 91°36 E	2000	105	8,2	24	Цианобактерии Диатомовые	мезотрофный	Агеев и др., 2008
оз. Большое	55°11' N 89°20 E	34	29	7,6-8,6	23	Динофитовые Криптофитовые Зеленые	мезотрофный	Волкова и др., 2006
оз. Круглое	55°10' N 89°18' E	0,3	46	8,2	24	Динофитовые Диатомовые	олиготрофный	Тарапатин, 2006
оз. Собачье	69°02' N 91°23' E	99	162	-	8	Диатомовые Динофитовые	олиготрофный	Пичугин, 2009

2.1.1 Озеро Собачье

Оз. Собачье входит в водную систему рек Норилка и Пясины и соединяется с оз. Лама через озёра Мелкое и Глубокое и представляет собой разлом (Романов, 2004). Берега озера почти вертикально уходят на глубину до 162 м и составлены из крупных базальтовых блоков. Длина озера около 46 км, ширина до 3,7 км (Пармузин и др., 1981). Ложе озера располагается ниже уровня мирового океана (Романов, 2004). С восточного края в озеро впадает р. Хоронен, исток которой находится в ледниках гор Путорана. Летом вода на поверхности озера прогревается не более чем до 8°C. На глубине ниже 20 м находится зона гомотермии, где в течение года сохраняется постоянная температура - около 2°C. Начало ледостава обычно наблюдается в конце октября, а распаление льда – в начале июня (Пармузин и др., 1981). Озеро олиготрофного типа. В фитопланктонном комплексе преобладают диатомовые водоросли (Пичугин, 2009). Из рыб в озере многочисленны валёк *Prosopium cylindraceum* (сем. Coregonidae) и гольцы. Встречаются ряпушка *Coregonus sardinella* (сем. Coregonidae), восточносибирский хариус *Thymallus arcticus pallasii* (сем. Thymallidae), а также обыкновенная щука *Esox lucius* (Романов, 2004)

2.1.2 Озеро Круглое

Озеро Круглое располагается на территории Шарыповского района (Красноярский край). Озеро имеет тектоническое происхождение. Длина составляет около 1 км, ширина - 400 м, площадь – 0,3 км². Максимальная глубина - 46 м, по некоторым данным до 80 м в области тектонического разлома. Озеро олиготрофного типа. В летний период озеро прогревается только на мелководьях. Фитопланктон представлен большей частью диатомовыми и динофитовыми водорослями. Ихтиофауна представлена в

основном плотвой и окунем, промысел которых в данном озере не ведется (Тарапатин, 2006).

2.1.3 Озеро Большое

Озеро Большое находится в юго-западной части Красноярского края на территории Шарыповского района. Исследуемый район расположен в пределах Шарыповской котловины, в предгорьях Кузнецкого Алатау. Площадь озера – 3450 га, длина – 12 км, наибольшая ширина – 4,4 км, средняя – 2,9 км. Средняя глубина – 11,8 м, максимальная – 30 м. Источником питания озера являются атмосферные осадки, поверхностные водотоки и родники (Волкова и др., 2006).

Летом вода прогревается до 24° С. Прозрачность воды достигает 10 м. Высокая прозрачность воды обусловлена низким содержанием взвешенных минеральных веществ в озере и слабым развитием фитопланктона в течение вегетационного сезона, а также широким распространением харовых водорослей (Капков, 1989). Фитопланктон представлен диатомовыми, зелеными, динофитовыми, криптофитовыми и хризифитовыми водорослями (Волкова и др., 2006; Кириллова и Кириллов, 2010). Водоем относится к мезотрофному типу. Макрофиты в основном распространены в прибрежной зоне и представлены камышом, тростником и осокой. Площадь зарастания озера составляет около 10 % (Волкова и др., 2006).

В составе зоопланктона по численности доминируют копеподы неполовозрелых стадий, кладоцеры *Daphnia* sp. и *Ceriodaphnia pulchella*, коловратки. В летний период большую часть биомассы составляют кладоцеры (62,4 %), в октябре в зоопланктонном сообществе доминируют копеподы (68,9 %) (Волкова и др., 2006). Ведущее положение среди бентосных организмов занимают личинки хирономид, ручейников, гаммарусы и брюхоногие моллюски (Волкова и др., 2006).

В состав промысловой ихтиофауны входят щука, плотва, язь, линь, пескарь, голец озерный, золотой карась, окунь, ерш, а также рыбы – вселенцы: байкальский омуль, пелядь, сиг, лещ, серебряный карась, карп, верховка (Волкова и др., 2006).

2.1.4 Красноярское водохранилище

Красноярское водохранилище образовано при возведении в 60-х годах XX века Красноярской ГЭС. Водохранилище долинного типа, длина составляет - 386 км, средняя ширина 5,8 км. При нормальном подпорном уровне площадь водного зеркала составляет 2 тыс. км², средняя глубина 36,7 м, максимальная - 105 м. В акватории водохранилища выделяют пять плесов: Щетинкинский, Приморский, Новоселовский, Краснотуранский и Усть-Абаканский (Вышегородцев и др., 2005). Водохранилище имеет русловой характер с большим количеством заливов и маленькой площадью мелководий (около 15 %) (Агеев и др., 2008).

Грунты в водохранилище в основном каменисто-галечные. Наполнение водохранилища осуществляется за счет большого количества притоков, самые крупные из которых - реки Енисей, Абакан, Туба, а также за счет поверхностного стока (Вышегородцев и др., 2005; Агеев и др., 2008). В водохранилище в течение сезона возникают горизонтальные и вертикальная стратификации. В летний период вода на поверхности прогревается до 28 °С. Прозрачность воды колеблется от 0,3 до 7 метров (Вышегородцев и др., 2005). Водохранилище относится к мезотрофному типу.

Макрофитные сообщества развиты слабо, площадь зарастания не превышает 1 - 2 % акватории. В фитопланктонном комплексе преобладают диатомовые и зеленые водоросли, а также цианобактерии (Агеев и др., 2008). Весной и осенью доминируют диатомовые водоросли, в июле и августе наблюдается пик численности и биомассы цианобактерий и зеленых водорослей (Вышегородцев и др., 2005; Агеев и др., 2008). Максимальная

численность бактериопланктона отмечается в начале вегетационного периода при поступлении аллохтонного вещества с талыми водами, а также в осенний период - с накоплением отмершей биомассы водорослей (Вышегородцев и др., 2005). В составе зоопланктона доминирующие позиции занимают копеподы, кладоцеры и коловратки, роль которых в сообществе в течение сезона меняется. В бентофауне преобладают хирономиды и олигохеты. В заливах встречаются гаммарусы, личинки насекомых, пиявки и моллюски (Агеев и др., 2008). Ихтиофауна разнообразна и включает в себя 25 видов рыб. В уловах преобладают окунь, плотва, щука и лещ, имеющие промысловое значение (Вышегородцев и Зуев, 2002; Агеев и др., 2008).

2.1.5 Берешское водохранилище

Берешское водохранилище является водоем-охладителем Березовской ГРЭС. Оно расположено в Шарыповском районе Красноярского края. Площадь зеркала водохранилища – 33,4 км²; средняя глубина – 5,8 м, максимальная – 15 м; площадь мелководий с глубиной не более трех метров составляет почти 60 % от акватории. Температура воды в водохранилище в летний период может превышать 25°C (Заделенов и др., 2009; Щур, 2009).

Водоем относится к эвтрофному типу. В составе фитопланктона преобладают диатомовые водоросли (январь-май, сентябрь - ноябрь), цианобактерии (июнь - август) и криптофитовые водоросли (сентябрь - ноябрь). Зообентос представлен в основном хирономидами, олигохетами и моллюсками (Щур, 2009). Ихтиофауну составляют плотва, окунь, щука и белый толстолобик, последний был вселён для борьбы с цветением водорослей (Заделенов и др., 2009; Щур, 2009).

2.2 Характеристика видов рыб

В исследовании рассмотрены четыре вида рыб, населяющие водоемы Красноярского края с разным трофическим статусом, и имеющие промысловое значение. Три вида среди исследованных отличаются широкой экологической и трофической пластичностью: щуку, речного окуня и плотву.

Щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) - широко распространенный вид в водохранилищах, озерах и реках Красноярского края, может населять болота и торфяные карьеры (Вышегородцев и Зуев, 2002). Щука предпочитает участки с медленным течением и зарослями водной растительности, удобными для охоты (Вышегородцев и Зуев, 2002). Щука является облигатным засадным хищником (Чупров, 2015; Ivanovs, 2016; Кистер, 2017). Потребляет в основном рыбу, а также бентосных беспозвоночных, амфибий и мелких млекопитающих (Кистер, 2016). Может совершать кормовые миграции (Ледяев, 1983). Средние размеры рыб составляют 40 - 55 см, масса - 0,5 - 2 кг (Чупров, 2015). Половая зрелость наступает в возрасте 3 лет. Сибирские популяции нерестятся весной (апрель-начало мая) при температуре воды 4 - 6°C. Икра откладывается одновременно на растительный субстрат (Вышегородцев и Зуев, 2002).

Речной окунь, *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), широко распространен на территории Красноярского края, и населяет водотоки и водоемы с различной кормовой базой, температурным и кислородным режимом (Чупров, 2015). Окунь - оседлая, озерно-речная рыба. Вид относят к ихтиофагам, однако фактически является эврифагом, поскольку потребляет бентос и планктон и рыбу. Питание беспозвоночными характерно для молодых особей (Вышегородцев и Зуев, 2002; Yazıcıoğlu et al., 2016). Взрослый окунь питается в основном рыбой. Спектр питания окуня в различных водоемах может значительно варьировать, но основными пищевыми компонентами являются массово встречающиеся гидробионты (Лесонен и др., 2016). Речной окунь может достигать 36 см в длину при массе

1,4 кг; средние размеры составляют 17-25 см, масса - от 200 до 300 г (Вышегородцев и др., 2005; Чупров, 2015). В Красноярском водохранилище представлен двумя экологическими формами - тугорослой прибрежной и крупной пелагиальной (Вышегородцев и Зуев, 2002). Половой зрелости достигает в возрасте 3 - 5 лет. Окунь нерестится при температуре 8 - 11 °С в период с апреля по июнь (Чупров, 2015). Икра мелкая, откладывается на прошлогоднюю растительность, коряги, рыболовные сети (Вышегородцев и Зуев, 2002).

Сибирская плотва, *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas, 1814), встречается во многих водоемах и водотоках центральной и южной части Красноярского края. Речной и озерный вид, предпочитающий глубокие участки с чистой водой и медленным течением; в реках с холодной водой и быстрым течением практически не встречается (Вышегородцев и Зуев, 2002; Чупров, 2015). Плотву относят к эврифагам. Основу питания составляют моллюски и водоросли, встречаются также личинки ручейников, веснянок и поденок (Чупров, 2015; Olen et al., 2017). Организмы зоопланктона также могут составлять большую долю рациона плотвы, особенно в литоральной зоне водоемов (Бастанов и Дерхо, 2018). Длина тела плотвы составляет 17 - 24 см, масса 120 - 240 г. Половой зрелости достигает в 4-5 лет (Вышегородцев и Зуев, 2002). Нерестится поздней весной и в начале лета (конец мая - июнь). Икру плотва откладывает одновременно на затопленные кустарники, подводную растительность (Чупров, 2015).

Кроме описанных выше видов, в Красноярском водохранилище отлавливали леща, как одного из доминирующих видов в данном водоеме.

Лещ, *Abramis brama orientalis* (Linnaeus, 1758), был акклиматизирован и успешно натурализовался в Красноярском водохранилище (Чупров, 2015). В дальнейшем проник в р. Енисей и получил широкое распространение, вплоть до Полярного круга. Предпочитает стоячие водоемы или участки рек с замедленным течением, в которых придерживается глубоких русловых участков и ям (Вышегородцев и Зуев, 2002). Питается в основном

организмами бентоса: моллюсками, червями, личинками насекомых, но может потреблять и растительную пищу (Volta et al., 2013; Чупров, 2015). Отмечается также питание леща зоопланктоном и детритом в условиях недостатка бентосной кормовой базы (Никитенко и Щербина, 2014). В Красноярском водохранилище лещ может вырастать до 50 см, при массе до 4 кг, однако в других водоемах размеры обычно значительно меньше (Вышегородцев и Зуев, 2002). Половой зрелости достигает к 4 - 8 году жизни. Нерестится при температуре воды 13 - 15°C в июне, откладывая икру на растительный субстрат (Чупров, 2015). Нерест единовременный, но может быть продолжительным - от 10 до 20 дней (Вышегородцев и Зуев, 2002).

Все описанные виды рыб имеют важное промысловое значение как объекты промышленного и любительского лова. Так, например, в 2015 году в Красноярском крае было выловлено 940 тонн окуня, 201 тонн плотвы, 170 тонн леща и 15 тонн щуки (Богданов и др., 2016).

2.3 Отбор и обработка проб

Основной отлов рыбы и отбор образцов кормовых объектов происходил в течение вегетационных сезонов (июнь - август) 2014- 2017 гг. Кроме того, рыбу отлавливали в январе (2016 г.) и марте (2015 г.). Отлов рыбы осуществляли ставными жаберными сетями (шаг ячей от 30 до 70 мм) и крючковой снастью в зимний период. После отлова измеряли общую длину (L) и массу (W) особей. Желудки или желудочно-кишечные тракты извлекали и хранили в 4%-ном растворе формальдегида, до последующего анализа. Также извлекали гонады для определения пола, стадии зрелости и гонадосоматического индекса по стандартной методике (Петлина, 1987).

Для биохимических анализов у отловленных рыб отбирали ткани белых мышц (на 1-2 см ниже спинного плавника), а также у некоторых особей - ткани печени и гонад. Каждую пробу массой 0,5-1 г формировали из тканей только одного экземпляра рыб. Массу образцов измеряли с точностью

до ± 1 мг. Образцы тканей для определения содержания ЖК помещали в смесь хлороформ : метанол (2 : 1 по объему) и хранили в морозильной камере при температуре - 20°C. Пробы тканей для определения влажности и элементного состава, собранные из тех же особей, что и на содержание ЖК, высушивали в сушильной камере до постоянного веса. Данные образцы хранились в эксикаторе до последующего анализа.

Для определения положения рыб в трофических сетях во всех водоемах, кроме Красноярского водохранилища, дважды за период исследований производили сбор организмов зоопланктона и бентоса. Зоопланктон отбирали сетью Апштейна (размер ячеек ~ 110 мкм), с половины глубины водоема до поверхности, в одном или нескольких местах в акватории. В лаборатории зоопланктон концентрировали и промывали на сите (110 мкм). Бентосных беспозвоночных собирали в литоральной зоне вручную или с использованием пробоотборника Экмана-Берджи. Организмы зообентоса сортировали в лаборатории до уровня класса или порядка. После сортировки живых животных помещали в отстоянную водопроводную воду на несколько часов, для опорожнения кишечных трактов. Затем планктонные и бентосные образцы высушивали в сушильном шкафу при 65 °С в течение суток. Образцы хранили в эксикаторе для дальнейшего анализа стабильных изотопов углерода и азота.

2.4 Методы изучения питания рыб

Исследование питания рыб проводилось визуальным способом и методом стабильных изотопов (Романов и др., 2012; Попова и Решетников, 2011; Лесонен и др., 2016). Желудок или желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) вскрывали и изучали состав пищевого комка под бинокулярным микроскопом. Пищевые объекты сортировали и определяли до крупных систематических групп. Пищевой комок, а также отдельные группы пищевых объектов взвешивали для определения их массовой доли (Лесонен и др.,

2016). Определение доли планктонных организмов выполняли на основании учета их численности с использованием камер Богорова и Горяева, расчетов биообъема (бимассы) по принятым коэффициентам, и пересчета величин на весь пищевой комок.

Для характеристики питания использовали следующие показатели: FO% - частота встречаемости компонента питания (1); N% - численная доля компонента (2); W% - массовая доля компонента (3); IR% - индекс относительной значимости компонента (4 и 5) (Yazıcıoğlu et al., 2016).

$$FO\% = ni/n \times 100\% \quad (1)$$

где FO% - частота встречаемости, ni - число желудков, содержащих компонент питания, n - число наполненных желудков.

$$N\% = Ni/N \times 100\% \quad (2)$$

где N% - численная доля компонента питания, Ni - число особей пищевого объекта, N - численность пищевых объектов.

$$W\% = Wi/W \times 100\% \quad (3)$$

где W% - массовая доля компонента питания, Wi – суммарная масса особей пищевого объекта, W - масса пищевого комка.

$$IRi = (N\% + W\%) \times FO\% \quad (4)$$

$$IR\% = (IRi/\sum IRi) \times 100\% \quad (5)$$

где IR% - относительная значимость компонента питания.

2.4.1 Изучение питания рыб методом анализа стабильных изотопов углерода и азота

Соотношение стабильных изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и азота $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в общем органическом веществе мышц рыб и биомассе беспозвоночных определяли на изотопном масс-спектрометре Delta V Plus, сопряжённом с элементным анализатором (Thermo Fisher Scientific Corporation, США).

Данные изотопного анализа выражали общепринятым способом, а именно в виде разности между соотношением тяжёлых и лёгких изотопов в пробе и стандартном образце (Vander Zanden et al., 2011):

$$\delta R(\text{‰}) = [R_{\text{проба}}/R_{\text{стандарт}} - 1] \times 10^3 \quad (6),$$

где $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ or ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$, т.е. соотношение тяжёлых и лёгких изотопов углерода или азота в пробе и в стандарте. Для углерода в качестве стандарта используется ископаемый известняк Vienna PeeDee Belemnite (PDB), для азота стандартом служит атмосферный азот N_2 . Точность измерений проверяли ежедневно с использованием вторичного референтного материала USGS40 Международного агентства по атомной энергии (L-глутаминовая кислота, $\delta^{15}\text{N} = -4,5\text{‰}$ и $\delta^{13}\text{C} = -26,39\text{‰}$). Аналитическая воспроизводимость составляла $\pm 0,2\text{‰}$ для C и $\pm 0,3\text{‰}$ для N.

Изотопные данные биомассы рыб и беспозвоночных использовали для расчета вклада пелагических и бентосных источников в питание рыб, с помощью двухзвенной смешанной модели (Vander Zanden et al., 2011; Young et al., 2015). Согласно данному подходу считается, что суммарный вклад бентосных и пелагических пищевых источников в диету рыб составляет 100 % и численно равен разнице максимального изотопного соотношения углерода у какого-либо бентосного пищевого объекта и минимального соотношения углерода у планктонного пищевого объекта. Исходя из этих постулатов, рассчитывали процент вклада литорально-бентосных источников (% БИ) в рацион вида по следующей формуле:

$$\% \text{ БИ} = (\delta^{13}\text{C}_{\text{рыба}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{планктон}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{бентос}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{планктон}}) \times 100 \quad (7),$$

где $\delta^{13}\text{C}_{\text{рыба}}$ – изотопное соотношение углерода вида рыб, $\delta^{13}\text{C}_{\text{планктон}}$ – изотопное соотношение углерода планктона, $\delta^{13}\text{C}_{\text{бентос}}$ – изотопное соотношение углерода в бентосе. В качестве объектов пелагиали и литорали-бентали, для расчетов использовали значения изотопных сигналов зоопланктона и брюхоногих моллюсков (либо амфиподных рачков в оз. Собачье), соответственно.

Значения изотопных соотношений азота планктона использовали как базовую линию пелагиали; в качестве базовой линии бентали-литорали применяли изотопные сигналы моллюсков (за исключением оз. Собачьего, где в качестве базовой линии бентали было принято среднее значение азотных сигналов моллюсков, рачков и ручейников). Далее трофические позиции видов рыб в каждом водоеме определяли согласно модели (Post, 2002) с инкрементом между соседними трофическими уровнями, принятым как 3,4‰ (Vander Zanden et al., 1997).

2.5 Определение состава и содержания жирных кислот в тканях рыб

2.5.1 Выделение липидов и трансэтерификация жирных кислот

Для определения состава и содержания ЖК, пробы тканей рыб гомогенизировали с проведением одновременной экстракции общих липидов по методу Фолча в модификации (Gladyshev et al., 2015a). Для количественного определения ЖК на единицу массы ткани, перед обработкой в пробы добавляли аликвоты раствора внутреннего стандарта (нонадекановая кислота, 19:0) в хлороформе. Концентрация внутреннего стандарта составляла 1 мг/мл, соотношение массы добавляемого стандарта и массы пробы было ~ 1 : 1000. После добавления внутреннего стандарта, пробы трижды гомогенизировали с использованием ступки и стеклянных бус в 3-5 мл смеси хлороформ : метанол (2 : 1, по объему).

Полученные экстракты пропускали через слой безводного Na_2SO_4 для удаления влаги и объединяли. Растворители выпаривали из экстракта на роторно-вакуумном испарителе (RV-6M, ИКА-Werke, Германия) при температуре 35-40 °С.

Далее выполняли кислотную трансэтерификацию липидов в смеси метанол : H_2SO_4 (40:1, по объему) объемом 0,5-0,6 мл, с добавлением 3 капель бензола для стабилизации, в течение 1,5 - 2 часов на водяной бане при

температуре 85 °С. Реакцию получения метиловых эфиров жирных кислот (МЭЖК) завершали добавлением к реакционной смеси 1 мл дистиллированной воды и 2-4 мл гексана. Смесь несколько раз интенсивно встряхивали, гексановую фазу, содержащую МЭЖК, промывали водой в делительной воронке и осушали пропусканием через безводный Na₂SO₄. Затем гексан удаляли из раствора под вакуумом при 35 °С. Полученные МЭЖК хранили при – 20 °С до проведения газо-хроматографического анализа.

2.5.2 Газовая хроматография, идентификация и количественное определение жирных кислот

Анализы МЭЖК выполняли на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (ГЖХ-МС, модель 6890/5975С, "Agilent Technologies", США). Условия анализа следующие: несущий газ гелий, ввод с делением потока, капиллярная колонка HP-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0.25 мм. Применялся температурный градиент: 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 инжектора составляла 250°С, интерфейса - 280°С; энергия ионизации детектора - 70 эВ, сканирование проводили в диапазоне 45-450 атомных единиц.

Пики МЭЖК на хроматограммах идентифицировали по полученным масс-спектрам, сравнением со спектрами, имеющимися в базе данных NIST-2005 (Agilent Technologies, США), а также сравнением времен удерживания с таковыми стандартов (Supelco, США).

Количественное содержание индивидуальных ЖК (C_i , мг г⁻¹ сырой массы) определяли по формуле 8:

$$C_i = (S_i \times C_{st} \times W_{st}) / (W_p \times S_{st}) \quad (8)$$

где C_{st} - концентрация внутреннего стандарта (мг мл^{-1}), S_i - площадь пика ЖК (условные единицы), S_{st} - площадь пика внутреннего стандарта (условные единицы), W_p - масса пробы (г), W_{st} - объем добавленного внутреннего стандарта (мл).

2.6 Методы статистической обработки

Статистическая обработка результатов выполнена с использованием стандартных статистических методов. Для расчетов описательной статистики использовали MS Excel 2007, для мультивариантного дискриминантного анализа, однофакторного и двух-факторного дисперсионного анализа (ANOVA) и мультивариантного анализа методом главных компонент применяли пакет STATISTICA, версия 9 (Stat Soft Inc., Тулса, США).

Перед дисперсионным анализом, данные проверяли на соответствие нормальному распределению по критерию Колмогорова – Смирнова (Лакин, 1990). При отсутствии нормального распределения значений, параметр исключался из дисперсионного анализа или анализировался с использованием теста Крускала-Уоллиса. При наличии достоверных показателей ANOVA ($p < 0,05$) для какого-либо параметра, оценивали достоверность различий между средними значениями с помощью LSD *post hoc* теста Фишера.

Глава 3. ВЛИЯНИЕ КОРМОВОЙ БАЗЫ И ЕЕ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В РЫБАХ

Кормовая база, определяемая биотопом и сезоном, как правило, оказывает наибольшее влияние на состав и содержание ЖК рыб (Ahlgren et al., 1996, 2009; Sushchik et al., 2006; Czesny et al., 2011; Guler et al., 2011; Vasconi et al., 2015). Это справедливо в первую очередь для рыб одной систематической группы, семейства, отряда и т.п. (Gladyshev et al., 2018). Сезонные изменения видового состава планктона и бентоса, основных кормовых объектов рыб, определяются сменой температурного режима и условий освещенности в водоеме, влияющей на жизненные циклы гидробионтов. Так в холодное время года в водоеме будут доминировать холодолюбивые организмы, многие из которых могут накапливать ПНЖК. В течение вегетационного сезона, в водоемах умеренного климата, где вода прогревается до 20-25 °С, таксономический состав планктона и бентоса заметно меняется.

Зимний период является критическим для выживания большинства организмов, обитающих в водоемах умеренного и субарктического поясов. Многие организмы, в том числе и некоторые виды рыб, зимой не питаются и снижают интенсивность метаболических процессов, пребывая в состоянии спячки или оцепенения (Чупров, 2015). При этом в вегетационный сезон такие виды активно питаются, накапливая питательные вещества к зиме. Другие виды рыб продолжают питаться, меняя при этом рацион. Так, например, арктический голец (*Salvelinus alpinus*), обитающий в северных широтах, в зимний период переходит с питания литоральным-бентосными организмами на пелагический зоопланктон (Eloranta et al., 2013). Стоит отметить также, что в некоторые периоды сезона, а именно весной при половодье, в трофических сетях водоема часто увеличивается доля аллохтонного вещества и бактериальной продукции (Brett et al., 2017).

Помимо кормовой базы и ее сезонных изменений, содержание ЖК зависит от пищевого поведения вида рыбы (фитофаг, планто-бентофаг, ихтиофаг, эврифаг) и его положения в трофической сети (Ahlgren et al., 2009; Czesny et al., 2011; Vasconi et al., 2015). Так, пресноводные виды, питающиеся преимущественно рыбой, имели более высокие уровни ПНЖК по сравнению с рыбами с иным пищевым поведением (Williams et al., 2014; Vasconi et al., 2015). Накопление ПНЖК у рыб, занимающих более высокое положение в трофических сетях, может быть обусловлено большей эффективностью трофического переноса ПНЖК, по сравнению с таковой общего органического углерода (Gladyshev et al., 2011).

Впервые сравнение содержания ЖК у рыб разных трофических уровней было проведено G. Ahlgren с коллегами (1996). В данной работе авторы сравнили структурные группы ЖК (НЖК, МНЖК, ПНЖК). Однако важным представляется сравнение индивидуальных ЖК в биомассе рыб разного трофического уровня, поскольку трофический перенос отдельных п-3 ПНЖК, включая ЭПК и ДГК, может происходить с разной эффективностью (Strandberg et al., 2015).

В данной главе рассматривается влияние кормовой базы на содержание ЭПК и ДГК в двух ихтиоядных (окунь и щука) и двух планкто-бентоядных (плотва и лещ) видах рыб из крупного мезотрофного водоема, Красноярского водохранилища (Таблица 3.1). Чтобы учесть возможное влияние сезонных изменений кормовой базы на рацион и трофические уровни рыб, была изучена динамика состава ЖК-маркеров у двух видов, окуня и плотвы, в течение вегетационного периода.

Таблица 3.1 – Краткая характеристика исследуемых видов рыб, выловленных из Красноярского водохранилища. L – средняя длина особи, W – средняя масса.

Вид	Период отлова	L, см	W, г	Число проб*
Окунь	июнь 2014, март, июнь-август 2015	21,9 ± 1,5	138,2 ± 21,8	37 (11)
Плотва	июнь 2014, июнь-август 2015	26,0 ± 1,2	183,7 ± 26,5	24 (11)
Щука	июнь 2014	64,1 ± 3,4	526,3 ± 30,6	5 (5)
Лещ	июнь 2015	44,2 ± 2,6	641,2 ± 53,5	5 (5)

* Вне скобок – число проб для анализов ЖК, в скобках - число проб для анализа стабильных изотопов углерода и азота.

3.1 Характеристика и сезонные особенности питания рыб в Красноярском водохранилище

Характер питания плотвы, окуня, щуки и леща из Красноярского водохранилища широко описан в литературе, однако часто пищевое поведение данных рыб, обитающих в разных водоемах, отличается. Для уточнения состава пищевых объектов и типа питания исследуемых рыб был использован анализ содержимого ЖКТ. Для выяснения происхождения органического вещества пищевых источников рыб и их трофической позиции проводили анализ стабильных изотопов азота и углерода в мышечной ткани рыб.

Пропорции компонентов питания, обнаруженных в ЖКТ изученных видов рыб, представлены в Таблице 3.2. Рацион окуня в Красноярском водохранилище в весенние месяцы составляли организмы зоопланктона,

тогда как в начале лета питание было смешанным. В июле и августе в рационе окуня преобладала рыба, в основном молодь плотвы (Таблица 3.2). Рацион плотвы в июне включал бентосных беспозвоночных и зоопланктон, в остальные летние месяцы в основном состоял из детрита и водорослей (Таблица 3.2). Для щуки и леща состав пищевых объектов определяли только в июне. Рацион щуки в основном включал рыбу, тогда как лещ потреблял зоопланктон, как правило, копепод и кладоцер (Таблица 3.2).

Результаты анализа стабильных изотопов приведены на Рисунке 3.1. Лещ и плотва имели почти равные средние значения $\delta^{15}\text{N}$, что указывало на их близкие трофические позиции, а также сходные средние значения $\delta^{13}\text{C}$, что говорит об использовании ими одних и тех же источников углерода (Рисунок 3.1). Средние значения изотопных соотношений окуня были выше, чем у плотвы и леща, на 2,7 и 2,6 ‰ соответственно (Рисунок 3.1); различия были статистически значимыми (t-критерий Стьюдента $t = 4,36$, $p < 0,001$, число степеней свободы $d.f = 20$ и $t = 2,62$, $p < 0,05$, $d.f. = 14$, соответственно).

У щуки средние значения $\delta^{15}\text{N}$ были выше, чем у плотвы и леща на 3,2 и 3,0 ‰, соответственно. Различия показателя между щукой и плотвой были статистически значимым, $t = 3,88$, $p < 0,01$, $df = 14$ (Рисунок 3.1). Средние значения $\delta^{15}\text{N}$ у щуки и окуня достоверно не отличались. Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ щуки было значительно ниже, чем у такового окуня ($t = 2,78$, $p < 0,05$, $df = 8$). Значения $\delta^{13}\text{C}$ леща и плотвы существенно не различались и перекрывались с окунем (Рисунок 3.1). Разница средних значений $\delta^{13}\text{C}$ между щукой и плотвой составила 2,0 ‰ и была статистически значимой ($t = 2,72$, $p < 0,05$, $df = 14$), но с лещом разница была незначительной ($t = 1,61$, $p = 0,053$, $df = 8$).

Традиционным значением константы фракционирования между трофическими уровнями $\Delta\delta^{15}\text{N}$ для водных животных принято считать 3,4 ‰ (Vander Zanden, Rasmussen 2001; Barnard et al., 2006; Lau et al., 2009), а для мышечной ткани рыбы - 3,2 ‰ (Nilsen et al., 2008).

Таблица 3.2 - Состав пищевых объектов в желудочно-кишечных трактах четырех видов рыб из Красноярского водохранилища (2014 - 2015 гг.): N - число изученных ЖКТ; n- число пустых ЖКТ.

Вид	Месяц	N/n	Моллюски	Веснянки	Поденки	Копеподы	Кладоцеры	Детрит	Рыба	Зеленые водоросли	Диатомовые водоросли	Цианобактерии
Окунь												
	март	7/0				+	+++	+			+	
	июнь	15/3	+	++	++	+	++			+		
	июль	10/2	+			++			+++	+		+
	август	5/0							+++	++		+
Плотва												
	июнь	14/1	+	++	++		++			+	+	
	июль	4/1					+	++		++	+	++
	август	5/0						+++		++		+
Шука												
	июнь	5/0	+					++	+++			
Лещ												
	июнь	5/0	+			++	+++			+	+	

Примечание:

- +++ доля компонента была в пределах 30-60 % от общего объема содержимого ЖКТ;
- ++ доля компонента была в пределах 10-30 % от общего объема содержимого ЖКТ;
- + доля компонента была в пределах 1-10 % от общего объема содержимого ЖКТ.

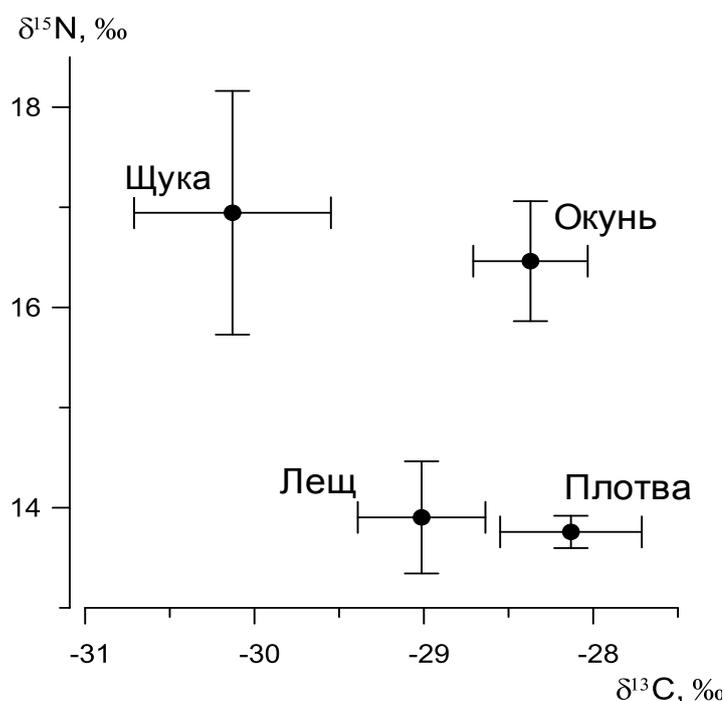


Рисунок 3.1 Средние значения изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в мышечной ткани четырех видов рыб из Красноярского водохранилища (июнь 2014-2015 гг.).

Таким образом, согласно изотопным соотношениям азота, трофические положения плотвы и леща в Красноярском водохранилище отличались от таковых окуня и щуки примерно на один трофический уровень. Действительно, анализ содержимого ЖКТ показал, что плотва и лещ потребляли бентосных и планктонных организмов.

Также важно подчеркнуть, что согласно значениям $\delta^{13}\text{C}$, окунь и плотва получали органический углерод из одного и того же источника, в то время как щука, вероятно, использовала другие источники углерода. Значения $\delta^{13}\text{C}$ в мышечной ткани леща были промежуточными между ними.

Анализ стабильных изотопов азота и исследования пищевого комка подтвердили, что щука, обитающая в Красноярском водохранилище, - ихтиофаг. Окунь в Красноярском водохранилище может характеризоваться как хищным, так и всеядным пищевым поведением. В свою очередь, плотва и лещ Красноярского водохранилища являлись планктобентофагами.

3.2 Состав и содержание жирных кислот в мышечной ткани рыб с разным типом питания, обитающих в Красноярском водохранилище

Различия трофических уровней и используемых источников углерода исследуемых рыб может влиять на их профиль ЖК. Для проверки этого предположения анализировали ЖК состав особей исследуемых видов, выловленных из водохранилища в один и тот же период (июнь).

В мышечной ткани окуня были отмечены наиболее высокие проценты кислот 16:1n-9, 20:1n-9 и самые низкие проценты 18:3n-3 по сравнению с другими видами (Таблица 3.3). Окунь имел значительно более низкий процент кислоты 18:1n-9, чем плотва и лещ (Таблица 3.3). В мышечной ткани щуки был отмечен достоверно самый низкий уровень 16:1n-7 и 20:4n-6, по сравнению с другими видами рыб (Таблица 3.3). У плотвы был самый низкий процент 22:6n-3, тогда как процентное содержание 22:5n-6 было достоверно выше, чем у других видов рыб (Таблица 3.3). В мышцах леща отмечен самый высокий процент 15-17 РЖК (Таблица 3.3). Рыбоядные виды, окунь и щука, имели значительно более низкие проценты кислот 18:2n-6 и 20:5n-3, но значительно более высокий процент 22:6n-3 в тканях, чем планктобентофаги, плотва и лещ (Таблица 3.3). Уровни кислот 14:0, 16:0 и 18:4n-3 среди изученных видов рыб существенно не различались (Таблица 3.3).

Мультивариантный дискриминантный анализ выявил достоверные различия ЖК профиля всех четырех видов рыб. Значения дискриминантных функций корней 1 и 2 были высокими и статистически значимыми, а суммарная доля дисперсии, объясняемая этими корнями (дискриминационная сила), составляла 95,0 %. Корень 1 разделял ихтиофагов, окуня и щуку, и планктобентофагов, плотву и леща (Рисунок 3.2). Рыбоядная щука и всеядный окунь отличался от рыб

Таблица 3.3 – Состав (% от суммы ЖК) и содержание (мг г⁻¹ сырой массы) жирных кислот в четырех видах рыб из Красноярского водохранилища (июнь, 2014-2015 гг.). *F*– значения критерия Фишера, *p* – уровень значимости (достоверные значения выделены жирным шрифтом). Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию LSD (наименьшего значимого различия) Фишера для post hoc теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных значениях критерия Фишера *F* (*p* > 0,05), post hoc тест не проводили.

ЖК	Окунь	Щука	Плотва	Лещ	<i>F</i>	<i>p</i>
14:0, %	1,0 ± 0,0	1,0 ± 0,2	1,4 ± 0,1	1,2 ± 0,3	1,4	0,2478
15:0	0,3 ± 0,0 ^{AB}	0,4 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	3,5	0,0255
16:0	20,0 ± 0,4	19,9 ± 0,5	20,1 ± 0,7	18,0 ± 0,4	1,6	0,2090
16:1n-9	1,1 ± 0,0 ^B	0,5 ± 0,1 ^A	0,4 ± 0,1 ^A	0,5 ± 0,1 ^A	16,1	0,0000
16:1n-7	3,5 ± 0,2 ^B	1,8 ± 0,3 ^A	3,0 ± 0,2 ^B	2,8 ± 0,5 ^B	5,5	0,0032
15-17РЖК*	0,9 ± 0,1 ^A	1,2 ± 0,1 ^A	0,9 ± 0,1 ^A	1,9 ± 0,4 ^B	7,6	0,0004
17:0	0,4 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,0 ^{AB}	0,4 ± 0,0 ^B	0,5 ± 0,1 ^A	3,3	0,0319
18:0	5,1 ± 0,2 ^A	5,9 ± 0,4 ^{BC}	5,2 ± 0,1 ^{AB}	6,2 ± 0,3 ^C	4,0	0,0150
18:1n-9	6,7 ± 0,3 ^A	7,7 ± 0,4 ^{AB}	8,1 ± 0,5 ^B	9,1 ± 0,9 ^B	3,5	0,0247
18:1n-7	2,9 ± 0,1 ^A	2,4 ± 0,1 ^A	3,0 ± 0,1 ^{AB}	3,4 ± 0,4 ^B	3,6	0,0229
18:2n-6	1,8 ± 0,1 ^A	2,2 ± 0,2 ^A	3,1 ± 0,1 ^B	2,9 ± 0,4 ^B	15,9	0,0000
18:3n-3	1,1 ± 0,1 ^A	1,7 ± 0,3 ^B	1,6 ± 0,1 ^B	1,7 ± 0,3 ^B	4,1	0,0140
18:4n-3	0,5 ± 0,1	0,9 ± 0,2	0,5 ± 0,0	0,5 ± 0,1	2,7	0,0621
20:1n-9	0,6 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^C	0,2 ± 0,1 ^B	13,2	0,0000
20:4n-6	8,5 ± 0,2 ^{BC}	5,2 ± 0,4 ^A	9,0 ± 0,5 ^C	7,2 ± 0,5 ^B	9,2	0,0001
20:5n-3	7,6 ± 0,3 ^A	7,0 ± 0,3 ^A	11,9 ± 0,6 ^B	9,9 ± 0,7 ^C	21,7	0,0000
22:5n-6	2,3 ± 0,1 ^B	2,0 ± 0,2 ^{BC}	1,0 ± 0,1 ^A	1,5 ± 0,1 ^C	23,7	0,0000
22:5n-3	2,1 ± 0,1 ^A	2,1 ± 0,2 ^A	3,6 ± 0,2 ^B	2,6 ± 0,2 ^A	18,2	0,0000
22:6n-3	28,1 ± 0,8 ^A	32,9 ± 1,8 ^B	19,7 ± 0,7 ^C	22,9 ± 1,6 ^C	31,9	0,0000
20:5n-3, мг г ⁻¹	0,3 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^A	9,0	0,0001
22:6n-3	1,2 ± 0,1 ^A	1,9 ± 0,1 ^B	0,9 ± 0,1 ^C	0,7 ± 0,1 ^C	13,7	0,0000
20:5n-3 + 22:6n-3	1,5 ± 0,1 ^A	2,3 ± 0,1 ^B	1,5 ± 0,1 ^A	1,1 ± 0,1 ^C	7,2	0,0007
ΣЖК	4,4 ± 0,3	5,7 ± 0,3	4,9 ± 0,4	3,3 ± 0,6	2,8	0,0556
n6/n3	0,4 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^A	8,7	0,0002

Примечание:* 15-17 РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот с 15 и 17-атомами углерода в цепи.

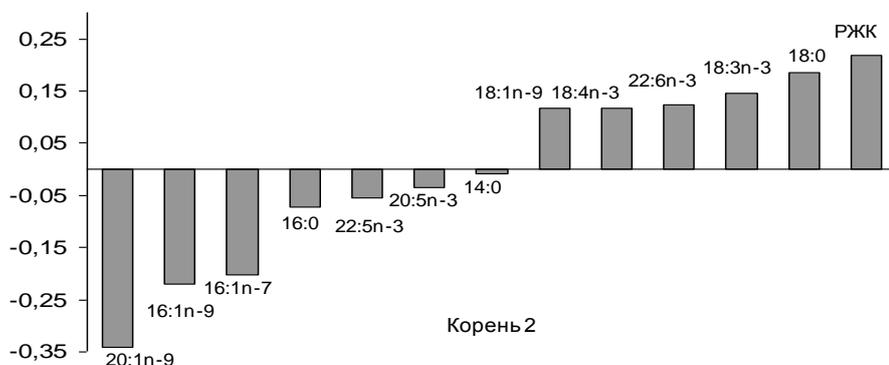
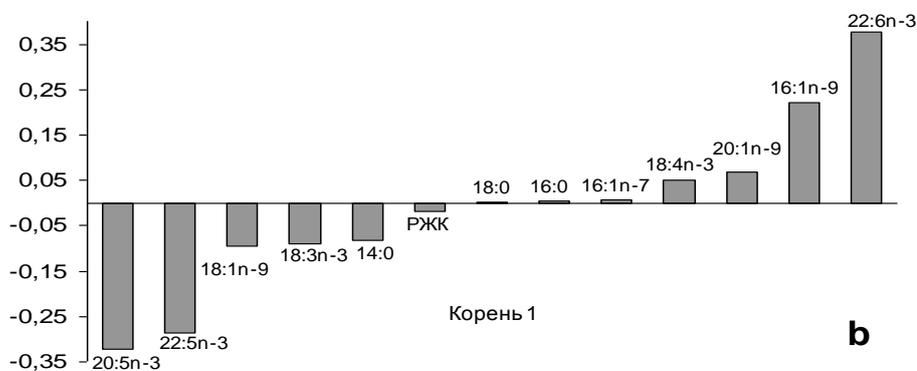
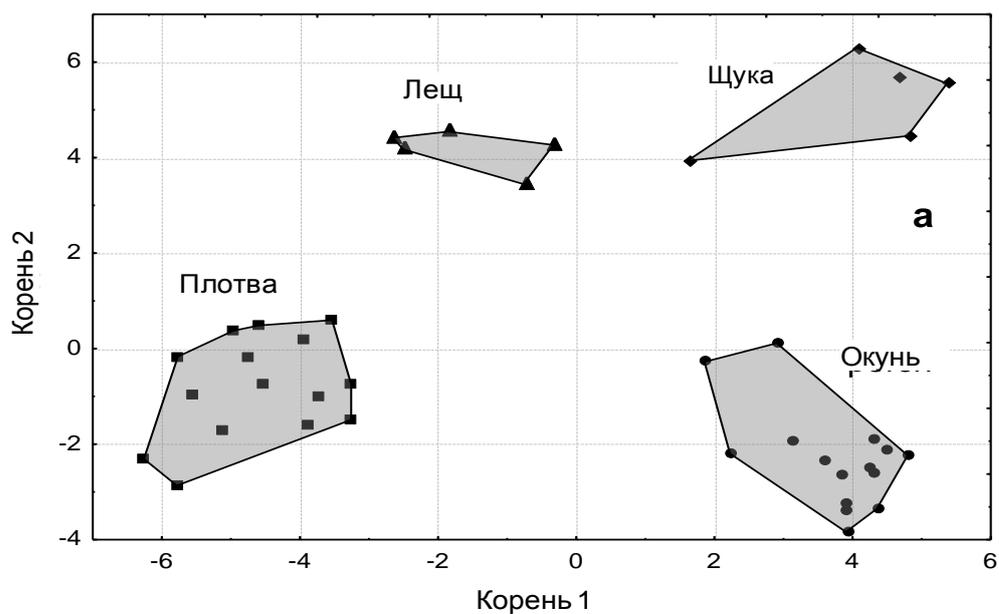


Рисунок 3.2 - Мультивариантный дискриминантный анализ состава жирных кислот (% от суммы ЖК) мышечной ткани четырех видов рыб из Красноярского водохранилища (июнь, 2014 – 2015 гг.); Корень 1 (канонический $R = 0,972$, степень свободы, $d.f. = 104$, $p < 0,001$) и Корень 2 ($R = 0,947$, $d.f. = 84$, $p < 0,001$). а) Рассеяние канонических значений проб рыб для двух дискриминатных функций; б) Факторная нагрузка жирных кислот.

нижних трофических уровней более высоким содержанием ДГК и более низким содержанием ЭПК. По второй дискриминантной функции (корень 2) более высокие уровни 15-17РЖК отделяли леща и щуку от плотвы и окуня, которые, в свою очередь, характеризовались более высоким уровнем 20:1n-9 (Рисунок 3.2).

Известно, что 15-17РЖК являются биомаркерами бактериального вещества (Napolitano, 1999), а кислота 20:1n-9 может быть маркером планктонных копепод (Graeve et al., 2005). Результаты дискриминантного анализа и выявленные ЖК-маркеры хорошо согласуются с распределением углеродных изотопных соотношений рыб, и, следовательно, подтверждают ведущую роль детритных литоральных трофических цепей для щуки и леща, обитающих в Красноярском водохранилище. Как известно, пищевое поведение щуки может быть довольно гибким (Beaudoin et al., 2001), однако ее основным способом питания является засадная охота в прибрежных зонах (Zambrano et al., 2006), богатых детритом как автохтонного, так и аллохтонного происхождения. Рацион взрослых особей леща, как правило, состоит из донных организмов, что также объясняет использование детритных пищевых цепей (Michel, Oberdoff, 1995). В то же время плотва и окунь, согласно ЖК-маркерам и значениям $\delta^{13}C$, используют главным образом пелагические пищевые сети.

Как анализ ЖК-маркеров, так и анализ стабильных изотопов характеризуют пищевые источники органического вещества, потребляемые и ассимилируемые организмом в течение длительного периода времени, в отличие от анализа содержимого желудка, описывающего единичное кормление (Davis et al., 2012). В данном исследовании анализ содержимого ЖКТ отчасти противоречил результатам, полученным по ЖК-маркерам и изотопным соотношениям. Например, лещ в июне в основном потреблял планктонных кладоцер и копепод, хотя биохимические маркеры указывали на бентосные источники пищи. Такое пищевое поведение леща отмечалось

при слабом развитии или угнетении бентосных сообществ (Никитенко и Щербина, 2014). Для Красноярского водохранилища такая ситуация может быть весьма вероятна из-за малой площади мелководья и значительных колебаний уровня воды (Вышегородцев и др., 2005).

Многомерный дискриминантный анализ выявил явные различия между рыбацкими видами и планктобентофагами, трофическое положение которых было определено по анализу изотопов азота. Рыбы-ихтиофаги, окунь и щука, имели значительно более высокие проценты ДГК, но значительно более низкие проценты ЭПК, чем планкто-бентоядные рыбы, плотва и лещ. Эффективность переноса ПНЖК между трофическими уровнями, другими словами их селективное накопление, была показана в работе Strandberg et al. (2015). В цитируемом исследовании планктонные рыбы имели более высокий процент ДГК, чем зоопланктон, тогда как процент ЭПК не увеличивался или даже снижался (Strandberg et al. 2015). Таким образом, согласно приведенным данным, только ДГК, а не ЭПК, избирательно накапливается в организмах более высокого трофического уровня. В исследованиях Williams et al. (2014) и Vasconi et al. (2015), рыбы-ихтиофаги, включая окуня и щуку, также накапливали в мышцах большие количества ДГК.

Помимо селективного удерживания из пищевых источников, часть ДГК тканей рыб может быть результатом собственной биохимической конвертации других n-3 ПНЖК, поступающих с пищей. Известно, что ДГК играет критическую роль в функционировании нервной системы (мозга и глаз) у рыб (Sargent et al., 1999; Tocher, 2003; Trushenski et al., 2012; Mozanzadeh et al., 2015; Rombenso et al., 2015). Возможно, более высокие уровни ДГК у рыб-ихтиофагов, щуки и окуня, могут быть связаны с их пищевым поведением, а именно с охотой на крупную подвижную добычу, что требует развитой нервной системы.

Таким образом, было показано влияние кормовой базы и типа питания на состав и содержание ЖК, в том числе длинноцепочечных n-3 ПНЖК, у рыб, обитающих в одном водоеме.

3.3 Динамика состава жирных кислот окуня и плотвы Красноярского водохранилища в течение вегетационного сезона

Влияние кормовой базы на состав ЖК мышечной ткани рыб, показанное выше, было установлено на особях, выловленных в одном месяце. Однако, кормовая база рыб подвержена заметным сезонным изменениям, обусловленным сменой видового состава бентосных и планктонных сообществ, периодическим поступлением аллохтонного вещества, и т.д. Выявить возможные сезонные изменения в питании рыб можно путем анализа ЖК-маркеров, накапливаемых в тканях при ассимиляции органического вещества тех или иных пищевых источников. Для этого был изучен ЖК состав мышечной ткани окуня и плотвы Красноярского водохранилища в течение вегетационного сезона. Окунь отлавливался в марте, когда он уже активно питался, а также в течение летних месяцев. Содержание ЖК в мышечной ткани плотвы изучалось в период нагула с июня по август. Результаты представлены в таблицах 3.4 и 3.5.

В биомассе окуня в марте уровни кислот 14:0, 15:0, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:5n-3 были значительно выше, а уровни 16:1n-9, 18:0 и 22:6n-3 – значительно ниже, чем в летние месяцы (Таблица 3.4). Процентное содержание 16:1n-7, 17:0, 18:2n-6, 18:3n-3, 20:1n-9 и 22:5n-6 в биомассе окуня не имело какого-либо сезонного тренда, но варьировало по месяцам (Таблица 3.4).

Таблица 3.4 – Состав (% от суммы ЖК) и содержание (мг г⁻¹ сырой массы) жирных кислот в мышечной ткани окуня из Красноярского водохранилища (2014-2015 гг.) *F*– значения критерия Фишера, *p* – уровень значимости (достоверные значения выделены жирным шрифтом). Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию LSD (наименьшего значимого различия) Фишера для *post hoc* теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных значениях критерия Фишера *F* (*p* > 0,05), *post hoc* тест не проводили.

ЖК	Март	Июнь	Июль	Август	<i>F</i>	<i>p</i>
14:0, %	1,2 ± 0,1 ^A	1,0 ± 0,0 ^{AB}	0,9 ± 0,1 ^B	0,8 ± 0,2 ^B	3,5	0,0258
15:0	0,4 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^B	7,1	0,0008
16:0	20,3 ± 0,5	20,0 ± 0,4	20,8 ± 0,4	20,0 ± 0,2	1,0	0,4117
16:1n-9	0,5 ± 0,0 ^A	1,1 ± 0,0 ^B	1,2 ± 0,1 ^{BC}	1,3 ± 0,1 ^C	25,1	0,0000
16:1n-7	2,2 ± 0,1 ^A	3,5 ± 0,2 ^B	2,9 ± 0,4 ^{AB}	3,6 ± 0,5 ^B	3,4	0,0292
15-17РЖК*	0,7 ± 0,0	0,9 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,9 ± 0,0	1,8	0,1735
17:0	0,5 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,6 ± 0,0 ^C	0,6 ± 0,0 ^A	45,5	0,0000
18:0	5,6 ± 0,1 ^A	5,1 ± 0,2 ^A	7,6 ± 0,1 ^B	7,4 ± 0,1 ^B	45,7	0,0000
18:1n-9	6,1 ± 0,2	6,7 ± 0,3	7,0 ± 0,3	7,3 ± 0,4	1,7	0,0000
18:1n-7	2,8 ± 0,1	2,9 ± 0,1	3,0 ± 0,2	3,2 ± 0,2	1,2	0,0000
18:2n-6	2,6 ± 0,1 ^A	1,8 ± 0,1 ^B	2,7 ± 0,3 ^{BC}	3,1 ± 0,4 ^{AC}	7,0	0,0009
18:3n-3	2,0 ± 0,0 ^A	1,1 ± 0,1 ^B	1,9 ± 0,1 ^{BC}	2,0 ± 0,1 ^{AC}	6,4	0,0015
18:4n-3	1,0 ± 0,0	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,0	0,6 ± 0,0	0,4	0,7651
20:1n-9	0,3 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^B	0,1 ± 0,0 ^B	4,6	0,0085
20:4n-6	9,9 ± 0,3 ^A	8,5 ± 0,2 ^B	6,5 ± 0,2 ^C	6,1 ± 0,4 ^C	31,0	0,0000
20:5n-3	14,2 ± 0,3 ^A	7,6 ± 0,3 ^B	9,1 ± 0,3 ^C	9,5 ± 0,5 ^C	70,4	0,0000
22:5n-6	1,5 ± 0,1 ^A	2,3 ± 0,1 ^B	1,3 ± 0,1 ^A	1,2 ± 0,1 ^A	24,7	0,0000
22:5n-3	3,0 ± 0,1 ^A	2,1 ± 0,1 ^B	2,3 ± 0,1 ^B	2,1 ± 0,1 ^B	8,8	0,0020
22:6n-3	18,8 ± 0,1 ^A	28,1 ± 0,8 ^B	25,2 ± 1,1 ^C	24,3 ± 1,2 ^C	17,6	0,0000
20:5n-3, мг г ⁻¹	0,8 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,0 ^B	68,2	0,0000
22:6n-3	1,1 ± 0,1 ^{AC}	1,2 ± 0,1 ^{AB}	0,9 ± 0,0 ^C	0,9 ± 0,0 ^C	4,5	0,0097
20:5n-3 + 22:6n-3	2,0 ± 0,1 ^A	1,5 ± 0,1 ^B	1,2 ± 0,1 ^C	1,3 ± 0,0 ^{BC}	9,0	0,0002
ΣЖК	6,0 ± 0,2 ^A	4,4 ± 0,3 ^B	3,5 ± 0,2 ^C	3,8 ± 0,2 ^{BC}	9,4	0,0001
n6/n3	0,4 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^B	8,2	0,0003

Примечание: * 15-17 РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот 15 и 17-атомами углерода в цепи.

Таблица 3.5 – Состав (% от суммы ЖК) и содержание (мг г⁻¹ сырой массы) жирных кислот в мышечной ткани плотвы из Красноярского водохранилища (2014-2015 гг.) *F*– значения критерия Фишера, *p* – уровень значимости (достоверные значения выделены жирным шрифтом). Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию LSD (наименьшего значимого различия) Фишера для *post hoc* теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных значениях критерия Фишера *F* (*p* > 0,05), *post hoc* тест не проводили.

ЖК	Июнь	Июль	Август	<i>F</i>	<i>p</i>
14:0, %	1,4 ± 0,1	0,8 ± 0,0	1,0 ± 0,0	3,0	0,0707
15:0	0,3 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,0 ^B	6,2	0,0075
16:0	20,1 ± 0,7 ^A	18,9 ± 0,5 ^{AB}	16,5 ± 0,3 ^B	4,3	0,0266
16:1n-7	3,0 ± 0,2	4,3 ± 0,5	4,4 ± 1,4	3,0	0,0707
15-17РЖК*	0,9 ± 0,1 ^A	1,8 ± 0,0 ^B	2,3 ± 0,2 ^C	33,1	0,0000
17:0	0,4 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^B	0,6 ± 0,0 ^B	55,9	0,0000
18:0	5,2 ± 0,1 ^A	6,2 ± 0,2 ^B	5,7 ± 0,1 ^{AB}	7,8	0,0028
18:1n-9	8,1 ± 0,5 ^A	10,6 ± 0,3 ^B	13,7 ± 0,6 ^C	18,7	0,0000
18:1n-7	3,0 ± 0,1 ^A	4,0 ± 0,3 ^B	4,6 ± 0,1 ^B	23,2	0,0000
18:2n-6	3,1 ± 0,1 ^A	2,6 ± 0,2 ^A	3,7 ± 0,1 ^B	5,1	0,0153
18:3n-3	1,6 ± 0,1 ^A	3,3 ± 0,1 ^B	3,1 ± 0,1 ^B	92,0	0,0000
18:4n-3	0,5 ± 0,0 ^A	0,8 ± 0,1 ^B	0,6 ± 0,0 ^{AB}	5,1	0,0158
20:1n-9	0,3 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,1 ^B	0,3 ± 0,1 ^{AB}	5,9	0,0090
20:2n-6	0,7 ± 0,1 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,1 ^B	8,0	0,0026
20:4n-6	9,0 ± 0,5 ^A	5,4 ± 0,1 ^B	5,0 ± 0,2 ^B	14,5	0,0001
20:3n-3	0,7 ± 0,0 ^A	1,2 ± 0,0 ^B	0,8 ± 0,0 ^A	20,8	0,0000
20:4n-3	1,8 ± 0,1 ^A	1,9 ± 0,0 ^A	1,3 ± 0,1 ^B	3,9	0,0375
20:5n-3	11,9 ± 0,6	12,3 ± 0,2	10,1 ± 0,2	2,0	0,1546
22:5n-6	1,0 ± 0,1 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,7 ± 0,0 ^{AB}	4,6	0,0214
22:5n-3	3,6 ± 0,2	3,1 ± 0,1	3,3 ± 0,1	1,3	0,3048
22:6n-3	19,7 ± 0,7 ^A	16,0 ± 0,6 ^B	15,1 ± 0,6 ^B	9,1	0,0015
20:5n-3, мг г ⁻¹	0,6 ± 0,0 ^A	1,4 ± 0,2 ^B	1,4 ± 0,2 ^B	24,6	0,0000
22:6n-3	0,9 ± 0,1 ^A	1,8 ± 0,2 ^B	2,1 ± 0,3 ^B	20,7	0,0000
20:5n-3 + 22:6n-3	1,5 ± 0,1 ^A	3,2 ± 0,3 ^B	3,5 ± 0,5 ^B	23,4	0,0000
ΣЖК	4,9 ± 0,4 ^A	11,3 ± 1,4 ^B	14,2 ± 2,4 ^B	26,0	0,0000
n6/n3	0,4 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^B	12,5	0,0003

Примечание: * 15-17РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот 15 и 17-атомами углерода в цепи.

В биомассе плотвы доля кислот 16:0, 20:4n-6, 22:5n-6 и 22:6n-3 значительно снизилась в период с июня по август (Таблица 3.5). Напротив, процентное соотношение 15:0, 15-17РЖК, 17:0, 18:0, 18:1n-9, 18:1n-7 и 18:3n-3 значительно увеличилось к концу лета (Таблица 3.5). Процентная доля кислот 18:2n-6, 18:4n-3, 20:1n-9, 20:3n-3 и 20:4n-3 в биомассе плотвы не имела какой-либо постепенной сезонной тенденции, но значительно различалась между месяцами.

Сезонные изменения ЖК состава гидробионтов могут быть обусловлены несколькими экологическими факторами. Многочисленные лабораторные и полевые исследования показали, что состав и содержание ЖК в тканях часто зависят не только от смены кормовой базы, но и от температуры воды (Gribble et al., 2016). Так, у окуня наблюдаемое в летние месяцы снижение уровня 14:0 одновременно со значительным увеличением процентного содержания 18:0, по сравнению с мартом, может быть вызвано гомеовязкозной адаптацией. Как известно, гипотеза гомеовязкозной адаптации предполагает, что снижение содержания ЖК с относительно низкой температурой плавления, в ответ на увеличение температуры окружающей среды, поддерживает текучесть клеточной мембраны (Arts, Kohler, 2009). Данные кислоты, 14:0 и 18:0, могут быть синтезированы рыбами *de novo* (Tocher, 2003). Те же адаптивные изменения уровней 14:0 и 18:0 в ответ на повышение температуры воды, наблюдались ранее водорослей и зоопланктона (Dodson et al., 2014; Gladyshev et al., 2015b).

Однако, другие сезонные факторы, такие как биохимический состав рациона или стадия репродуктивного цикла, могут иметь большее влияние на ЖК состав рыб, по сравнению с температурой воды (Uysal et al., 2006; Sorreman et al., 2013). Так, сезонные изменения в процентном содержании ЭПК и ДГК мышечной ткани окуня, обнаруженные в данной работе, вероятно, не были связаны с температурной адаптацией. Процент ЭПК был значительно выше в марте, чем в летние месяцы. Очевидно, что эта ЖК поступала в трофическую цепь окуня из диатомовых водорослей, имеющих

пик продуктивности весной в подледном фитопланктоне (Katz et al., 2015). Действительно, в водоеме той же водосборной территории сезонный максимум ЭПК в сестоне был отмечен в весенний период и совпал с пиком развития диатомовых водорослей (Sushchik et al., 2003, 2004; Gladyshev et al., 2010). В отличие от ЭПК, процент ДГК был самым низким в биомассе окуня весной, но значительно увеличился летом. Однако в Красноярском водохранилище не было очевидного источника ДГК, так как биомасса ее потенциальных продуцентов, а именно динофитовых и криптофитовых водорослей, была невелика (Gladyshev et al., 1993; Sushchik et al., 2004; Taipale et al., 2013). Следовательно, можно предположить, что в тканях окуня ДГК синтезировалась летом из запасов ЭПК, полученных в весенний период. В литературе имеются сведения о возможности конвертации ЭПК в ДГК у пресноводных рыб (Tocher, 2003).

Сезонные изменения уровней ЭПК и ДГК в изученном окуне из Красноярского водохранилища отличались от обнаруженной ранее динамики для окуня из других водоемов, например, Женевского озера (Mairesse et al., 2006). В этом озере окунь имел значительно более низкую долю ДГК летом, чем весной, тогда как процент ЭПК демонстрировал обратную тенденцию. Авторы данного исследования предполагали селективную мобилизацию и / или специфическое удержание ПНЖК в гонадах окуня во время созревания и нереста. Напротив, мы считаем, что в нашей работе влияние репродуктивной стадии для изученной нами популяции окуня было минимальным, в то время как преобладало влияние смены кормовой базы. Доказательства данного предположения будут представлены ниже.

В мышечной ткани плотвы процентное содержание бактериальных жирных кислот, 15:0, 15-17ЖК, 17:0 и 18:1n-7 (Napolitano, 1999) значительно увеличилось в период с июня по август, что свидетельствует об увеличении вклада бактериального вещества в пищевую цепь этого вида. Уровень кислоты 18:3n-3 также увеличился в этот период, вероятно, было обусловлено включением в цепи питания плотвы биомассы цианобактерий

(Sushchik et al., 2004), которые являются доминирующими видами фитопланктона в Красноярском водохранилище в середине лета (Gladyshev et al., 1993). Действительно, высокое содержание детрита и цианобактерий было отмечено в желудке плотвы в июле и августе, в то время как данные компоненты питания отсутствовали в июне.

Процентное содержание 20:4n-6 заметно снижалось в биомассе обоих изученных видов в период с июня по август. Эта кислота считается биомаркером аллохтонного органического вещества (Gladyshev et al., 2015a). Вероятно, весной и в начале лета, талые и дождевые воды приносили в водохранилище значительные количества аллохтонного органического вещества, которое включалось в водные пищевые цепи, а затем рециркулировалось. Следует отметить, что аналогичное увеличение 20:4n-6 в мышечной ткани рыб весной было зарегистрировано и в других водоемах (Karacali et al., 2011; Görgün, Akpınar, 2012). Было показано, что дафнии, питающиеся наземным мелкодисперсным органическим веществом, содержали в 10 раз больше АРК по сравнению с дафниями, которые питались водорослями (Taipale et al., 2015). Значительную часть рациона плотвы и окуня весной и ранним летом составляли именно кладоцеры. Эти беспозвоночные могли переносить аллохтонное органическое вещество по цепям питания к планктоядным и всеядным рыбам в вегетативный период.

3.4 Пищевая ценность промысловых рыб Красноярского водохранилища как источника незаменимых полиненасыщенных жирных кислот

Выявленные различия в кормовой базе и сезонных факторах влияния были использованы при анализе различий целевого показателя данного исследования, а именно количественного содержания ЭПК и ДГК на единицу массы мышечной ткани рыб, как индикатора их пищевой ценности.

Мы сравнили содержание (мг г^{-1} сырой массы) двух физиологически значимых ПНЖК, ЭПК и ДГК, их сумму и общее содержание ЖК у четырех видов рыб, пойманных в июне в Красноярском водохранилище (Таблица 3.2). Наибольшее содержание ДГК отмечено в мышечной ткани щуки (Таблица 3.3). Плотва имела самое высокое значение содержания ЭПК в биомассе (Таблица 3.3). Следует отметить, что сумма общего содержания ЖК существенно не различалась среди изученных видов рыб (Таблица 3.3).

Поскольку сумма содержания ЭПК + ДГК используется в качестве индикатора пищевой ценности рыбы для человека (Kris-Etherton et al., 2009; Adkins, Kelley, 2010), среди изученных промысловых рыб Красноярского водохранилища щука имела наивысшую пищевую ценность, окунь и плотва промежуточную, а лещ – наименьшую ценность. Согласно еще одному пищевому индикатору - соотношению ЖК $n-6/n-3$, пищевая ценность щуки, имевшей минимальное его значение, была наибольшей. Вместе с тем, соотношение $n-6/n-3$ у всех изученных видов было значительно меньше пороговых значений, безопасных для питания человека.

Следует отметить, что для исключения возможного эффекта сезонности, мы сравнивали пищевую ценность видов рыб различных трофических уровней с использованием особей, собранных в один период, в июне. Такое же сравнение рыб за один месяц было сделано в работе G. Ahlgren с соавторами (1996). Для более широкого сопоставления с данными других авторов мы включили в расчеты средних величин суммы ЭПК и ДГК данные за все изученные месяцы. Для сравнения использовали литературные данные для тех же видов рыб, полученные аналогичными методами количественного определения ЖК на единицу массы ткани, а именно с использованием внутреннего стандарта (Таблица 3.6). Наши данные полностью соответствовали приводимому в литературе диапазону содержания ЭПК и ДГК для щуки, плотвы и окуня, или имели очень сходные значения, в случае с лещом (Таблица 3.6). Как и в других исследованиях, лещ имел самую низкую пищевую ценность в качестве источника ЭПК и ДГК.

Содержание ЭПК и ДГК для щуки, окуня и плотвы из разных популяций перекрывалось, но щука имела максимальную пищевую ценность (максимальная сумма ЭПК + ДГК), плотва имела промежуточное значение, а окунь имел немного более низкое содержание этих ПНЖК, чем два вышеуказанных вида (Таблица 3.6).

Важно отметить, что относительно большие диапазоны содержания ЭПК и ДГК у некоторых видов, например, щуки и плотвы, указывают, что необходимо большее количество исследований для понимания причин изменчивости данного показателя.

Таблица 3.6 – Содержание ЭПК и ДГК и их суммы (мг г^{-1} сырой массы) в исследуемых видах рыб.

Вид	ЭПК	ДГК	ЭПК+ДГК	Источник
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i>)	0,27	0,91	1,18	Ahlgren et al., 1994*
	0,35	1,34	1,69	Vasconi et al., 2015**
	0,43	1,07	1,49	наши данные
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i>)	0,56	0,98	1,54	Ahlgren et al., 1994*
	0,93	2,42	3,36	Vasconi et al., 2015**
	0,88	1,32	2,20	наши данные
Щука (<i>Esox lucius</i>)	0,31	1,19	1,50	Ahlgren et al., 1994*
	0,21	1,13	1,34	Neff et al., 2014
	0,32	1,12	1,44	Williams et al., 2014
	0,74	3,97	4,72	Vasconi et al., 2015**
	0,40	1,88	2,28	наши данные
Лещ (<i>Abramis brama</i>)	0,37	0,60	0,97	Ahlgren et al., 1994*
	0,32	0,74	1,06	наши данные

Используя приведенные выше данные (Таблица 3.6), мы рассчитали порции филе рыбы, которые обеспечивают суточную дозу ЭПК и ДГК, рекомендованных диетологическими организациями (Глава 1.3.2). Человеку необходимо потреблять около 220 г щуки, 333 г окуня или 450 г филе плотвы и леща для удовлетворения ежедневных потребностей ЭПК и ДГК в 0,5 г (Kris-Etherton et al., 2009; Adkins, Kelley 2010).

Что касается сезонных изменений пищевой ценности рыб, то данные исследования были проведены только для окуня и плотвы Красноярского водохранилища. Содержание ЭПК, сумма ЭПК + ДГК и сумма ЖК в биомассе окуня (мг г^{-1} сырой массы) были значительно выше в марте, чем в другие месяцы (Таблица 3.4). Содержание ДГК в окуне было сходным в марте и июне, но значительно уменьшилось в течение лета (Таблица 3.4). В отличие от показателей в окуне, содержание кислот ЭПК, ДГК и суммы ЖК (мг г^{-1} сырой массы) в плотве значительно увеличивались с июня по август (Таблица 3.5).

Таким образом, для двух изученных видов, окуня и плотвы, обитающих в Красноярском водохранилище, была выявлена сезонная динамика показателей пищевой ценности (содержание физиологически важных n-3 ПНЖК и соотношение n-6/n-3). При этом окунь имел наибольшую пищевую ценность весной, т.е. максимальное содержание ЭПК и ДГК на единицу массы и малую величину n-6/n-3. В свою очередь, пищевая ценность плотвы увеличивалась к концу лета. Таким образом, окунь, пойманный в весенний период, лучше всего подходит для потребления человеком, тогда как плотву лучше употреблять в конце лета имеет большую питательную ценность в конце лета.

3.5 Резюме

В ходе исследования была обнаружена сезонная динамика состава и содержания ЖК в мышечной ткани промысловых рыб Красноярского

водохранилища, окуня и плотвы. Сезонные изменения уровней маркерных ЖК в биомассе, вероятно, были вызваны прямым и косвенным воздействием температуры воды, что привело, с одной стороны, к гомеовискозной адаптации мембран клеток рыб, и с другой, к изменениям в составе пищевых цепей данных видов рыб (фито- и бактериопланктона, аллохтонного органического вещества), соответственно. Значительно большее процентное и абсолютное содержание ДГК у рыб более высокого трофического уровня, окуня и щуки, по сравнению с таковыми у плотвы и леща, вероятно, означает эффективный трофический перенос и селективное накопление этой ПНЖК в пищевых цепях. Напротив, процентный уровень и содержание ЭПК были значительно выше у рыб нижнего трофического уровня, плотвы и леща. Что касается суммарного содержания ЭПК + ДГК (мг г^{-1} сырой массы) как показателя пищевой ценности для человека, щука в Красноярском водохранилище имела наивысшую ценность, плотва и окунь имели промежуточные близкие значения, а лещ - сравнительно низкую пищевую ценность. Величины пищевой ценности данных видов рыб были подтверждены сведениями для этих видов из других водоемов.

Глава 4. ВЛИЯНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО ЦИКЛА НА СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В РЫБАХ

Показанная в предыдущей главе сезонная динамика ЖК состава и содержания незаменимых ЭПК и ДГК в рыбах Красноярского водохранилища, наиболее вероятно объяснялась влиянием изменений кормовой базы. Однако всё же существует определенная вероятность того, что сезонное снижение содержания ЭПК и ДГК в тканях рыб может быть вызвано избирательным перемещением этих кислот в гонады рыб на последних стадиях их развития и в период нереста (Schwalme et al., 1993; Mairesse et al., 2006; Perez et al., 2007; Sushchik et al., 2007). Из-за особой роли ДГК для развития нервной системы рыб, в особенности личинок (Sargent et al., 1999; Tocher, 2003), в период созревания половых продуктов и формирования желточного мешка возможен избирательный перенос ряда ЖК из различных тканей в гонады у самок рыб (Almansa et al., 2001; Blanchard et al., 2005; Santos et al., 2016). Кроме того, ПНЖК играют важную роль в процессе вылупления предличинки рыб, регулируя физические свойства биологических мембран, а так же ряд клеточных и тканевых физиологических процессов (Мурзина и др., 2012б). Следовательно, изменение ЖК состава и снижение содержания ПНЖК в мышечной ткани, и, как следствие, снижение ее пищевой ценности у рыб, может быть не только результатом сезонных изменений кормовой базы, а следствием влияния репродуктивных процессов. Так, например, выше было показано снижение содержания физиологически важных ЭПК и ДГК в мышечной массе речного окуня в Красноярском водохранилище именно в период окончания нереста.

Для уточнения степени влияния репродуктивных процессов в организме рыб мы изучили состав и содержание ЖК в мышечной ткани, печени и гонадах самцов и самок окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях созревания гонад и в период нереста (Таблица 4.1).

Таблица 4.1 Краткая характеристика экземпляров окуня, выловленных из Красноярского водохранилища, 2016 г. (G - гонадосоматический индекс, L - абсолютная длина тела, W – масса тела с внутренностями, ♂ - самцы ♀ - самки).

Период отлова	N, экз	Возраст	Стадия зрелости гонад	G, ‰	L, см	W, г
Январь						
♂	5	3 - 4	IV	168,3 ± 11,5	28,3 ± 5,4	112,6 ± 15,6
♀	5	3 - 4	IV	56,7 ± 5,7	31,1 ± 4,2	125,3 ± 11,3
Июнь						
♂	5	2 - 4	V	*	25,8 ± 6,4	125,3 ± 10,6
♀	5	3 - 4	V	*	29,3 ± 5,1	139,5 ± 9,8

* гонадосоматический индекс не определялся

4.1 Состав жирных кислот тканей самцов окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях созревания гонад

Биохимические процессы в период созревания половых продуктов у самцов рыб несколько отличаются от таковых у самок, в первую очередь из-за отсутствия необходимости накапливать питательные вещества для желточного мешка. Однако гаметогенез, протекающий в организме самцов, также является энергозатратным процессом, в котором липиды могут принимать участие как источники энергии. Таким образом, репродуктивный цикл может оказать влияние на состав и содержание ЖК в различных тканях самцов рыб. В данном исследовании мы сравнили состав и соотношение ЖК в мышцах, печени и половых продуктах самцов окуня, выловленных в январе (на IV стадии созревания гонад) и в июне (на стадии нереста) из Красноярского водохранилища.

В мышечной ткани самцов речного окуня от IV стадии к нересту был отмечен достоверный рост процентного содержания кислот 16:1n-7, 18:0, 18:1n-9, 18:1n-7, 20:0, 20:1n-9, 22:5n-6 и 22:6n-3 (Таблица 4.2). Процентное содержание кислот 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:5n-3 к июню, напротив, снижалось (Таблица 4.2). В печени самцов окуня уровни кислот 16:0, 18:0 и 22:6n-3 были выше в нерестовый период (Таблица 4.2). При этом проценты 16:1n-7, 15-17, 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-6 и 22:5n-3 во время нереста достоверно снижались (Таблица 4.2).

В гонадах самцов окуня, по мере их созревания, отмечен достоверный рост процентов 20:0, 22:5n-6, 22:6n-3 и 24:1 (Таблица 4.2). Уровни 16:1n-7, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3, 18:4n-3, 20:4n-6, 20:5n-3 и 22:5n-3 в июне были достоверно меньше, чем в январе (Таблица 4.2).

Среди основных фракций ЖК во всех исследованных тканях самцов окуня преобладали ПНЖК. При этом в мышечной ткани и печени на IV стадии созревания гонад процент этих кислот был достоверно выше (Таблица 4.2).

Различия ЖК состава мышечной ткани самцов окуня, собранных в эти два периода, были незначительны и связаны, судя по динамике маркерных кислот, с изменениями в кормовой базе рыб. Так, было отмечено увеличение к июню процентов 18:1n-7 в мышцах самцов окуня. Эта ЖК является маркером бактериопланктона (Napolitano, 1999) и указывает на увеличение его роли в пищевых сетях окуня Красноярского водохранилища с ростом температуры воды и притокомalloхтонного органического вещества в водоем с талыми водами в июне. Кроме того, отмеченный рост процента кислоты 20:1n-9, маркера копепод (Graeve et al., 2005), позволяет предполагать увеличение доли зоопланктона в кормовой базе окуня Красноярского водохранилища в летний период. Свидетельства перехода окуня в летний период на питание большей частью зоопланктоном уже были показаны в предыдущей главе.

Таблица 4.2 Состав жирных кислот (% от суммы ЖК ± стандартная ошибка) в тканях самцов окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла: *F*– значения критерия Фишера, *p* – уровень значимости (достоверные значения выделены жирным шрифтом); значения, отмеченные одинаковой буквой, не имеют достоверных отличий при $p < 0,05$ при проведении *post hoc* теста Фишера.

ЖК	Мышцы		Печень		Гонады		<i>F</i>	<i>p</i>
	IV стадия	Нерест	IV стадия	Нерест	IV стадия	Нерест		
14:0	0,8 ± 0,0 ^A	0,8 ± 0,0 ^A	1,0 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	1,3 ± 0,1 ^B	1,3 ± 0,1 ^B	10,9	0,0000
16:0	21,4 ± 0,9 ^A	21,6 ± 0,8 ^A	18,7 ± 0,4 ^B	24,2 ± 1,1 ^C	17,1 ± 1,2 ^B	19,1 ± 0,7 ^B	8,0	0,0002
16:1n-9	0,7 ± 0,1 ^A	0,6 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^A	0,5 ± 0,0 ^{AB}	1,0 ± 0,1 ^{AC}	0,7 ± 0,1 ^A	3,2	0,0242
16:1n-7	1,8 ± 0,1 ^A	3,6 ± 0,6 ^B	3,2 ± 0,3 ^B	2,4 ± 0,3 ^{AC}	2,9 ± 0,3 ^C	2,2 ± 0,3 ^A	3,9	0,0100
15-17 РЖК	0,5 ± 0,1 ^A	0,6 ± 0,1 ^{AC}	1,3 ± 0,1 ^B	0,8 ± 0,1 ^C	0,8 ± 0,1 ^C	0,9 ± 0,1 ^{BC}	8,9	0,0001
18:0	5,3 ± 0,2 ^A	6,2 ± 0,3 ^B	6,2 ± 0,3 ^B	7,2 ± 0,2 ^C	8,0 ± 0,5 ^C	8,4 ± 0,6 ^C	9,4	0,0000
18:1n-9	5,8 ± 0,2 ^A	7,9 ± 0,6 ^B	5,6 ± 0,2 ^A	3,8 ± 0,1 ^C	10,0 ± 0,7 ^D	9,5 ± 0,8 ^{BD}	23,0	0,0000
18:1n-7	2,6 ± 0,1 ^A	3,0 ± 0,1 ^B	3,9 ± 0,3 ^C	2,4 ± 0,1 ^A	4,5 ± 0,3 ^D	3,8 ± 0,0 ^C	18,2	0,0000
18:2n-6	1,9 ± 0,1 ^A	1,4 ± 0,0 ^{AB}	2,4 ± 0,1 ^C	0,9 ± 0,1 ^B	2,2 ± 0,2 ^A	1,3 ± 0,2 ^B	19,9	0,0000
18:3n-3	1,8 ± 0,1 ^A	1,2 ± 0,1 ^B	2,0 ± 0,2 ^A	1,1 ± 0,0 ^B	1,6 ± 0,2 ^A	0,5 ± 0,1 ^C	17,5	0,0000
18:4n-3	0,8 ± 0,1 ^A	0,5 ± 0,1 ^B	0,7 ± 0,1 ^{AB}	0,4 ± 0,0 ^B	0,8 ± 0,1 ^A	0,2 ± 0,1 ^C	10,6	0,0000
20:0	0,2 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^{AB}	0,5 ± 0,1 ^B	0,3 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	4,9	0,0032
20:1n-9	0,3 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	0,4 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	7,8	0,0002
20:4n-6	9,1 ± 0,5 ^A	6,6 ± 0,5 ^B	9,0 ± 0,5 ^A	8,1 ± 0,3 ^C	9,0 ± 0,4 ^A	8,3 ± 0,2 ^C	5,5	0,0017
20:5n-3	12,8 ± 0,6 ^A	6,4 ± 0,6 ^B	5,7 ± 0,2 ^C	5,4 ± 0,1 ^C	8,6 ± 0,9 ^D	6,0 ± 0,7 ^B	23,6	0,0000
22:5n-6	1,6 ± 0,1 ^A	2,3 ± 0,2 ^B	1,0 ± 0,1 ^C	1,2 ± 0,1 ^{AC}	1,1 ± 0,1 ^C	1,6 ± 0,3 ^A	8,7	0,0001
22:5n-3	3,1 ± 0,2 ^A	2,4 ± 0,3 ^B	2,1 ± 0,2 ^B	1,2 ± 0,1 ^C	2,2 ± 0,2 ^B	1,7 ± 0,1 ^D	12,9	0,0000
22:6n-3	21,0 ± 1,2 ^A	26,5 ± 0,7 ^B	24,9 ± 0,7 ^{BC}	27,0 ± 0,2 ^{BD}	16,8 ± 1,9 ^E	22,3 ± 2,8 ^A	6,3	0,0007
24:1	2,5 ± 0,7 ^A	2,1 ± 0,5 ^A	4,2 ± 1,4 ^B	6,5 ± 0,9 ^B	1,0 ± 0,1 ^C	4,2 ± 0,6 ^B	6,2	0,0008
НЖК	30,0 ± 1,0 ^A	31,4 ± 0,8 ^A	29,0 ± 0,7 ^A	35,2 ± 0,8 ^B	33,6 ± 2,7 ^B	32,5 ± 1,6 ^{AB}	4,5	0,0064
МНЖК	15,1 ± 1,0 ^A	19,5 ± 1,2 ^B	19,9 ± 1,2 ^B	18,1 ± 0,7 ^B	26,0 ± 3,1 ^C	23,6 ± 1,9 ^C	5,2	0,0023
ПНЖК	55,2 ± 0,9 ^A	49,6 ± 1,3 ^{BC}	51,4 ± 1,2 ^B	47,1 ± 0,3 ^C	45,5 ± 2,7 ^C	44,4 ± 3,2 ^C	4,5	0,0048

Примечание:* 15-17 РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот 15 и 17-атомами углерода в цепи.

В мышечной ткани окуня во время нереста, приходившегося на июнь, наблюдалось значительное снижение процента кислоты 20:5n-3, маркера диатомовых водорослей (Sushchik et al., 2006; Katz et al., 2015), по сравнению с январем. Известно, что диатомовые водоросли составляют основу подледного альгоценоза водоемов (Sushchik et al., 2003; Katz et al., 2015), и, возможно, служат основой трофической сети окуня в зимний период. У самцов окуня процентное содержание ПНЖК 22:6n-3 заметно увеличилось к нерестовой стадии. При этом, в составе летнего фитопланктона Красноярского водохранилища вероятные пищевые источники этой кислоты отсутствовали (Gladyshev et al., 1993; Sushchik et al., 2004). Высокое содержание 22:6n-3 в мышцах окуня может быть результатом селективного накопления этой кислоты (Williams et al., 2014; Vasconi et al., 2015; Гладышев и др., 2017), либо собственного биосинтеза, протекающий в тканях окуня, из полученной ранее 20:5n-3. Возможность такого синтеза пресноводными рыбами уже неоднократно отмечалась в ряде работ (Tocher, 2003; Sushchik et al., 2006; Vulut, 2010). В целом, относительно низкая вариабельность ЖК состава мышечной ткани окуня в течение репродуктивного цикла была отмечена ранее (Blanchard et al., 2005)

Печеночная ткань самцов окуня характеризовалась наименьшими значениями процентного содержания 20:5n-3, по сравнению с другими тканями. Низкое содержание 20:5n-3 в печени было отмечено также и для речного окуня природной и аквакультурных популяций (Luczynska et al., 2016).

В гонадах самцов окуня было зафиксировано снижение процентного уровня С16-18 МНЖК и С18 ПНЖК, содержащихся преимущественно в запасных липидах, от IV стадии к нересту, связанное, вероятно, с использованием этих кислот в катаболизме при созревании половых продуктов (Nogueira et al., 2017). К моменту наступления нереста, в гонадах самцов, также понизился уровень 20:5n-3, с сопутствующим значительным повышением уровня 22:6n-3. Такое распределение ПНЖК в гонадах по мере

их созревания свидетельствует о возможности собственного синтеза 22:6n-3 из предшественников (Buzzi et al., 1996).

4.2 Состав жирных кислот тканей самок окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях созревания гонад

В организме самок рыб на разных стадиях репродуктивного цикла липиды могут играть роль не только как источники энергии биохимических процессов, но и служить предшественниками ряда необходимых гормонов, а также включаться в состав питательных веществ желточного мешка. Поэтому динамика ЖК состава тканей самок рыб может быть более выраженной, по сравнению с самцами. Так же, как и для самцов, было проведено сравнение и содержания ЖК в мышцах, печени и половых продуктах (икре) самок окуня, выловленных в январе (IV стадии созревания гонад) и в июне (в момент нереста) из Красноярского водохранилища.

В мышечной ткани самок отмечено достоверное увеличение процентного содержания кислот 16:1n-7, 15-17 РЖК, 18:1n-7, 20:1n-9 и 22:6n-3 к нересту, тогда как проценты кислот 20:4n-6 и 20:5n-3 снижались (Таблица 4.3). В ЖК составе печени самок в летний период было достоверно выше процентное содержание кислот 16:0, 18:0, 20:0 и 24:1 (Таблица 4.3). В то же время проценты кислот 14:0, 16:1n-9, 16:1n-7, 18:1n-9, 18:1n-7, 18:2n-6, 18:3n-3 и 20:4n-6 достоверно снижались, по сравнению с январем (Таблица 4.3). В половых продуктах самок окуня, по мере созревания, достоверно увеличивалось содержание 18:0, 18:1n-9, 20:1n-9, 20:4n-6, 22:6n-3 и 24:1, и уменьшалось содержание кислот 18:2n-6, 18:3n-3, 18:3n-4 и 20:5n-3 (Таблица 4.3).

Проценты ПНЖК у самок окуня были самыми высокими среди основных фракций ЖК во всех исследованных тканях (Таблица 4.3). Как и у самцов, у самок окуня наиболее высокое процентное содержание МНЖК было в гонадах, по сравнению с мышцами и печенью (Таблица 4.3).

Таблица 4.3 - Состав жирных кислот (% от суммы ЖК ± стандартная ошибка) в тканях самок окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла: *F* – значения критерия Фишера, *p* – уровень значимости (достоверные значения выделены жирным шрифтом); значения, отмеченные одной буквой не имеют достоверных отличий при *p* < 0,05 после *LSD post hoc* теста Фишера.

ЖК	Мышцы		Печень		Гонады		<i>F</i>	<i>p</i>
	IV стадия	Нерест	IV стадия	Нерест	IV стадия	Нерест		
14:0	0,7 ± 0,1 ^A	0,8 ± 0,1 ^A	1,3 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^A	23,4	0,0000
16:0	22,5 ± 0,5 ^A	22,0 ± 0,3 ^A	20,1 ± 0,8 ^B	23,0 ± 0,5 ^A	15,9 ± 0,7 ^C	16,3 ± 1,0 ^C	20,3	0,0000
16:1n-9	0,6 ± 0,0 ^A	0,7 ± 0,0 ^A	1,0 ± 0,0 ^B	0,7 ± 0,1 ^A	1,6 ± 0,1 ^C	1,4 ± 0,1 ^C	57,4	0,0000
16:1n-7	1,6 ± 0,1 ^A	1,9 ± 0,1 ^B	3,0 ± 0,1 ^C	1,6 ± 0,1 ^A	6,2 ± 0,6 ^D	5,4 ± 0,6 ^D	29,5	0,0000
15-17 РЖК	0,4 ± 0,1 ^A	0,9 ± 0,0 ^B	1,5 ± 0,1 ^C	1,3 ± 0,2 ^C	1,0 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^B	13,0	0,0000
18:0	6,1 ± 0,3 ^A	6,8 ± 0,4 ^A	6,7 ± 0,2 ^A	9,7 ± 1,2 ^B	3,8 ± 0,4 ^C	5,2 ± 1,1 ^A	7,5	0,0003
18:1n-9	5,9 ± 0,2 ^A	5,6 ± 0,1 ^A	5,7 ± 0,1 ^A	3,7 ± 0,3 ^B	7,8 ± 0,2 ^C	9,3 ± 1,0 ^D	17,8	0,0000
18:1n-7	2,7 ± 0,1 ^A	3,2 ± 0,1 ^B	4,9 ± 0,1 ^C	2,9 ± 0,3 ^{AB}	3,7 ± 0,2 ^D	3,3 ± 0,2 ^{BD}	21,0	0,0000
18:2n-6	2,0 ± 0,1 ^A	1,8 ± 0,3 ^A	2,1 ± 0,2 ^A	0,9 ± 0,0 ^B	5,6 ± 0,3 ^C	2,7 ± 0,2 ^D	52,4	0,0000
18:3n-3	1,4 ± 0,1 ^A	1,3 ± 0,1 ^A	1,5 ± 0,2 ^A	0,7 ± 0,1 ^B	5,6 ± 0,5 ^C	2,3 ± 0,2 ^D	50,4	0,0000
18:4n-3	0,6 ± 0,2 ^A	0,7 ± 0,1 ^A	0,8 ± 0,1 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	2,1 ± 0,2 ^C	0,8 ± 0,2 ^A	16,6	0,0000
20:0	0,2 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^{AB}	0,2 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,0 ^B	0,1 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^A	40,9	0,0000
20:1n-9	0,3 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^B	0,4 ± 0,0 ^{AB}	0,5 ± 0,1 ^{AB}	0,3 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^B	9,2	0,0001
20:4n-6	9,2 ± 0,3 ^A	7,0 ± 0,1 ^B	11,1 ± 0,3 ^C	8,2 ± 0,7 ^{AB}	6,4 ± 0,3 ^D	7,5 ± 0,7 ^B	14,7	0,0000
20:5n-3	11,9 ± 0,7 ^A	9,1 ± 0,6 ^B	6,2 ± 0,3 ^C	5,2 ± 0,7 ^C	10,2 ± 0,2 ^B	7,8 ± 0,4 ^D	21,4	0,0000
22:5n-6	1,6 ± 0,1 ^A	1,5 ± 0,1 ^A	0,8 ± 0,2 ^B	0,7 ± 0,0 ^B	0,9 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^B	10,8	0,0000
22:5n-3	2,8 ± 0,3 ^A	2,6 ± 0,1 ^A	1,3 ± 0,1 ^B	1,2 ± 0,1 ^B	2,2 ± 0,1 ^C	2,2 ± 0,1 ^C	18,8	0,0000
22:6n-3	21,3 ± 0,5 ^A	23,3 ± 0,3 ^B	25,8 ± 1,2 ^B	25,3 ± 2,6 ^B	18,6 ± 0,8 ^C	26,0 ± 0,9 ^B	4,9	0,0034
24:1	2,5 ± 0,3 ^A	2,0 ± 0,3 ^A	0,3 ± 0,2 ^B	5,3 ± 1,7 ^C	0,8 ± 0,2 ^D	1,3 ± 0,4 ^D	6,6	0,0006
НЖК	32,7 ± 0,7 ^A	34,0 ± 0,4 ^A	31,0 ± 0,8 ^A	38,3 ± 1,7 ^B	22,9 ± 1,0 ^C	24,6 ± 2,0 ^C	21,7	0,0000
МНЖК	15,8 ± 0,7 ^A	16,6 ± 0,4 ^A	17,1 ± 0,3 ^A	17,5 ± 2,6 ^A	22,1 ± 0,6 ^B	22,8 ± 1,1 ^B	7,0	0,0004
ПНЖК	52,7 ± 1,2 ^A	50,4 ± 0,4 ^A	52,1 ± 1,0 ^A	45,2 ± 3,9 ^B	55,7 ± 0,8 ^A	52,7 ± 1,1 ^A	3,9	0,0110

Примечание: * 15-17 РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот 15 и 17-атомами углерода в цепи

Так же, как и у самцов, у самок также наблюдались изменения процентного содержания ряда биомаркерных кислот, указывающих на характерное влияние кормовой базы. Например, рост процентов ЖК-маркеров бактериального вещества -18:1n-7 и 15 - 17 РЖК (Napolitano, 1999) и копепод - 20:1n-9 (Graeve et al., 2005) в мышцах самок свидетельствовали об увеличении роли бактериопланктона и копеподного зоопланктона в пищевых сетях окуня в Красноярском водохранилище в июне.

В мышечной ткани самок окуня в июне отмечено значительное снижение процента кислоты 20:5n-3, маркера диатомовых водорослей (Sushchik et al., 2006), и рост процента кислоты 22:6n-3, по сравнению с январем. Такая динамика, как уже отмечалось, может быть связана с собственным синтезом кислоты 22:6n-3 из 20:5n-3 (Tocher, 2003; Bulut, 2010). Печеночная ткань самок, как и самцов окуня, характеризовалась низким процентным содержанием 20:5n-3, по сравнению с другими исследуемыми тканями. Относительно низкие уровни этой ПНЖК в печени наблюдались у морского леща (*Sparus aurata*) (Araujo et al., 2017). Авторы связывали это с высокой активностью $\Delta 6$ десатуразы и ELOVL2/5 элонгазы, осуществляющих конвертацию 20:5n-3 в 22:6n-3. Вместе с тем, в печени исследованного окуня не было отмечено повышения содержания промежуточной кислоты данного синтеза, 22:5n-3. Однако чаще индикатором такой конвертации считается процентный уровень С24 ПНЖК (Blanchard et al., 2005), содержание которых в данном исследовании не определяли.

Стоит также отметить снижение процентного содержания кислоты 20:4n-6 в печени самок окуня на последней стадии развития половых продуктов, в нерестовый период. Эта ПНЖК может использоваться для синтеза в печени эндогормонов и фосфолипогликопротеина - вителлогенина, основной составляющей желточного мешка ооцитов рыб (Hauville et al., 2015).

ЖК состав гонад самок окуня заметно отличался от такового самцов на последней стадии созревания половых продуктов. Однако к моменту нереста

в гонадах самок окуня произошли схожие изменения, прежде всего, снизился процент С18 ПНЖК. Можно предположить, что С18 ПНЖК, а также МНЖК, содержание которых в гонадах окуня было достоверно выше, чем в других исследуемых тканях, используются в качестве источника энергии на последних стадиях гаметогенеза (Schwalme et al., 1993; Mourente et al., 2001). Отмечено также и одновременное падение уровня кислоты 20:5n-3 и рост процента 22:6n-3 в гонадах самок окуня к моменту нереста.

Кроме изменений в содержании n-3 ПНЖК, в гонадах самок от IV стадии к нересту отмечен рост процента 20:4n-6, что уже отмечалось ранее для речного окуня (Blanchard et al., 2005) и других видов рыб (Hauville et al., 2015; Nogueira et al., 2017; Norberg et al., 2017).

Увеличение содержания ДГК и АРК в гонадах окуня связано с их важной физиологической ролью в организмах рыб. Высокое содержание ДГК в половых продуктах необходимо для выживания молоди рыб в условиях стресса после выклева, особенно на этапе эндогенного питания (Hauville et al., 2015). Значение ДГК для адаптации молоди рыб к условиям окружающей среды, включая поиск пищи и избегание хищников, отмечено рядом авторов (Sargent et al., 1999; Tocher, 2003; Mozanzadeh et al., 2015; Rombenso et al., 2015). В свою очередь, АРК является предшественником биосинтеза эндогормонов, регулирующих конечные стадии оогенеза и овуляцию у самок рыб (Hauville et al., 2015). Накопление этой кислоты в яичниках рыб во время их созревания крайне важно для репродуктивного успеха популяции (Estefanell et al., 2015; Santos et al., 2016; Norberg et al., 2017; Sardenne et al., 2017).

4.3 Перераспределение жирных кислот между гонадами, печенью и мышцами самцов и самок окуня на последних стадиях репродуктивного цикла

Для выявления различий в ЖК составе исследуемых тканей самок и самцов речного окуня в период созревания гонад и во время нереста был проведен мультивариантный анализ методом главных компонент (Рисунок 4.1). Фактор первой главной компоненты, объяснявшей большую долю общей вариации, выявил различия гонад и печени самок (Рисунок 4.1), за счет повышенного относительного содержания С18 ПНЖК в гонадах и насыщенных С18-20 кислот в печени. При этом, состав ЖК гонад самцов был близок к таковому их печени, особенно после нереста (летний период). Фактор второй главной компоненты определялся различиями ЖК состава мышечной ткани и печени у обоих полов, в первую очередь за счет повышенного содержания в мышцах полиненасыщенных кислот: 22:5n-6, 22:5n-3 и 20:5n-3 (Рисунок 4.1).

Следует отметить, что ЖК состав мышечной ткани самцов и самок в период созревания гонад практически не различался (Рисунок 4.1). В целом, мышечная ткань окуня характеризовалась наименьшей изменчивостью биохимического состава, связанной с половой принадлежностью и стадиями репродуктивного цикла, по сравнению с гонадами и печенью. Половая принадлежность рыб также весьма слабо влияла на ЖК состав печеночной ткани (Рисунок 4.1). Вместе с тем, ЖК состав печени обоих полов заметно менялся, в сторону увеличения содержания насыщенных 16:0, 18:0 и 20:0, при переходе на последнюю (V) стадию репродуктивного цикла (Рисунок 4.1). Наибольшие отличия между стадиями репродуктивного цикла выявлены для ЖК состава гонад окуня. Сезонные различия ЖК состава гонад самцов были выражены несколько слабее, чем у самок (Рисунок 4.1).

Фактор 2

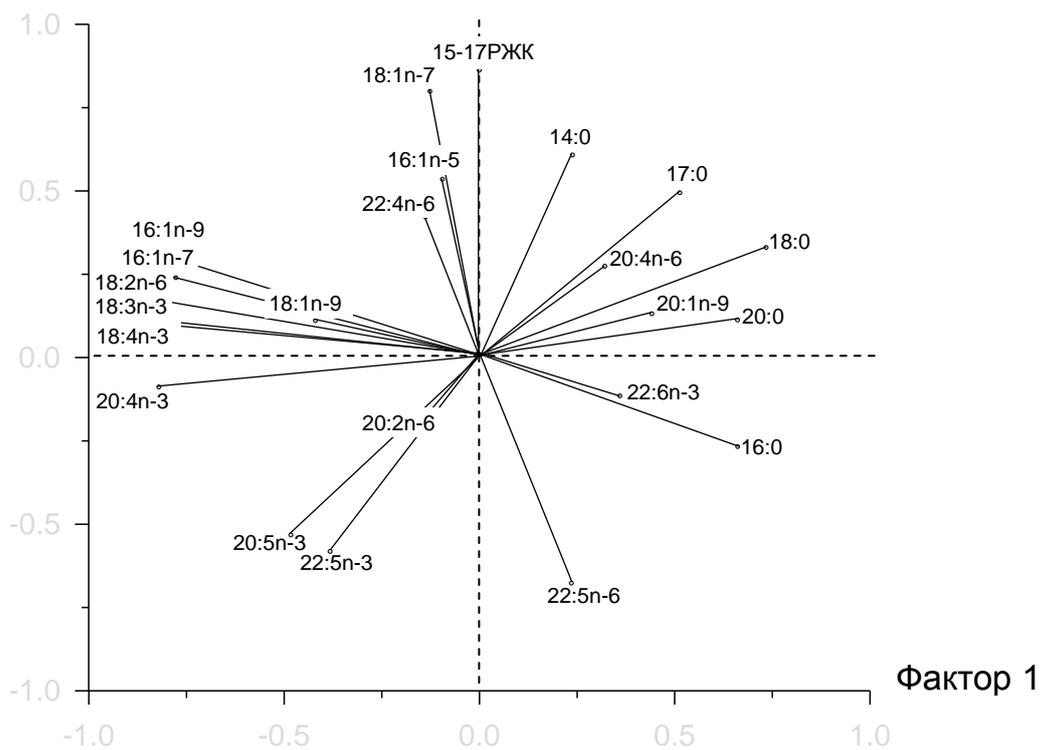
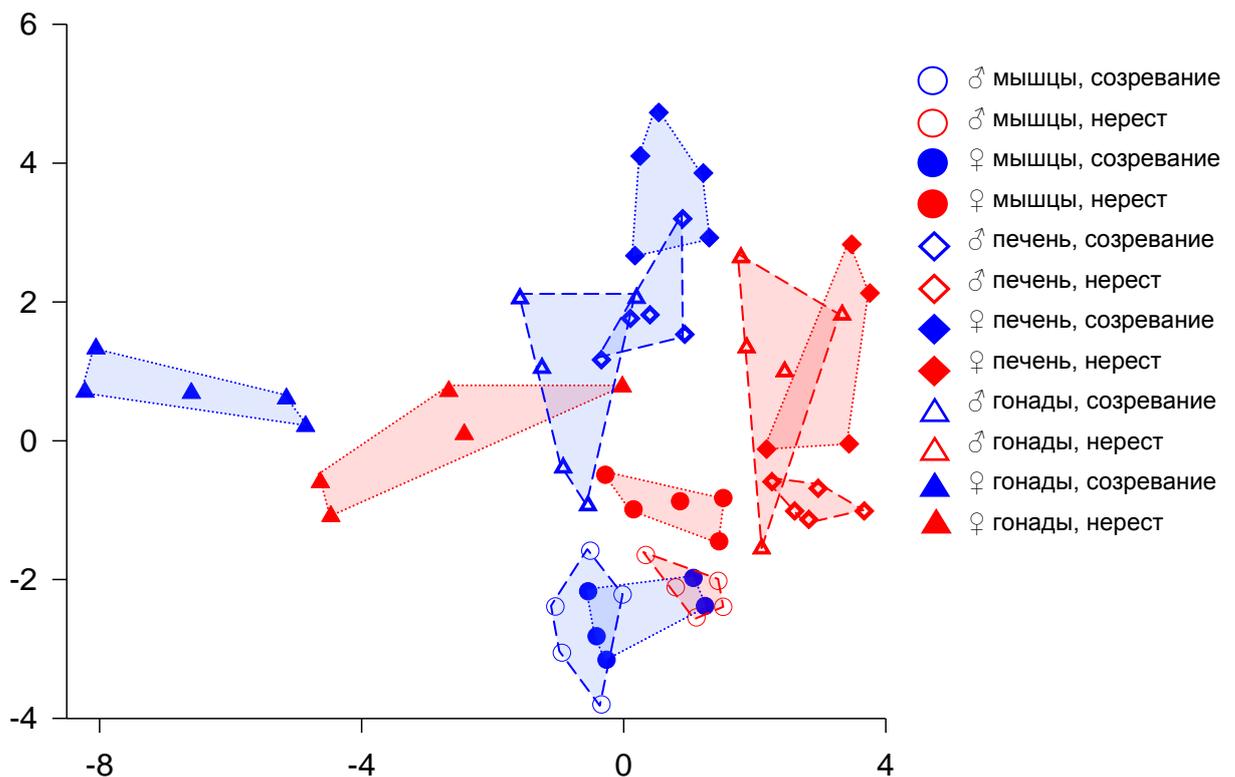


Рисунок 4.1 Мультивариантный анализ методом главных компонент жирнокислотного состава (% от суммы ЖК) тканей окуня из Красноярского водохранилища, 2016. Фактор 1 объясняет 31,7%, фактор 2 – 17,8% общей вариации; ♂ - самцы, ♀ - самки.

Выявленные в мультивариантном анализе изменения биохимического состава печени самцов и самок окуня в зависимости от стадии репродуктивного цикла были связаны, прежде всего, с ростом относительного содержания насыщенных ЖК и соответствующим снижением процентов С18 МНЖК и С18 ПНЖК.

Подобная динамика состава ЖК для печени рыб была отмечена ранее и объяснялась использованием МНЖК и короткоцепочечных ПНЖК, участвующих в обменных процессах, в качестве источника энергии (Nogueira et al., 2017). В частности, 18:1n-9, преимущественно в составе триацилглицеринов, избирательно катаболизируется клетками печени (Sardenne et al., 2017). Катаболизм запасных липидов в период нереста объясняет также наблюдаемое значительное снижение общего содержания ЖК на единицу массы ткани печени окуня в июне.

Мультивариантный анализ изученных тканей показал, что перераспределение ЖК в течение репродуктивного цикла происходит в основном между гонадами и печенью. Печень при этом играет важную роль в период экзогенного вителлогенеза, обеспечивая синтез белков и других компонентов желтка, которые доставляются в ооциты (Hauville et al., 2015). Этот процесс вызывает значительные энергетические затраты, которые, вероятно, компенсируются как раз за счет катаболизма МНЖК и С18 ПНЖК (Nogueira et al., 2017). Часть ЖК, накопленных в печени, включаются в состав синтезируемых соединений и доставляются в гонады. Поэтому к моменту наступления нереста запасы липидов в печени снижаются.

Относительно стабильный состав ЖК мышечной ткани окуня свидетельствует о том, что перераспределение кислот между мышцами и другими тканями ограничен. ЖК мышечной ткани окуня, рыбой, не накапливающей запасные вещества в мышцах, в большей степени входят в состав фосфолипидов клеточных мембран, и потому малодоступны для перемещения в другие ткани во время созревания гонад (Blanchard et al., 2005). Таким образом, обнаруженные небольшие изменения в составе ЖК

мышечной ткани, в период созревания гонад, вызваны скорее экологическими факторами, прежде всего сезонным изменением состава кормовой базы.

4.4 Влияние стадий репродуктивного цикла на пищевую ценность окуня из Красноярского водохранилища, как источника ПНЖК

В предыдущей главе показано, что окунь в Красноярском водохранилище в марте перед нерестом обладал более высокой пищевой ценностью, как источник незаменимых ПНЖК, чем в летние месяцы, во время нагульного периода. В данном исследовании мы также провели оценку пищевой ценности мышечной и других тканей окуня из данного водоема для сравнения результатов.

Содержание суммы ЖК и ЭПК+ДГК на единицу сырой массы исследуемых тканей окуня на последних стадиях созревания гонад представлено на Рисунке 4.2. Мышечная ткань окуня оказалась наименее жирной, по сравнению с печенью и гонадами. Содержание суммарных ЖК у самцов достоверно снижалось к моменту нереста, а у самок различия были недостоверны (Рисунок 4.2). Ткани печени самцов и самок окуня содержали наибольшее количество ЖК, с максимальными величинами на IV стадии зрелости гонад, а к нересту этот показатель достоверно уменьшался (Рисунок 4.2). В гонадах окуня зимой содержание ЖК также было высоким, у самцов - $12,4 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$, и у самок - $11,6 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ (Рисунок 4.2). Однако к нересту у самцов окуня сумма ЖК снизилась до $4,3 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$, у самок снижение было несколько меньшим, до $7,3 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ (Рисунок 4.2).

Содержание ЭПК+ДГК на единицу сырой массы в исследуемых тканях окуня при переходе от созревания к нересту также снижалось. Самое низкое содержание ЭПК+ДГК было отмечено в мышечной ткани самцов и самок, и составляло в январе $1,5 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$, в июне $1,1 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$, как у самцов, так и у самок (Рисунок 4.2).

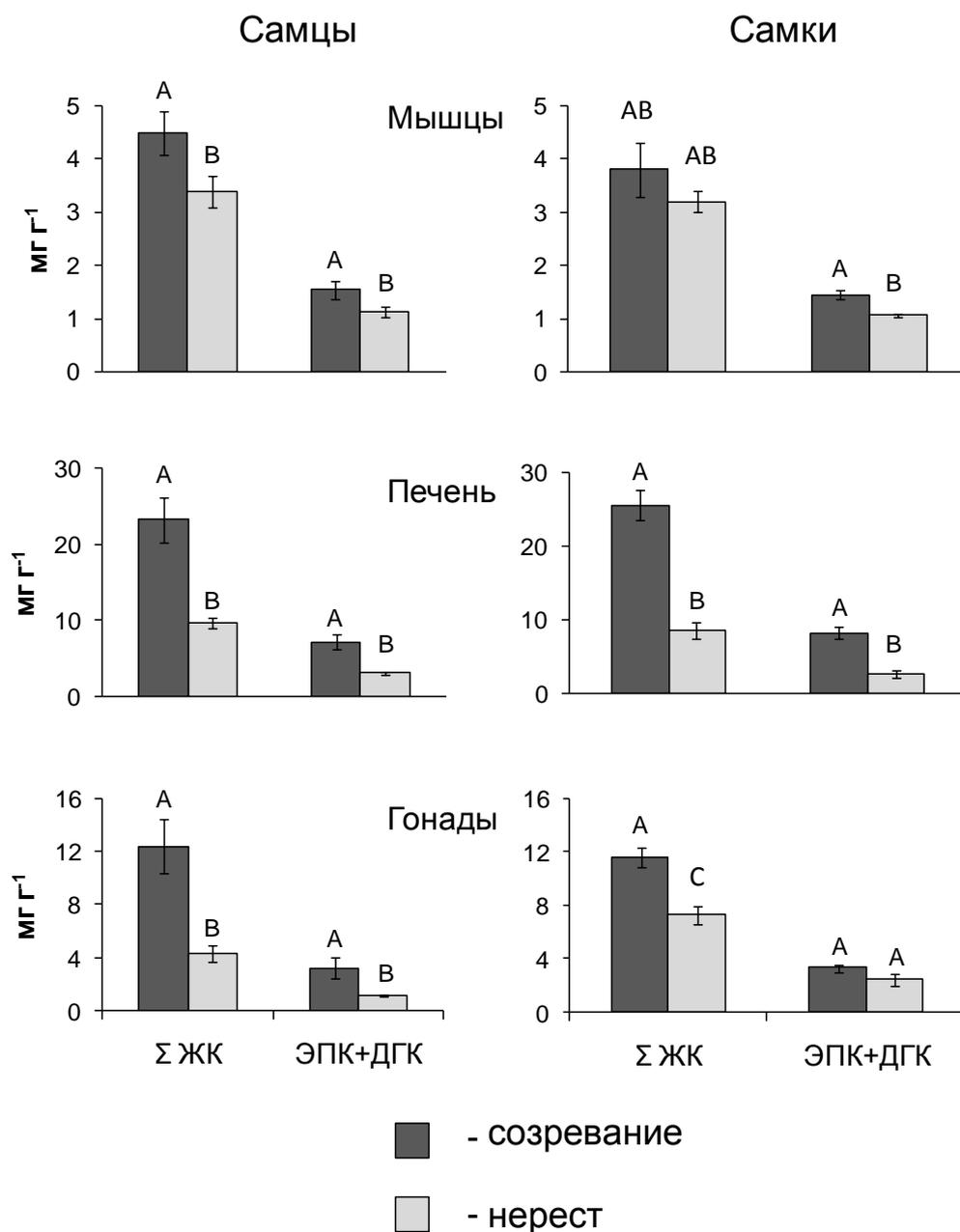


Рисунок 4.2 - Содержание суммы жирных кислот и ЭПК+ДГК (в мг г⁻¹ сырой массы) в тканях окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла. При сравнении самцов и самок, значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при $p < 0,05$ по критерию Манна-Уитни.

В печени содержание ЭПК+ДГК во время IV стадии созревания гонад составило 7,1 и 8,3 мг·г⁻¹ у самцов и самок соответственно, и уменьшалось к нересту до 3,1 и 2,7 мг·г⁻¹ (Рисунок 4.2). Содержание ЭПК+ДГК в гонадах

самцов и самок при созревании гонад составило $3,3 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ (Рисунок 4.2). В летний период, у самцов содержание ПНЖК в гонадах значительно падало, до $1,2 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$, тогда как в гонадах самок достоверного снижения суммы ЭПК+ДГК обнаружено не было (Рисунок 4.2).

Оценка пищевой ценности рыбы, как правило, основывается на содержании суммы незаменимых ЭПК+ДГК на единицу массы исследуемой ткани (Kris-Etherton et al., 2009). Колебания показателя пищевой ценности мышечной ткани самцов и самок окуня на разных стадиях репродуктивного цикла, были невелики, в пределах $1,1-1,5 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$. Эти данные соотносятся с полученными ранее величинами для окуня из Красноярского водохранилища и других водоемов (Ahlgren et al., 1994; Vasconi et al., 2015; Глава 3.4). Так же, как и в предыдущем исследовании, была обнаружена тенденция к снижению пищевой ценности мышечной ткани окуня к июню (по сравнению с январем), обусловленная, как показал мультивариантный анализ состава биомаркерных ЖК, сезонными изменениями состава кормовой базы.

Тем не менее, в ряде других исследований снижение содержания ЭПК и ДГК в мышечной ткани рыб было вызвано именно избирательным перемещением этих кислот в гонады рыб на момент нереста (Sushchik et al., 2007). Расхождения полученных результатов можно объяснить разной жирностью мышечной ткани исследуемых рыб. У видов рыб с низким содержанием запасных липидов в мышечной ткани практически отсутствует жировая прослойка между мышечными сегментами, которая состоит из жировых клеток – адипоцитов (Shewfelt, 1981). В составе липидов адипоцитов имеется, как правило, большое количество ТАГ, которые легко перемещаются в гонады при необходимости. В свою очередь, липиды мышечных клеток представлены в основном фосфолипидами структурных мембран, транспорт которых затруднен (Shewfelt, 1981). Во время созревания половых продуктов у рыб с высоким содержанием адипоцитов в мышечной ткани пищевая ценность может значительно падать в связи с избирательным перемещением ЭПК и ДГК из липидов адипоцитов (Kiessling, Kiessling,

1993). В то время как на пищевую ценность рыбы с низкой жирностью мышечных тканей, каковым являлся как окунь Красноярского водохранилища, репродуктивный цикл, по-видимому, оказал слабое воздействие.

Ценность тканей печени и гонад окуня, как возможных источников ЭПК и ДГК, была несколько выше, чем у мышечной ткани. Следует отметить, что содержание ЭПК+ДГК, а также содержание суммы ЖК, в этих тканях снижалось к нерестовому периоду, в особенности у самцов окуня. Это, как уже отмечалось, может быть связано с большими энергетическими затратами рыб на последних стадиях созревания половых продуктов. Вместе с тем, содержание ЭПК+ДГК в гонадах самок (икре) в исследуемый период менялось незначительно и сохранялось на высоком уровне на обеих стадиях цикла. Большое содержание ПНЖК в печени и гонадах пресноводных рыб потенциально позволяют использовать эти ткани в качестве субпродуктов в аквакультуре (Blanchard et al., 2005; Hong et al., 2014).

4.5 Резюме

Таким образом, можно заключить, что состав ЖК мышечной ткани окуня Красноярского водохранилища зависел преимущественно от экологических факторов (пищевые источники) и практически не испытывал влияния репродуктивного цикла из-за низкого содержания липидов в мышечной ткани. В то же время ЖК состав печени и гонад окуня в большей степени определялся стадией репродуктивного цикла, а также имел выраженные половые различия во время созревания гонад и в период нереста. Пищевая ценность окуня из Красноярского водохранилища, определяемая как содержание длинноцепочечных омега-3 ПНЖК на единицу массы, в целом соответствовала диапазону величин, полученному ранее для этого вида рыб. Пищевая ценность мышечной ткани окуня из Красноярского

водохранилища была выше на преднерестовой стадии, что позволяет рекомендовать предпочтительную добычу окуня в зимне-весенний период.

Глава 5. СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В РЫБАХ, ОБИТАЮЩИХ В ВОДОЕМАХ С РАЗНЫМ ТРОФИЧЕСКИМ ТИПОМ

В предыдущих главах показано, что на состав ЖК мышечной ткани изученных рыб, прежде всего, оказывал влияние состав кормовой базы и его сезонные изменения. По этой причине большую роль в ЖК составе рыб может играть и трофический тип водоема. В олиготрофных, мезотрофных и эвтрофных водоемах таксономический и биохимический состав сообществ фито- и зоопланктона, а также организмов бентоса, т.е. пищевых источников длинноцепочечных ПНЖК для рыб, значительно отличается (Muller-Navarra et al., 2004; Mariash et al., 2011; Eloranta et al., 2013; Taipale et al., 2016). Кроме того, в водоемах с разной доступностью тех или иных пищевых источников пищевое поведение одного вида рыб может сильно отличаться (Герасимов, 2012). Так рыбы могут переходить от хищничества к питанию бентосом или планктоном (Beaudoin et al., 2001; Hayden et al., 2014). Прежде всего, это касается всеядных и экологически пластичных видов рыб, таких как окунь, плотва (Hayden et al., 2014; Vasek et al., 2016), а также щука (Beaudoin et al., 2001; Pedreschi et al., 2015). Благодаря трофической гибкости такие виды рыб могут использовать как пелагические, так и бентосные ресурсы и занимать разные трофические позиции в водоемах, отличающихся по трофическому статусу (например, Beaudoin et al., 2001, Olin et al., 2002; Fetzer et al., 2015; Young et al., 2015).

Изменение пищевых источников и пищевого поведения, вероятно, приводит к различному накоплению длинноцепочечных ПНЖК в тканях популяций одного вида рыб, обитающих в водоемах с разным трофическим типом. Первоначальное изучение пресноводных видов рыб показало, что трофность экосистемы влияла на содержание длинноцепочечных ПНЖК и состав ЖК планкто-бентоядной рыбы - плотвы, но практически не имела влияния на показатели рыбоядного окуня (Ahlgren et al., 1996). Напротив, в других исследованиях были обнаружены значительные различия в

процентном или абсолютном содержании незаменимых длинноцепочечных ПНЖК в окуне из отличных по трофическому типу водоемов (Vasconi et al., 2015; Taipale et al., 2016). Противоречивые результаты исследований окуня могут быть связаны с его трофической гибкостью, в том числе степенью использования пелагических и бентосных ресурсов и степенью хищничества, которые могут быть специфическими для каждого водоема (Svanback et al., 2015).

Таблица 5.1 – Характеристика исследуемых рыб

Водоем	Вид	Длина, см	Масса, г	Выборка, экз.
Берешское вдхр.	плотва	19,9±2,3	75,8±14,6	20
	окунь	20,4±2,1	88,1±17,9	14
Красноярское вдхр.	щука	41,0±5,8	440,4±45,7	3
	плотва	24,2±1,8	153,2±21,2	9
	окунь	20,1±2,2	112,9±19,9	15
оз. Большое	щука	75,3±4,8	835,3±65,9	10
	плотва	16,9±2,7	65,9±7,9	10
оз. Круглое	окунь	18,8±3,4	76,9±11,7	15
	плотва	17,6±3,0	78,3±8,7	5
оз. Собачье	окунь	16,7±1,8	68,9±5,4	14
	щука	58,8±9,4	588,1±9,4	12

Следует полагать, что в исследованиях, посвященных потенциальному воздействию трофического типа водоема на биохимический состав природных популяций рыб, следует учитывать трофическое положение рыб и используемые ими пищевые источники. Поэтому для исследования влияния трофического типа водоема на состав и содержание ЖК в рыбе, были выбраны окунь, плотва и щука – широко распространенные на территории Евразии виды, обладающие гибким пищевым поведением и населяющие водоемы разной степени трофности (Таблица 5.1). Перечисленные виды традиционно относят к группам с разным типом

питания: плотва питается планктоном, реже бентосом; окунь на ранних стадиях потребляет планктон и бентос, затем в его рацион включается рыба; щука является ихтиофагом на ранних и поздних стадиях онтогенеза (Michel, Oberdoff, 1995).

5.1 Кормовая база видов рыб с пластичным пищевым поведением в экосистемах разного трофического типа

Для описания спектров питания и пищевого поведения исследуемых рыб использовались классические методы, основанные на визуальном анализе пищевого комка (результаты представлены в Приложении А, Б и В), а также анализ стабильных изотопов азота и углерода и биомаркерных ЖК. Одновременное использование классических и современных биохимических методов позволяет получить наиболее адекватные сведения о питании рыб (Paterson et al., 2014; Happel et al., 2015).

Согласно изотопным соотношениям углерода, плотва питалась главным образом планктонными объектами в большинстве водоемов (Берешское водохранилище, Большое и Круглое озера) (Таблица 5.2). Однако в Красноярском водохранилище плотва имела сравнительно более тяжелый изотопный состав, что указывало на значительную долю литорально-бентосных источников в ее питании (Рисунок 5.1). Окунь в разной степени потреблял как пелагические, так и бентосные пищевые источники, с наибольшей литорально-бентосной долей питания в мезотрофном оз. Большом (Таблица 5.2). Щука в оз. Собачьем полагалась исключительно на источники, происходящие из литорально-бентосной трофической цепи, тогда как в эвтрофном Берешском водохранилище – на пелагические пищевые источники (Таблица 5.2). Изотопные соотношения по углероду щуки из Красноярского водохранилища были относительно большими, что свидетельствовало о преимущественном потреблении литорально-бентосных пищевых источников (Рисунок 5.1). Все конспецифические популяции имели

близкие трофические позиции, варьирующие в пределах 3,4-3,9 (Таблица 5.2). Плотва из эвтрофного Берешского водохранилища отличалась более низкой трофической позицией, по сравнению с популяциями из мезотрофных и олиготрофного водоемов. Окунь и щука характеризовались весьма близкими трофическими позициями, независимо от трофического типа водоема (Таблица 5.2).

Изотопный анализ не выявил значительных различий трофических позиций разных видов в некоторых водоемах, например, между окунем и плотвой в Большом и Круглом озерах, плотвой и щукой в Берешском водохранилище. Исключение составили популяции из Красноярского водохранилища, где различия в $\delta^{15}\text{N}$ сигнале между щукой и плотвой составили один трофический уровень, 3,3 ‰.

Таблица – 5.2 Соотношения стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$), трофическая позиция (ТР) и литорально-бентосная доля питания исследуемых видов рыб

Водоем	Вид	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	ТР	Литорально-бентосные источники (%)
Берешское вдхр.	плотва	$-31,4 \pm 0,2$	$11,9 \pm 0,2$	3,4	1
	окунь	$-30,2 \pm 0,1$	$13,0 \pm 0,2$	3,8	21
	щука	$-30,1 \pm 0,2$	$12,5 \pm 0,2$	3,7	22
Красноярское вдхр.	плотва	$-28,2 \pm 0,2$	$12,2 \pm 0,1$	-	-
	окунь	$-30,9 \pm 0,3$	$14,1 \pm 0,2$	-	-
	щука	$-27,4 \pm 0,1$	$15,5 \pm 0,2$	-	-
Большое оз.	плотва	$-25,1 \pm 0,4$	$12,0 \pm 0,3$	3,8	6
	окунь	$-22,5 \pm 0,4$	$11,3 \pm 0,5$	3,8	61
Круглое оз.	плотва	$-24,4 \pm 0,3$	$12,9 \pm 0,4$	3,7	5
	окунь	$-23,6 \pm 0,1$	$13,3 \pm 0,2$	3,9	32
Собачье оз.	щука	$-24,8 \pm 0,3$	$9,9 \pm 0,2$	3,7	96

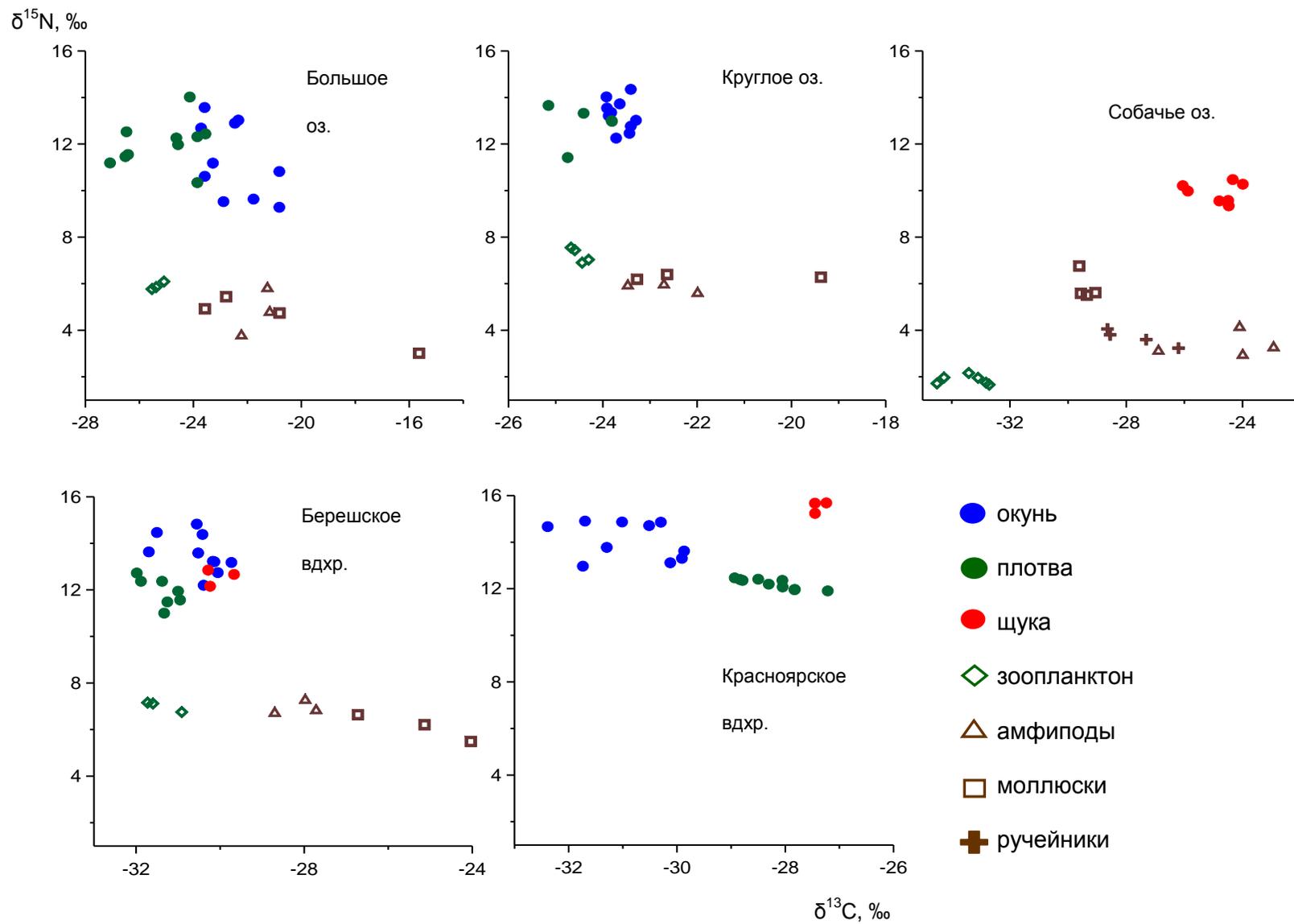


Рисунок 5.1 Изотопные соотношения углерода и азота в биомассе трех видов рыб и беспозвоночных из сибирских водоемов

5.2 Состав маркерных жирных кислот в мышечной ткани рыб с разным типом питания, обитающих в водоемах разного трофического типа

Данные о составе и содержании ЖК в мышцах окуня, плотвы и щуки представлены в таблицах 5.3, 5.4 и 5.5 соответственно. В мышечной ткани плотвы, пойманной в исследуемых водоемах, доминировали кислоты 16:0, 18:1n-9, 20:5n-3 и 22:6n-3 (Таблица 5.3). Процентное содержание кислот 14:0, 16:1n-7, 18:2n-6, 18:4n-3, 20:2n-6, 22:5n-6, 22:6n-3 и соотношение n6/n3 было выше в мышечной ткани плотвы из олиготрофного озера Круглое (Таблица 5.3). Плотва, обитающая в оз. Большое, имела более высокие проценты 18:0, 20:4n-6 и 22:5n-3. Плотва из Красноярского водохранилища имела более высокие уровни 15-17РЖК, 18:3n-3, 20:3n-3, 20:4n-3 и 20:5n-3 (Таблица 5.3). Уровни всех ЖК в мышечной ткани плотвы из эвтрофного Берешского водохранилища имели промежуточные значения по сравнению с плотвой из других водоемов (Таблица 5.3).

В окуне из всех исследованных водоемов в составе ЖК заметно доминировали кислоты 22:6n-3, 16:0 и 20:5n-3 (Таблица 5.4). Окунь, населявший озеро Круглое, имел самый высокий процент кислот 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7. Окунь из озера Большое содержал значительно более высокий процент кислот 18:0, 20:1n-9, 20:2n-6, 20:4n-6 и 22:5n-6 по сравнению с популяциями этого вида из других водоемов (Таблица 5.4). Напротив, уровень содержания кислот 18:3n-3, 18:4n-3 и 20:4n-3 в окуне из озера Большое был, как правило, ниже, чем у окуня из других водоемов (Таблица 5.4). Окунь из Красноярского водохранилища имел самые высокие уровни кислот 16:1n-9, 18:3n-3, 18:4n-3 и 22:6n-3 (Таблица 5.4). В свою очередь, окунь, пойманный в Берешском водохранилище, имел более высокий процент 18:2n-6 и промежуточные значения других ЖК (Таблица 5.4).

Таблица 5.3 - Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК, либо мг г⁻¹сырой массы, ± стандартная ошибка) в мышцах плотвы из сибирских водоемов, июль-агуст 2014-2016 гг. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных различиях ($p > 0.05$), post hoc тест не проводили. При отсутствии нормального распределения в совокупности средние сравнивали с помощью теста Крускала-Уоллиса.

ЖК	оз. Круглое		оз. Большое		Красноярское вдхр.		Берешское вдхр.		p
14:0, %	2,4	± 0,2 ^C	0,6	± 0,1 ^A	0,9	± 0,0 ^{AB}	1,0	± 0,0 ^{BC}	< 0,05
15:0	0,3	± 0,0	0,4	± 0,0	0,4	± 0,0	0,8	± 0,2	0,056
16:0	20,6	± 1,2 ^{AB}	19,2	± 0,5 ^{AB}	17,8	± 0,5 ^A	20,7	± 0,7 ^B	< 0,01
16:1n-9	0,5	± 0,1	0,4	± 0,1	0,3	± 0,1	0,5	± 0,1	0,442
16:1n-7	5,3	± 0,4 ^B	2,7	± 0,1 ^A	4,3	± 0,6 ^{AB}	4,9	± 0,4 ^B	< 0,01
15-17 РЖК*	1,5	± 0,1	1,7	± 0,0	2,0	± 0,1	1,8	± 0,2	0,353
17:0	0,5	± 0,0 ^A	0,8	± 0,0 ^B	0,7	± 0,0 ^{AB}	0,8	± 0,1 ^B	< 0,01
18:0	6,2	± 0,3 ^{AB}	7,2	± 0,2 ^B	6,0	± 0,1 ^A	6,3	± 0,3 ^{AB}	< 0,01
18:1n-9	7,3	± 0,4 ^A	10,2	± 0,2 ^{BC}	12,0	± 0,6 ^C	12,0	± 0,6 ^C	< 0,001
18:1n-7	3,2	± 0,1 ^A	4,0	± 0,1 ^{BC}	4,3	± 0,2 ^C	3,7	± 0,1 ^{AB}	< 0,001
18:2n-6	4,0	± 0,4 ^B	2,5	± 0,1 ^A	3,1	± 0,2 ^{AB}	3,3	± 0,2 ^{AB}	< 0,01
18:3n-3	2,4	± 0,2 ^{AB}	2,3	± 0,2 ^A	3,2	± 0,1 ^B	2,8	± 0,2 ^{AB}	< 0,05
18:4n-3	0,9	± 0,2 ^C	0,4	± 0,0 ^A	0,7	± 0,0 ^{BC}	0,5	± 0,1 ^{AB}	< 0,01
20:1n-9	0,3	± 0,0 ^{AB}	0,4	± 0,0 ^B	0,2	± 0,1 ^A	0,4	± 0,0 ^B	< 0,01
20:2n-6	1,0	± 0,0 ^B	0,5	± 0,0 ^A	0,4	± 0,0 ^A	0,5	± 0,0 ^A	< 0,001
20:4n-6	5,9	± 0,1 ^{AB}	6,4	± 0,1 ^B	5,2	± 0,1 ^A	5,1	± 0,3 ^A	< 0,01
20:3n-3	0,5	± 0,0 ^B	0,9	± 0,0 ^A	1,0	± 0,1 ^A	0,8	± 0,0 ^A	< 0,001
20:4n-3	1,1	± 0,3 ^{AB}	1,1	± 0,1 ^{AB}	1,7	± 0,1 ^B	1,0	± 0,1 ^A	< 0,01
20:5n-3	7,6	± 0,3 ^A	11,2	± 0,2 ^B	11,3	± 0,4 ^B	9,0	± 0,3 ^A	< 0,001
22:5n-6	1,6	± 0,0 ^B	0,6	± 0,1 ^A	0,5	± 0,1 ^A	0,6	± 0,1 ^A	< 0,001
22:6n-3	2,4	± 0,5 ^B	17,7	± 0,2 ^{AB}	15,6	± 0,4 ^A	15,3	± 0,7 ^A	< 0,001
20:5n-3, мг г ⁻¹	0,2	± 0,0 ^{AB}	0,4	± 0,0 ^A	1,4	± 0,1 ^B	0,5	± 0,1 ^A	< 0,001
22:6n-3	0,6	± 0,1 ^A	0,6	± 0,0 ^A	1,9	± 0,2 ^B	0,8	± 0,1 ^A	< 0,001
ΣЖК	3,2	± 0,4 ^A	3,3	± 0,3 ^A	12,6	± 1,3 ^B	5,3	± 0,5 ^A	< 0,001
n3/n6	2,6	± 0,1	3,3	± 0,2	3,8	± 0,2	3,3	± 0,2	0,162

Примечание.* 15-17 РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот 15 и 17-атомами углерода в цепи

Таблица 5.4 - Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК, либо мг г⁻¹сырой массы, ± стандартная ошибка) в мышцах окуня из сибирских водоемов, июль-август 2014-2016 гг. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных различиях ($p > 0.05$), post hoc тест не проводили. При отсутствии нормального распределения в совокупности средние сравнивали с помощью теста Крускала-Уоллиса.

ЖК	оз. Круглое		оз. Большое		Красноярское вдхр.		Берешское вдхр.		p
14:0, %	1,1	± 0,1 ^B	0,6	± 0,0 ^A	0,8	± 0,1 ^{AB}	1,2	± 0,2 ^B	< 0,05
15:0	0,3	± 0,0	0,3	± 0,0	0,3	± 0,0	0,3	± 0,0	0,856
16:0	19,3	± 0,3 ^A	19,5	± 0,4 ^A	20,6	± 0,3 ^{AB}	22,4	± 0,5 ^B	< 0,05
16:1n-9	0,5	± 0,0 ^A	0,5	± 0,0 ^A	1,2	± 0,1 ^B	1,0	± 0,1 ^B	< 0,001
16:1n-7	6,0	± 0,5 ^C	1,9	± 0,1 ^A	3,1	± 0,3 ^{AB}	4,0	± 0,7 ^{BC}	< 0,05
15-17 РЖК*	0,8	± 0,1 ^A	0,9	± 0,1 ^{AB}	1,0	± 0,0 ^{AB}	1,0	± 0,0 ^B	< 0,05
17:0	0,7	± 0,1	0,8	± 0,1	0,6	± 0,0	0,6	± 0,0	0,148
18:0	6,4	± 0,5 ^A	9,0	± 0,3 ^B	7,5	± 0,1 ^A	6,9	± 0,2 ^A	< 0,001
18:1n-9	8,1	± 0,2 ^B	6,9	± 0,1 ^A	7,1	± 0,2 ^A	6,8	± 0,2 ^A	< 0,001
18:1n-7	5,2	± 0,3 ^B	3,9	± 0,1 ^A	3,1	± 0,1 ^A	3,3	± 0,3 ^A	< 0,001
18:2n-6	2,9	± 0,1	2,4	± 0,1	2,8	± 0,2	3,4	± 0,5	0,066
18:3n-3	1,2	± 0,1 ^A	0,9	± 0,0 ^A	1,9	± 0,1 ^B	1,7	± 0,1 ^B	< 0,001
18:4n-3	0,5	± 0,1 ^B	0,2	± 0,0 ^A	0,6	± 0,0 ^B	0,5	± 0,0 ^B	< 0,001
20:1n-9	0,2	± 0,0 ^A	0,4	± 0,0 ^B	0,2	± 0,0 ^A	0,3	± 0,0 ^A	< 0,001
20:2n-6	0,2	± 0,0 ^A	0,4	± 0,0 ^B	0,2	± 0,0 ^A	0,2	± 0,0 ^A	< 0,001
20:4n-6	5,6	± 0,2 ^A	9,1	± 0,3 ^B	6,4	± 0,2 ^A	6,0	± 0,2 ^A	< 0,001
20:3n-3	0,1	± 0,0 ^A	0,2	± 0,0 ^{AB}	0,2	± 0,0 ^B	0,2	± 0,0 ^B	< 0,01
20:4n-3	0,3	± 0,0 ^A	0,2	± 0,0 ^A	0,4	± 0,0 ^B	0,4	± 0,0 ^B	< 0,001
20:5n-3	9,5	± 0,5	8,6	± 0,3	9,2	± 0,2	9,4	± 0,6	0,439
22:5n-6	1,6	± 0,1 ^B	2,5	± 0,1 ^C	1,2	± 0,1 ^{AB}	1,1	± 0,1 ^A	< 0,001
22:6n-3	20,0	± 0,5 ^A	23,0	± 0,4 ^{AB}	24,9	± 0,8 ^B	21,8	± 1,5 ^{AB}	< 0,01
20:5n-3, мг г ⁻¹	0,4	± 0,0	0,4	± 0,0	0,3	± 0,1	0,5	± 0,1	0,204
22:6n-3	0,9	± 0,1	1,1	± 0,1	0,9	± 0,0	0,9	± 0,1	0,057
ΣЖК	4,5	± 0,5	4,9	± 0,3	3,6	± 0,1	4,6	± 0,5	0,084
n3/n6	3,0	± 0,1 ^A	2,3	± 0,1 ^B	3,3	± 0,1 ^A	3,2	± 0,1 ^A	< 0,001

Примечание.* 15-17 РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот 15 и 17-атомами углерода в цепи

Таблица 5.5 - Среднее содержание жирных кислот (% от суммы ЖК, либо мг г⁻¹сырой массы, ± стандартная ошибка) в мышцах щуки из сибирских водоемов, июль-август 2014-2016 гг. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в однофакторном дисперсионном анализе. При недостоверных различиях ($p > 0.05$), post hoc тест не проводили. При отсутствии нормального распределения в совокупности средние сравнивали с помощью теста Крускала-Уоллиса.

ЖК	оз. Собачье		Красноярское вдхр.		Берешское вдхр.		p
14:0, %	0,4	± 0,0 ^B	0,9	± 0,1 ^A	0,4	± 0,0 ^B	< 0,001
15:0	0,3	± 0,0 ^A	0,4	± 0,1 ^A	0,3	± 0,1 ^A	< 0,01
16:0	18,0	± 0,3 ^A	19,7	± 0,4 ^B	20,3	± 1,2 ^B	< 0,01
16:1n-9	0,2	± 0,0 ^A	0,6	± 0,1 ^B	0,3	± 0,0 ^A	< 0,001
16:1n-7	3,1	± 0,2 ^B	1,9	± 0,2 ^A	1,4	± 0,1 ^A	< 0,001
15-17 РЖК*	0,3	± 0,0 ^A	1,2	± 0,0 ^B	0,8	± 0,1 ^C	< 0,001
17:0	0,3	± 0,0 ^A	0,4	± 0,0 ^B	0,5	± 0,1 ^C	< 0,001
18:0	3,7	± 0,2 ^A	6,1	± 0,3 ^B	5,9	± 0,3 ^B	< 0,001
18:1n-9	9,0	± 0,2 ^B	7,3	± 0,3 ^A	8,2	± 0,3 ^A	< 0,001
18:1n-7	3,1	± 0,1 ^B	2,5	± 0,1 ^A	2,1	± 0,2 ^A	< 0,001
18:2n-6	2,5	± 0,1	2,2	± 0,2	2,0	± 0,1	0,053
18:3n-3	0,7	± 0,1 ^A	2,1	± 0,2 ^B	1,7	± 0,1 ^B	< 0,001
18:4n-3	0,3	± 0,0 ^A	0,9	± 0,1 ^B	0,4	± 0,1 ^A	< 0,001
20:1n-9	0,5	± 0,1 ^B	0,2	± 0,0 ^A	0,2	± 0,1 ^A	< 0,001
20:2n-6	0,4	± 0,0	0,3	± 0,0	0,4	± 0,0	0,366
20:4n-6	7,4	± 0,1 ^B	5,6	± 0,4 ^A	5,7	± 1,4 ^A	< 0,01
20:3n-3	0,1	± 0,0 ^A	0,2	± 0,0 ^{AB}	0,4	± 0,1 ^B	< 0,05
20:4n-3	0,3	± 0,0	0,5	± 0,1	0,5	± 0,1	0,071
20:5n-3	9,1	± 0,4	8,3	± 0,5	7,7	± 0,3	0,252
22:5n-6	1,0	± 0,0 ^A	1,9	± 0,1 ^B	1,7	± 0,2 ^B	< 0,001
22:6n-3	33,0	± 0,9	31,4	± 1,1	30,1	± 0,6	0,313
20:5n-3, мг г ⁻¹	0,3	± 0,0	0,4	± 0,0	0,2	± 0,0	< 0,001
22:6n-3	1,0	± 0,1 ^A	1,9	± 0,1 ^B	0,6	± 0,1 ^A	< 0,001
ΣЖК	3,1	± 0,2 ^C	5,9	± 0,2 ^B	2,0	± 0,2 ^A	< 0,001
n3/n6	4,0	± 0,1	4,2	± 0,2	4,3	± 0,7	0,776

Примечание:* 15-17 РЖК - суммарное содержание разветвленных жирных кислот 15 и 17-атомами углерода в цепи

У щуки, обитающей в олиготрофном озере Собачье, проценты кислот 16:1n-7, 18:1n-7, 20:1n-9, 20:4n-6, 20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3 были выше, чем у популяций того же вида из других водоемов (Таблица 5.5). Напротив, процентное содержание кислот 14:0, 15-17РЖК, 18:0, 18:3n-3, 18:4n-3 и 22:5n-6 было значительно выше у щуки из мезотрофного Красноярского водохранилища (Таблица 5.5). Как плотва и окунь, щука из эвтрофного Берешского водохранилища имела промежуточные значения для большинства уровней ЖК (Таблица 5.5).

Для выявления биохимических различий между популяциями трех видов рыб, населяющих исследованные водоемы с разной трофностью, выполнили мультивариантный канонический корреспондентный анализ процентного состава ЖК (Рисунок 5.2). По первому фактору отмечены значительные различия между популяциями плотвы и щуки, связанные с большим содержанием 22:5n-6 и 22:6n-3 у щуки, в противовес значительно большей доле 20:3n-3 и 20:4n-3 в мышцах плотвы (Рисунок 5.2). Следует отметить, что популяции щуки из водоемов разного трофического типа занимали близкое положение в двумерном пространстве первых канонических факторов, тогда как пробы плотвы из разных водоемов образовали отдельные, лишь частично перекрывающиеся группы (Рисунок 5.2). Второй фактор выявил прежде всего заметные различия между некоторыми популяциями окуня (из олиготрофного озера Круглое и из эвтрофного Берешского водохранилища) и двумя другими видами рыб, вследствие разного содержания кислот 16:1n-9, 16:1n-7 и 14:0 (Рисунок 5.2). В целом, группы проб окуня из разных водоемов значительно перекрывались, вне зависимости от местообитания (Рисунок 5.2).

Также был проведен двухфакторный дисперсионный анализ процентного содержания ЭПК+ДГК, в качестве факторов которого использовали видовую принадлежность и трофический тип водоема. Основная часть дисперсии значений объяснялась видовой принадлежностью, в то время как взаимодействие двух факторов дало в 20 раз меньший вклад

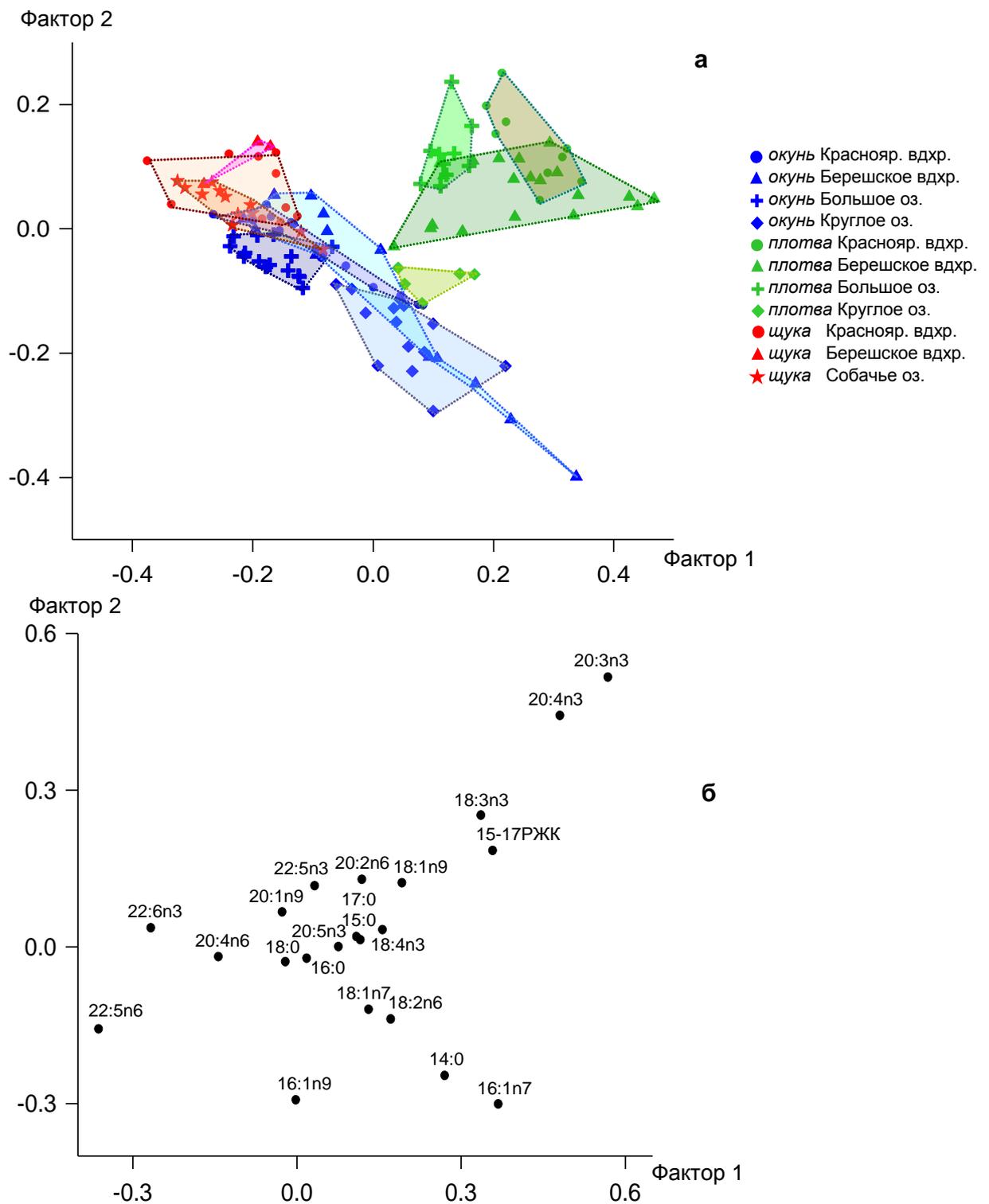


Рисунок 5.2 - Канонический анализ соответствия жирных кислот (% от суммы ЖК) в мышечной ткани трех видов рыб из сибирских водоемов: а) индивидуальные переменные – пробы рыб; б) факторные коэффициенты жирных кислот. Канонические факторы 1 и 2 объясняют 41,4% и 13,5% общей инерции, соответственно.

(Таблица 5.6). Процент ЭПК+ДГК в плотве был значительно ниже в мезотрофных и эвтрофном водоемах, или показал тенденцию к снижению (по сравнению с олиготрофными водоемами) по сравнению с таковыми у рыб более высоких трофических позиций, окуня и щуки (Рисунок 5.3б). Процентное содержание ЭПК+ДГК в щуке были значительно выше, чем у двух других видов в олиготрофных и мезотрофных водоемах (Рисунок 5.3б).

В доступной литературе спектры питания, качество и количество пищи считаются ключевыми факторами, влияющими на ЖК состав рыбы (Tocher, 2003; Arts, Kohler, 2009). Однако это представление основано на аквакультурных исследованиях, в которых рыба питается строго контролируемой пищей (Li et al., 2015; Schultz et al., 2015). И наоборот, рыба в естественной среде обитания, где существует возможность избирательного питания, занимает определенные трофические ниши и часто имеет видоспецифичный профиль ЖК (Czesny et al., 2011; Brewster et al., 2016). В данном исследовании многомерный анализ выявил преобладающее влияние видовой принадлежности, а не трофического фактора (то есть пищевых ресурсов) в конкретном водоеме, на состав ЖК трех изученных видов рыб. Этот результат согласуется с недавно полученными сведениями о других пресноводных организмах, а именно беспозвоночных, состав ЖК которых в первую очередь контролировался филогенетическим фактором (Makhutova et al., 2011; Lau et al., 2012; Makhutova et al., 2016).

Канонический корреспондентный анализ процентного состава ЖК разделил популяции планкто-бентоядной плотвы из разных водоемов. Напротив, наблюдалось сильное перекрытие популяций всеядного окуня и рыбацкой щуки из водоемов с разным трофическим типом. Таким образом, только для популяций плотоядно-бентоядной плотвы трофический фактор имел важное значение при формировании состава ЖК мышечной ткани.

5.3 Влияние трофического типа водоема на пищевую ценность рыб, как источника незаменимых полиненасыщенных жирных кислот для человека

Суммарное содержание ЭПК и ДГК, а также содержание суммы ЖК, на единицу сырой массы в плотве из Красноярского водохранилища было достоверно больше, по сравнению с прочими популяциями плотвы и популяциями щуки и окуня (Рисунок 5.3а, Таблицы 5.3 – 5.5). Четыре популяции окуня из водоемов с разным трофическим типом имели близкие величины абсолютного содержания суммы ЭПК+ДГК и ЖК (Рисунок 5.3а, Таблица 5.4). Среди популяций щуки, наибольшая величина содержания ЭПК+ДГК и ЖК на единицу сырой массы была у рыб из Красноярского водохранилища, а наименьшая – у рыб из Берешского водохранилища (Рисунок 5.3а, Таблица 5.5).

В двухфакторном дисперсионном анализе содержания ЭПК+ДГК (мг г^{-1} сырой массы) большая часть вклада в объясненную дисперсию объяснялась трофическим типом водоема, тогда как взаимодействие типа водоема и видовой принадлежности дало в 3 раза меньший вклад, а вклад видовой принадлежности был незначительным (Таблица 5.6). Суммарное содержание ЭПК+ДГК в плотве и щуке из мезотрофных водоемов (средняя величина для Красноярского водохранилища и озера Большое) были значительно выше, чем у рыбы из олиготрофных озер (Круглое и Собачье) и эвтрофного водоема (Берешское водохранилище, Рисунок 5.3а). Популяции окуня из водоемов различного трофического типа по содержанию ЭПК + ДГК достоверно не различались (Рисунок 5.3а).

В целом данное исследование частично подтверждает представление о том, что планкто-бентоядные видов рыб характеризуются большей вариацией состава ЖК и содержания длинноцепочечных ПНЖК, чем всеядные и хищные виды в водоемах с разным трофическим типом (Ahlgren et al., 1996). Однако, трофические позиции отдельных популяций рыб в

исследовании Ahlgren и соавторами (1996) не были определены. В нашей работе анализ стабильных изотопов не выявил значительных различий в трофических позициях между видами рыб, обитающих в одном и том же водоеме, например, плотва и окунь в озерах Большое и Круглое, плотва и щука в Берешском водохранилище. Напротив, в Красноярском водохранилище, разница в средних $\delta^{15}\text{N}$ между плотвой и щукой составляла 3,3 ‰, что указывало на отличие на один трофический уровень (Vander Zanden et al., 1997). Именно в этом водоеме обнаружены максимальные величины содержания ПНЖК в рыбах. В целом, различия трофических позиций между популяциями из разных водоемов не влияли на абсолютное содержание ПНЖК в мышечной ткани рыб. Подобный вывод был сделан М. Kainz и соавторами (2017), изучавшими несколько видов рыб различных трофических позиций в олиготрофном озере.

Таблица 5.6 – Результат двухфакторного дисперсионного анализа содержания ЭПК+ДГК (мг г^{-1} сырой массы или % от $\Sigma\text{ЖК}$) в трех видах рыб (плотва, окунь и щука) из водоемов с разным трофическим типом (олиготрофные, мезотрофные и эвтрофный): d.f. – степень свободы, *MS* – среднеквадратичный эффект для независимых переменных или ошибка, *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости.

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

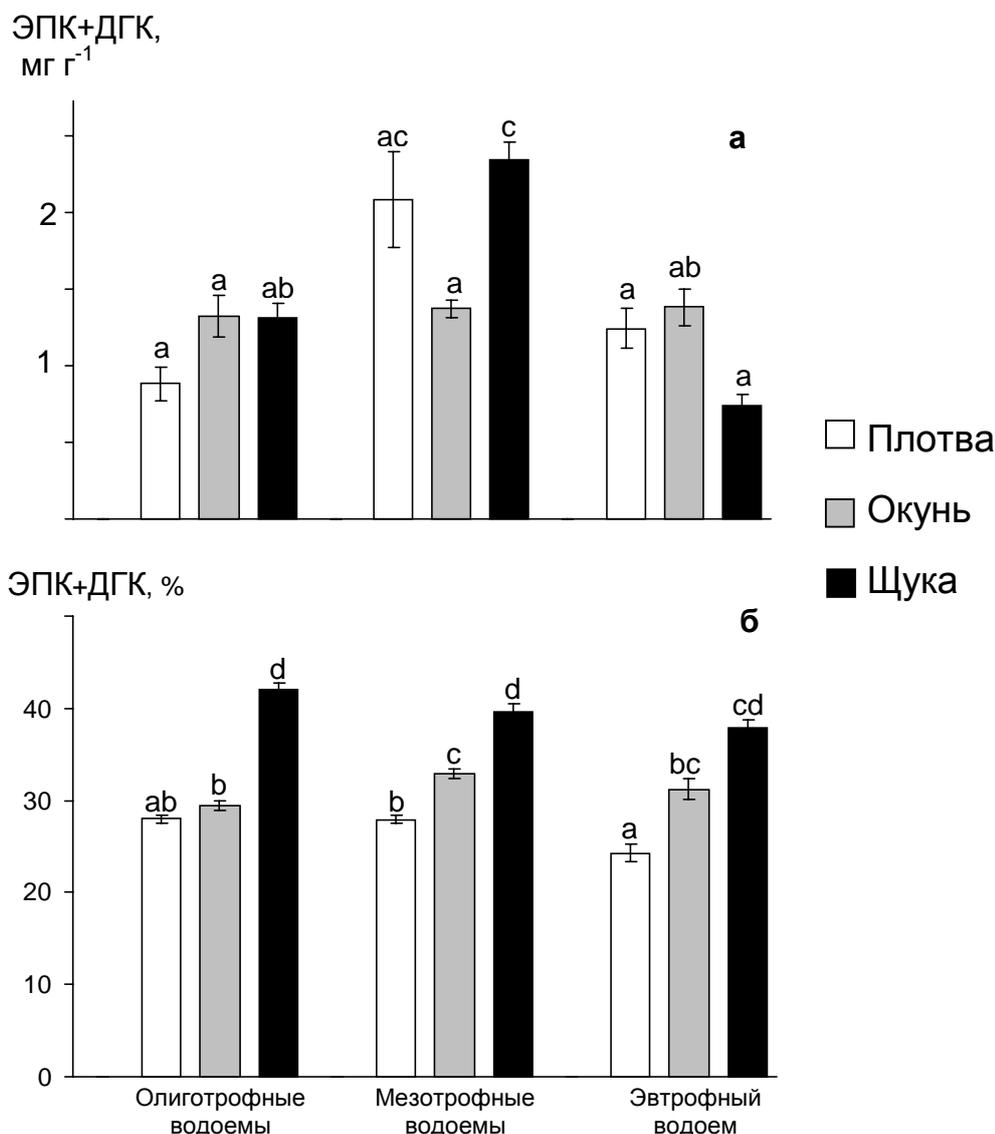


Рисунок 5.3 - Среднее содержание суммы ЭПК и ДГК, \pm стандартная ошибка, мг г⁻¹ сырой массы (а) и % от суммы жирных кислот (б) в мышечной ткани плотвы, окуня и щуки из водоемов разного трофического типа, 2014-2016 гг. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в однофакторном дисперсионном анализе.

Содержание ПНЖК в окуне (на единицу мышечной массы) из водоемов с разным трофическим типом варьировало незначительно. Этот результат совпадает с выводами G. Ahlgren et al. (1996) и отличается от результатов работы S. Taipale et al. (2016), где обнаружено снижение содержания ЭПК + ДГК в мышцах окуня с увеличением трофности водоема.

Однако мы изучали только 4 водоема, являвшихся местообитанием окуня, против 14 озер, исследованных в работе S. Taipale et al. (2016). Особенности трофических сетей водоемов могут маскировать влияние трофического типа на содержание ПНЖК в окуне. Например, содержание ПНЖК в окуне из эвтрофного Берешского водохранилища было таким же низким, как и в эвтрофных озерах в цитируемой работе, в пределах 1,2-1,3 мг г⁻¹ сырой массы. Напротив, окунь из олиготрофного озера Круглое содержал меньше ЭПК и ДГК, в среднем 1,1 мг г⁻¹, что почти в два раза меньше величины, 2,2 мг г⁻¹, в окуне из европейских олиготрофных озер (Taipale et al., 2016). В окуне из оз. Круглое также было самым низким относительное содержание ДГК в мышцах, хотя в планктоне озера присутствовали динофитовые водоросли, известные в качестве основного источника ДГК в водных трофических сетях. Таким образом, олиготрофное состояние водоема не обязательно приводит к увеличению содержания ПНЖК в мышцах рыб. Можно предположить, что в дополнение к высокому содержанию длинноцепочечных ПНЖК в фитопланктоне должен быть эффективный трофический перенос этих кислот на верхние трофические уровни, который обеспечит высокое содержание ПНЖК у консументов, включая рыб.

Известным последствием эвтрофирования является смещение в таксономическом составе фитопланктона, от синтезирующих длинноцепочечные ПНЖК диатомовых, криптофитовых и динофлагеллят к зеленым водорослям и цианобактериям, не способным к синтезу ЭПК и ДГК (Müller-Navarra et al., 2004; Taipale et al., 2013; Taipale et al., 2016). Отмечается, что этот сдвиг уменьшает содержание длинноцепочечных ПНЖК на единицу углерода в летнем фитопланктоне и имеет важное значение для накопления n-3 длинноцепочечных ПНЖК рыбами (Taipale et al., 2016). Например, содержание ЭПК и ДГК в планктоядном пестром толстолобике *Hypophthalmichthys nobilis* уменьшилось с увеличением концентрации хлорофилла *a* в китайских водохранилищах (Rasavi et al., 2014). Обратная зависимость между уровнем эвтрофирования

(определяемого как концентрация общего фосфора) водоема и содержанием ЭПК и ДГК в мышечной массе была обнаружена для европейского окуня (Vasconi et al., 2015; Taipale et al., 2016). Напротив, планктонная плотва из альпийских эвтрофных и мезотрофных озер имела почти одинаковое содержание ПНЖК на единицу массы (пересчитано по данным авторов из процентов ЭПК + ДГК и общего содержания липидов, коэффициент конверсии 0,7) (Vasconi et al., 2015).

Полученные нами результаты частично подтверждают гипотезу об отрицательном ответе содержания длинноцепочечных ПНЖК в рыбе на эвтрофирование водоема и последующие изменения биохимического состава планктона. Например, суммарное содержание ЭПК и ДГК было сравнительно низким у плотвы и щуки из эвтрофного Берешского водохранилища. Действительно, в этом водоеме преобладают цианобактерии и зеленые водоросли в планктоне (Щур, 2009), которые не могут быть источником длинноцепочечных ПНЖК для верхних трофических уровней (Taipale et al., 2013). С другой стороны, изученные нами рыбы из олиготрофных водоемов имели не самое высокое содержание длинноцепочечных ПНЖК. Например, щука из олиготрофного озера Собачье содержала значительно меньше ЭПК и ДГК, чем щука из мезотрофного водохранилища. Плотва и окунь от олиготрофного озера Круглое имели сходные или более низкие значения содержания длинноцепочечных ПНЖК по сравнению с этими видами рыб из мезотрофных водоемов.

Состав фитопланктона в обеих изученных олиготрофных системах преимущественно состоял из диатомовых, криптофитов и динофлагеллят, которые, как известно, являются хорошими продуцентами $n-3$ длинноцепочечных ПНЖК (Taipale et al., 2013). Однако общая продукция фитопланктона, вероятно, была слишком низкой для обеспечения питания популяций рыб, населяющих эти водоемы. Поэтому можно выдвинуть гипотезу о том, что в олиготрофных водоемах рыбы с пластичным питанием, такие как плотва, окунь и щука, стремятся в большей степени использовать

литорально-бентосные пищевые ресурсы, которые, по некоторым данным, имеют более низкое содержание ПНЖК (Mariash et al., 2011; Eloranta et al., 2013). Соотношения изотопов показали, что в олиготрофных водоемах изученные рыбы полагались на литорально-бентосные ресурсы в большей степени, чем в эвтрофном водоеме. Предпочтение бентоса ресурсам планктона, вероятно, приводит к разбавлению биомассы другими соединениями и уменьшению содержания n-3 длинноцепочечных ПНЖК в рыбах.

Следовательно, мезотрофные водоемы, в которых синтезирующие длинноцепочечные ПНЖК таксоны микроводорослей дают достаточное количество органического вещества для поддержания высокой продукции высших трофических уровней, вероятно, являются наиболее выгодными источником рыб с высоким содержанием ЭПК и ДГК на единицу массы. Действительно, в нашем исследовании два вида рыб с разным пищевым поведением, планкто-бентоядная плотва и рыбацкая щука, из мезотрофных водоемов имели самое высокое содержание длинноцепочечных ПНЖК среди групп этих рыб из водоемов разных трофических типов. Согласно анализу стабильных изотопов и по данным содержимого желудка, щука в мезотрофном Красноярском водохранилище потребляла плотву. Потребление плотвы с высоким содержанием ПНЖК, по-видимому, поддерживало высокое биохимическое качество щуки в этой мезотрофной экосистеме.

Следует отметить, что процентное содержание ЖК в некоторых исследованиях также использовалось для оценки влияния трофического типа водоема на биохимический состав рыб (Vasconi et al., 2015; Gomes et al., 2016). Было показано, что процентное содержание длинноцепочечных ПНЖК в рыбах с различными типами питания значительно меняется в зависимости от трофности вод. Мы сравнили абсолютное содержание ЭПК и ДГК (мг г^{-1} сырой массы) и их процентное содержание от общего количества ЖК в исследуемой рыбе (Таблица 5.6, Рисунок 5.3). В отличие от

вышеупомянутых исследований, в двухфакторном дисперсионном анализе мы не обнаружили влияния степени трофности водоема на процент ЭПК и ДГК в изученных рыбах. Между тем, на процент ЭПК + ДГК существенно влиял филогенетический фактор, а значения увеличивались с трофическим положением рыбы во всех водоемах. Ранее сообщалось о аналогичном увеличении относительного содержания ДГК в звеньях трофической цепи в бореальных озерах (Strandberg et al., 2015).

Таким образом, были обнаружены противоположные закономерности в процентных уровнях и содержании длинноцепочечных ПНЖК на единицу массы в исследуемой рыбе в ответ на градиент трофического состояния и видовой принадлежности. Различные, а иногда и противоположные отклики процентных уровней и абсолютного содержания длинноцепочечных ПНЖК в биомассе ранее были обнаружены во многих исследованиях, в которых сравнивали различные популяции или виды рыб (Gladyshev et al., 2007; Huynh, Kitts 2009; Gladyshev et al., 2012; Vasconi et al., 2015; Гладышев и др., 2017). Более того, некоторые авторы предостерегают от использования процентных уровней ЖК, поскольку такие величины являются зависимыми друг от друга и могут формировать нерепрезентативное распределение и искажать влияние экологических факторов (Ghomi et al., 2014). Обнаруженное нами несовпадение распределения процентного и абсолютного содержания ПНЖК для популяций одного и того же вида, обитающих в разных трофических условиях, подчеркивает необходимость определения пищевой ценности рыб по данным содержания ПНЖК на единицу биомассы.

5.4 Резюме и перспективы использования результатов

Наши результаты свидетельствуют о благоприятном кумулятивном влиянии количества и качества пищи в мезотрофных водоемах на накопление повышенного содержания ПНЖК в рыбах с различным типом питания.

Поскольку природные популяции рыб являются основным источником незаменимых ПНЖК для человека (Gladyshev et al., 2013), этот вывод может иметь практическую значимость для планирования промыслового лова и управления водными экосистемами. Известная концепция сдвига в рыбных сообществах от доминирования лососевых рыб, через доминирование окунеобразных видов к доминированию карпообразных рыб и уменьшению доли видов-ихтиофагов (Persson et al., 1991; Jeppesen et al., 2000; Argillier et al. 2013), очевидно, подразумевает олиготрофное состояние водоема как привлекательную цель при управлении водными экосистемами. Однако такой подход не учитывает ни общей рыбопродуктивности таких водоемов, ни пищевой ценности рыбопродукции в отношении содержания незаменимых веществ. Действительно, некоторые виды лососевых, которые предпочитают холодные олиготрофные водоемы, содержат много незаменимых ЭПК и ДГК, например, *Salvelinus namaycush*, 11,1 мг г⁻¹ (Neff et al., 2014), *Coregonus macrophthalmus*, 10,4 мг г⁻¹ (Vasconi et al., 2015) и *Coregonus lavaretus*, 16,6 мг г⁻¹ (Гладышев и др., 2017). Однако большая часть пресноводных промысловых уловов представлена карпообразными, окунеобразными и щукообразными видами рыб, в то время как уловы неанадромных лососеобразных невысоки. Хотя представители этих отрядов имеют более низкое содержание ПНЖК по сравнению с большинством лососевых, их более высокие уловы могут обеспечить значительное количество необходимых ПНЖК для потребления человеком. Следовательно, мезотрофные пресноводные водоемы, где карпообразные, окунеобразные и щукообразные виды являются доминирующими и потенциально имеют самое высокое содержание длинноцепочечных ПНЖК, должны быть предпочтительной целью для промышленного рыболовства и аквакультуры.

ВЫВОДЫ

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

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

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

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

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

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

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- АЛК – альфа-линоленовая кислота
- АРК – арахидоновая кислота
- ВОЗ - Всемирная организация здравоохранения
- ДГК – докозагексаеновая кислота
- ГХ – газовая хроматография
- 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
- ССЗ - сердечно-сосудистые заболевания
- ТАГ – триацилглицерины
- ФЛ – фосфолипиды
- ЭПК –эйкозапентаеновая кислота

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Агеев, А.В. Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод: монография. под ред. Алимова А.Ф., М.Б. Ивановой / А.В. Агеев, Н.А. Гаевский, М.И. Гладышев, Л.А. Глущенко, З.Г. Гольд, В.М. Гольд, Г.А. Еникеев, И.Г. Еникеева, Е.А. Иванова, Н.А. Кожевникова, И.И. Морозова, И.М. Попельницкая, В.Е. Распопов, Г.Н. Скопцова, В.А. Сапожников, В.А. Олейников, С.М. Чупров, С.П. Шулепина, А.В. Шапошников. – Красноярск: Изд-во Сибирского федерального университета, 2008. – 537 с.
2. Алимов, А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию: монография / А.Ф. Алимов. - Л.: Гидрометеиздат, 1989. - 152 с.
3. Алимов, А.Ф. Продукционная гидробиология / А.Ф. Алимов, В.В. Богатов, С.М. Голубков.- СПб.: Наука, 2013. — 342 с.
4. Бастанов, Р.И. Морфологическая характеристика и особенности биологии плотвы различных биотопов Аргазинского водохранилища (Челябинская область) / Р.И. Бастанов, А.М. Дерхо // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия. - 2018. - Т. 4. - № 1. - С. 5–14.
5. Богданов, Н.А. Пресноводные рыбы Средней Сибири / Н.А. Богданов, Г.И. Богданова, А.Н. Гадинов, В.А. Заделёнов, В.В. Матасов, Ю.В. Михалёв, Е.Н. Шадрин // под ред. Е.Н. Шадрина. – Норильск: АПЕКС, 2016. – 200 с.
6. Васьковский, В.Е. Липиды / В.Е. Васьковский // Соросовский научный журнал. – 1997. - №3. – С. 32 – 37.
7. Волкова, Н.И. Современное состояние экосистемы озера Большое (Красноярский край) / Н.И. Волкова, А.В. Андрианова, Л.А. Щур, Т. Ануфриева // Вестник Красноярского гос. ун-та. - 2006. - № 5. С. 85 - 93.

8. Вышегородцев, А.А. Рыбы бассейна реки Енисей: уч. пособие / А.А. Вышегородцев, И.В. Зуев.- Красноярск: СибГТУ, 2002.- 140 с.
9. Вышегородцев, А.А. Красноярское водохранилище / А.А. Вышегородцев, Т.Н. Ануфриева, О.А. Кузнецова.- Новосибирск: Наука, 2005.- 2012 с.
10. Герасимов, Ю.В. Поведенческие механизмы трофической дифференциации у рыб-бентофагов / Ю.В. Герасимов // Вопросы ихтиологии. - 2012. - Т. 51. - № 1. – С. 96 – 225.
11. Гладышев, М.И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М.И. Гладышев. // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2012. - Т.5. - С. 352-386.
12. Гладышев, М.И. Состав жирных кислот рыб с различными спектрами питания в арктическом озере / М.И. Гладышев, Н.Н. Сущик, Л.А. Глущенко, В.А. Заделенов, А.Е. Рудченко, Ю.Ю. Дгебуадзе // Доклады Академии наук. - 2017. - Т. 474. - № 4. - С. 513 - 516.
13. Голованов, В.К. Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях / В.К. Голованов // Вопросы ихтиологии. - 2013. – Т. 53. - № 3. – С. 286 – 314.
14. Дембицкий, В.М. Дикарбоновые и жирные кислоты цианобактерий рода *Aphanizomenon* / В.М. Дембицкий // Биохимия. - 2001. - Т.66. - № 1. - С. 92-97.
15. Заделёнов, В.А. Новые сведения о биоте некоторых озер 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. - С. 87-105.
16. Капков, В.И. Факторы, регулирующие сукцессию и развитие массовых видов водорослей в водоеме / В.И. Капков // Водные организмы и экосистемы: Материалы научной конференции. - 1989. - Т. 1. - С. 30.

17. Кириллова, Т.В. Соотношение хлорофилла и биомассы в фитопланктоне водотоков и водоемов бассейна верхнего Чулыма / Т.В. Кириллова, В.В.Кириллов // Мир науки, культуры и образования. - 2010. - № 4. - С. 280 - 285.
18. Кистер, А.А. Промысел и размерно-возрастная характеристика щуки в Красноярском водохранилище / А.А. Кистер // Вестник КрасГАУ. - 2016. - № 12. - С. 153-157.
19. Кистер, А.А. Промысел щуки на Енисее и ее размерно-возрастная характеристика / А.А. Кистер // Вестник КрасГАУ.- 2017. - № 7. - С. 156 - 160.
20. Лапкин, В.В. Возрастная динамика избираемых и летальных температур рыб / В.В. Лапкин, А.М. Свирский, В.К. Голованов // Зоологический журнал. – 1981. – Т. 60. - №12. – С. 1792 – 1801.
21. Ледяев, О.М. Питание щуки Хантайского водохранилища / О.М. Ледяев // Вопросы географии Сибири. - 1983. – С. 98 - 99.
22. Лесонен, М.А. Особенности питания речного окуня (*Perca fluviatilis*) в озерных и речных условиях Карелии / М.А. Лесонен, Ю.А. Шустов, Н.А. Онищенко, И.Н. Онищенко, А.В. Сухов // Общая биология. - 2016. - № 8.- С. 46–51.
23. Махутова, О. Н. Сравнение жирнокислотного состава кладоцер и копепод из озер разных климатических зон / О.Н. Махутова, М. И. Гладышев, Н.Н. Сущик, О.П. Дубовская, Ж.Ф. Бусева, Е.Б. Фефилова, В.П. Семенченко, Г.С. Калачева, О.Н. Кононова, М.А. Батурина // Сибирский экологический журнал. - 2014. - № 4. - С. 627-638.
24. 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 Российской Академии наук. – 2012а. – № 2. – С. 18 – 25.
25. Мурзина, С.А. Динамика жирнокислотного состава липидов в прцессе эмбрионального развития атлантического лосося *Salmo salar* L. /

С.А. Мурзина, З.А. Нефедова, П.О. Рипатти, Н.Н. Немова, Л.В. Макарова // Онтогенез. – 2012б. – Т. 43. - № 2. – С. 154 – 160.

26. Немова, Н.Н. Особенности динамики липидов в раннем развитии атлантического лосося *Salmo salar* L. / Н.Н. Немова, З.А. Нефедова, С.А. Мурзина // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2014. - № 5. – С. 44 – 52.

27. Никитенко, Е.В. Питание леща Чограйского водохранилища / Е.В. Никитенко, Г.Х. Щербина // Вестник Института комплексных исследований аридных территорий. - 2014. - Т. 2. - №2. - С. 57 – 63.

28. Никольский, Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский.- М.: Высшая школа, 1963. - 368 с.

29. Петлина, А.П. Определение плодовитости и стадий зрелости рыб: учебное пособие / А.П. Петлина. - Томск: изд-во Томского государственного университета, 1987. -106 с.

30. Петлина, А.П. Изучение молоди пресноводных рыб Сибири / А.П.Петлина, В.И. Романов.- Томск: изд-во Томского государственного университета, 2004. - 203 с.

31. Попова, О.А. О комплексных индексах при изучении питания рыб / О.А. Попова, Ю.А. Решетников // Вопросы ихтиологии. - 2011. - Т. 51. - № 5. - С. 712–717.

32. Пармузин, Ю.П. Географическое положение и особенности гор Путорана / Ю.П. Пармузин // Путоранская озерная провинция. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 14–18.

33. Пичугин, М.Ю. Развитие искусственного гибрида и выявление элементов репродуктивной изоляции между симпатрическими формами гольца Дрягина и пучеглазки *Salvelinus alpinus complex* (Salmonidae) из горного озера Собачье (Таймыр) / М.Ю. Пичугин // Вопросы ихтиологии. - 2009. - Т. 49. - № 2.- С. 240 - 253.

34. Романов, А.А. Ихтиофауна плато Путорана / в: Фауна позвоночных животных плато Путорана // под ред. А.А. Романова.- Москва, 2004.- С. 29-89.
35. Романов, В.И. Методы исследования пресноводных рыб Сибири: учебное пособие / В.И. Романов, А.П. Петлина, И.Б. Бабкина. – Томск: изд-во Томского государственного университета, 2012. – С. 165-176.
36. Сущик, Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах / Н.Н. Сущик. //Журнал общей биологии. – 2008, Т.69.- №4.- С .299 – 316.
37. Тарапатин, П.С. Морфологическая характеристика плотвы сибирской *Rutilus rutilus lacustris* (Pallas, 1814) и пескаря сибирского *Gobio gobio synocephalus* (Dubowski, 1869) озера Круглое Шарыповского района Красноярского края. Дипломная работа / П.С. Тарапатин. - Красноярский гос. ун-т, 2006. С. 25.
38. Чупров, С.М. Атлас бесчелюстных и рыб водоемов и водотоков Красноярского края / С.М. Чупров. - Красноярск: изд-во Сибирского федерального университета, 2015. - 143 с.
39. Щур, Л.А. Фитопланктон как индикатор состояния экосистемы водоема - охладителя Березовской ГРЭС-1 (Красноярский край) / Л.А. Щур // Водные ресурсы. - 2009. - Т.36. - №4.- С. 597–605.
40. Abaad, M. Phenotypic plasticity in wild marine fishes associated with fish-cage aquaculture / M. Abaad, V.M. Tuset, D. Montero, A. Lombarte, J.L. Otero-Ferrer, R. Haroun // Hydrobiology. – V. 765. – P. 343 – 358.
41. Adkins, Y. Mechanisms underlying the cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids / Y. Adkins, D.S. Kelley // J. Nutr. Biochem. - 2010. - V. 21. - P. 781 – 792.
42. 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. - P. 131 – 157.

43. Ahlgren, G. Fatty acid content of some freshwater fish in lakes of different trophic levels-a bottom-up effect? / G. Ahlgren, L. Sonesten, M. Boberg, I. B. Gustafsson // *Ecology of Freshwater Fish*. - 1996. – V. 5. – P. 15-27.
44. Ahlgren, G. Effects of natural and commercial diets on the fatty acid content of European grayling / G. Ahlgren, M. Carlstein, B. Gustafsson // *Journal of Fish Biology*. - 1999. - V. 55. - P. 1142-1155.
45. Ahlgren, G. Nitrogen limitation effects of different nitrogen sources on nutritional quality of two freshwater organisms, *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyceae) and *Synechococcus* sp. (Cyanophyceae) / G. Ahlgren, P. Hyenstrand // *Journal of Phycology*. - 2003. - V. 39. - P. 906-917.
46. Ahlgren, G. Fatty acid ratios in freshwater fish, zooplankton and zoobenthos – are their specific optima? In: Arts, M.T., Kainz, M., Brett, M.T. (Eds.) / G. Ahlgren, T. Vrede, W. Goedkoop // *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer, New York. - 2009. - P. 147-178.
47. Akhtar, M.S. Higher acclimation temperature modulates the composition of muscle fatty acid of *Tor putitora* juveniles / M.S. Akhtar, A.K. Pal, N.P. Sahu, A. Ciji, P.C. Mahanta // *Weather and Climate Extremes*. - 2014. - V. 4. -P. 19–21.
48. Almansa, E. Lipid and fatty acid composition of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) females in different stages of their reproductive cycle: effects of a diet lacking in n-3 HUFA / E. Almansa, M.V. Martín, J.R. Cejas, P. Badía, S. Jerez, A. Lorenzo // *Journal of Fish Biology*. - 2001. - V. 59. - P. 267–286.
49. Araujo, B. The influence of dietary fatty acid and fasting on the hepatic lipid metabolism of barramundi (*Lates calcarifer*) / B. Araujo, M. Salini, B. Glencross, N. Wade // *Aquaculture Research*. - 2017. - V. 48. - P. 3879 – 3893.
50. Argillier, C. Development of a fish-based index to assess the eutrophication status of European lakes / C. Argillier, S. Caussé, M. Gevrey, S. Pédrón, J. De Bortoli, S. Brucet, M. Emmrich, E. Jeppesen, T. Lauridsen, T. Mehner, M. Olin, M. Rask, P. Volta, I.J. Winfield, F. Kelly, T. Krause, A. Palm, K. Holmgren // *Hydrobiologia*. - 2013. - V. 704. - P. 193 – 211.

51. 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. – P. 122 – 137.
52. Arts, M.T. Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response. In: Arts, M.T., Kainz, M., Brett, M.T. (Eds.) / M.T. Arts, C.C. Kohler // *Lipids in aquatic ecosystems*. Springer, New York, 2009. - P. 237-256.
53. Asil, S.M. The influence of dietary arachidonic acid on growth, reproductive performance, and fatty acid composition of ovary, egg and larvae in an anabantid model fish, Blue gourami (*Trichopodus trichopterus*; Pallas, 1770) / S.M. Asila, A.A. Kenaria, G.R. Miyanjib, G.V. Kraak // *Aquaculture*. - 2017. - V. 476. - P. 8-18.
54. Barnard, C. Trophic position of zebra mussel veligers and their use of dissolved organic carbon / C. Barnard, C. Martineau, J.J. Frenette, J.J. Dodson, W.F. Vincent // *Limnol. Oceanogr.* - 2006. - V 51. - P. 1473 – 1484.
55. Bazan, N.G. Neuroprotectin D1-mediated anti-inflammatory and survival signaling in stroke, retinal degenerations, and Alzheimer's disease / N.G. Bazan // *J. Lipid Res.* – 2009.- V. 50. - P. 400-405.
56. Beaudoin, C.P. A stable carbon and nitrogen isotope study of lake food webs in Canada's Boreal Plain / C.P. Beaudoin, E.E. Prepas, W.M. Tonn, L.I. Wassenaar, B.G. Kotak // *Freshwater Biology*. - 2001. - V. 46. - P. 465 - 477.
57. Bell, M.V. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions. In: Arts, M.T., Kainz, M., Brett, M.T. (Eds.) / M.V. Bell, D.R. Tocher // *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer, New York, 2009. - P. 211–236.
58. Beaudoin, C.P. A stable carbon and nitrogen isotope study of lake food webs in Canada's Boreal Plain / C.P. Beaudoin, E.E. Prepas, W.M. Tonn, L.I. Wassenaar, B.G. Kotak // *Freshwater Biology*. - 2001. - V. 46. - P.465 - 477.

59. Blanchard, G. Lipid content and fatty acid composition of target tissues in wild *Perca fluviatilis* females in relation to hepatic status and gonad maturation / G. Blanchard, X. Druart, P. Kestemont // Journal of Fish Biology. - 2005. - V. 66. - P. 73–85.
60. Bougnoux, P. Improving outcome of chemotherapy of metastatic breast cancer by docosahexaenoic acid: a phase II trial / P. Bougnoux, N. Hajjaji, M.N. Ferrasson, B. Giraudeau, C. Couet, O.Le. Floch // British Journal of Cancer. - 2009. - V.101. - № 12. - P.1978 – 1985.
61. Brett, M.T. Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production / M.T. Brett, M.J. Kainz, S.J. Taipale, H. Seshan // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. - 2009. - V. 106. - P. 21197–21201.
62. Brett, M.T. How important are terrestrial organic carbon inputs for secondary production in freshwater ecosystems? / M.T. Brett, S.E. Bunn, S. Chandra, A.W.E. Galloway, F. Guo, M.J. Kainz, P. Kankaala, D.C.P. Lau, T.P. Moulton, M.E. Power // Freshwater Biology. – 2017. – V. 62. – P. 833 – 853.
63. Brewster, J.D. Ecological niche of coastal Beaufort Sea fishes defined by stable isotopes and fatty acids / J.D. Brewster, C. Giraldo, H. Swanson, W. Walkusz, T.N. Loewen, J.D. Reist, G.A. Stern, L.L. Loseto // Marine Ecology Progress Series. - 2016. - V. 559. - P. 159 – 173.
64. Broadhurst, C. Brain-specific lipids from marine, lacustrine, or terrestrial food resources: potential impact on early African *Homo sapiens* / C.L. Broadhurst, Y. Wang, M.A. Crawford, S.C. Cunnane, J.E. Parkington, W.F. Schmidt // Comp. Biochem. Physiol. Part. B. - 2002. - V. 131. - P. 653-73.
65. Budge, S. Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: a primer on analysis and interpretation / S.M. Budge, S.J. Iverson, H.N. Koopman // Marine Mammal Science. - 2006. - V. 22. - P. 759-801.
66. Bulut, S. The fatty acid composition and $\omega 6/\omega 3$ ratio of the pike (*Esox lucius*) muscle living in Eber Lake, Turkey / S. Bulut // Scientific Research and Essays. - 2010. - V.23. - P. 3776-3780.

67. 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. - P. 235 – 244.
68. Calabretti, A. Influence of environmental temperature on composition of lipids in edible flesh of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) / A. Calabretti, F. Cateni, G. Procida, L. G. Favretto // *Journal of the Science of Food and Agriculture* - 2003. - V. 83. - P. 1493–1498.
69. Calder, P.S. Docosahexaenoic acid / P.C. Calder // *Annals of Nutrition and Metabolism*. – 2016. – V. 69. – P. 8 – 21.
70. Carbonera, F. Distinguishing wild and farm-raised freshwater fish through fatty acid composition: Application of statistical tools / F. Carbonera, H.J.M. Celestino dos Santos, P.F. Montanher, V.V. Schneider de Almeida, A.P. Lopes, J.V. Visentainer // *European Journal of Lipid Science and Technology*. - 2014. - V. 116. - P. 1363-1371.
71. Carlson, R.E. A trophic state index for lakes / R.E. Carlson // *Limnology and Oceanography*. - 1977. - V. 22. – P. 361- 369.
72. Casula, M. Long-term effect of high dose omega-3 fatty acid supplementation for secondary prevention of cardiovascular outcomes A meta-analysis of randomized, double blind, placebo controlled trials / M. Casula, D. Soranna, A.L. Catapano, G. Corrao // *Atherosclerosis Supplements*. - 2013. - V. 14. - P. 243–251.
73. Caut, S. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction / S. Caut, E. Angulo, F. Courchamp // *J. Appl. Ecol.* - 2009. - V. 46. - P. 443–453.
74. Cheng, H. Abundance of triacylglycerols in ganglia and their depletion in diabetic mice: implications for the role of altered triacylglycerols in diabetic neuropathy / H. Cheng, S. Guan, X. Han // *Journal of Neurochemistry*. - 2006. - V.97. - P. 1288–1300.

75. Cole, J.J. Pathways of organic carbon utilization in small lakes: Results from a whole-lake C-13 addition and coupled model / J.J. Cole, S.R. Carpenter, J.F. Kitchell, M.L. Pace // *Limnology and Oceanography*. – 2002. – V. 47. – P. 1664 – 1675.

76. Czesny, S.J. Fatty acid signatures of Lake Michigan prey fish and invertebrates: among-species differences and spatiotemporal variability / S.J. Czesny, R. Jacques, S.D. Hanson, J.M. Dettmers, K. Dabrowski // *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences*. - 2011. - V. 68. - P. 1211–1230.

77. Chuang, L.T. Fatty acid composition of 12 fish species from the Black Sea / L.T. Chuang, U. Bulbul, P. Wen, R.H. Glew, F.A. Ayaz // *Journal of Food Science*. - 2012. - V. 77. - P. 512–518.

78. Copeman, L.A. Effect of temperature and tissue type on fatty acid signatures of two species of North Pacific juvenile gadids: A laboratory feeding study / L.A. Copeman, B.J. Laurel, C.C. Parrish // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. - 2013. - V. 448. - P. 188 – 196.

79. Cudowski, A. Dissolved reactive manganese as a new index determining the trophic status of limnic waters / A. Cudowski // *Ecological Indicators*. - 2014. - V. 48. - P. 721–727.

80. David, V. The paradox high zooplankton biomass - low vegetal particulate organic matter in high turbidity zones: What way for energy transfer? / V. David, B. Sautour, R. Galois, P. Chardy // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. - 2006. - V. 333. – P. 202 – 2018.

81. Davis, B.C. Achieving optimal essential fatty acid status in vegetarians: current knowledge and practical implications / B.C. Davis, P.M. Kris-Etherton // *American Journal of Clinical Nutrition*. -2003. - V. 78. - P. 640 - 646.

82. Davis, A.M. Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river / A.M. Davis, M.L. Blanchette, B.J. Pusey, T.D. Jardine, R.G. Pearson // *Freshwater Biol*. - 2012. - V. 57. - P. 2156 – 2172.

83. De Caterina, R. n-3 Fatty acids in cardiovascular disease / R. De Caterina // *The New England Journal of Medicine*. - 2011. - V. 364. - P. 2439–2450.
84. Dodds W.K. Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs / W.K. Dodds, J.J. Cole // *Aquat. Sci.* - 2007. - V. 69. - P. 427 – 439.
85. 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 tricornutum* / V.J. Dodson, J.-L. Mouget, J.L. Dahmen, J.D. Leblond // *Hydrobiologia*. - 2014. - V. 727. - P. 95 - 107.
86. Domenichiello, A.F. Is docosahexaenoic acid synthesis from α -linolenic acid sufficient to supply the adult brain? / A.F. Domenichiello, A.P. Kitson, R.P. Bazinet // *Progress in Lipid Research*. – 2015. – V. 59. – P. 54 – 66.
87. Dyerberg, J. Eicosapentaenoic acid and prevention of thrombosis and atherosclerosis? / J. Dyerberg, H.O. Bang, E. Stoffersen, S. Moncada, J.R. Vane // *Lancet*. – 1978. – V. 2. – P. 117–119.
88. Eloranta, A.P. Lipid-rich zooplankton subsidise the winter diet of benthivorous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a subarctic lake/ A.P. Eloranta, H.L. Mariash, M. Rautio, M. Power // *Freshwater Biology*. – 2013. - V. 58. – P. 2541–2554.
89. Engstrom-Ost, J. Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity / J. Engstrom-Ost, M. Lehtiniemi, S.H. Jonasdottir, M. Viitasalo // *Ecology of Freshwater Fish*. - 2005. - V. 14. - P. 385–393.
90. Estefanell, J. Effect of two fresh diets and sexual maturation on the proximate and fatty acid profile of several tissues in *Octopus vulgaris*: specific retention of arachidonic acid in the gonads / J. Estefanell, J. Socorro, M. Izquierdo, J. Roo // *Aquaculture Nutrition*. - 2015. - V. 21. - P. 274 – 285.

91. Fallah, A. A. Proximate composition and fatty acid profile of edible tissues of *Capoeta damascina* (Valenciennes, 1842) reared in freshwater and brackish water / A.A. Fallah, A. Nematollahi, S.S. Saei-Dehkordi // Journal of Food Composition and Analysis. - 2013. - V. 32. - P. 150–154.
92. Fetzer, W.W. Intraspecific niche partitioning and ecosystem state drive carbon pathways supporting lake food webs / W.W. Fetzer, M.M. Luebs, J.R. Jackson, L.G. Rudstam // Ecosystems. - 2015. - V. 18. - P. 1440–1454.
93. France, R.L. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes / R.L. France // Limnology and Oceanography. – 1995. – V. 40. – P. 1310 – 1313.
94. Furse, S. Do lipids shape the eukaryotic cell cycle? / S. Furse, G.C. Shearman // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids. - 2018. - V. 1863. - P. 9-19.
95. Georgiadi, A. Mechanisms of gene regulation by fatty acids / A. Georgiadi, S. Kersten // Advances in Nutrition. - 2012. - V.3. - P. 127–134.
96. Ger, K.A. The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world / K.A. Ger, P.U. Cordero, P.C. Frost, L.-A. Hansson, O. Sarnelle, A.E. Wilson, M. Lurling // Harmful Algae. - 2016. - V. 54. - P. 128 – 144.
97. Ghomi, M.R. Fatty acid composition and content of round goby (*Neogobius melanostomus* Pallas 1814) and monkey goby (*Neogobius fluviatilis* Pallas 1814), two invasive gobiid species in the lower Rhine River (Germany) / M.R. Ghomi, E. Von Elert, J. Borcherdig, P. Fink // Journal of Applied Ichthyology. - 2014. – V. 30. – P. 527 – 531.
98. Gladyshev, M.I. Disappearance of phenol in water samples taken from the Yenisei river and the Krasnoyarsk Reservoir / M.I. Gladyshev, I.V. Gribovskaya, V.V. Adamovich // Water Research. - 1993. - V. 27. - P. 1063 – 1070.
99. Gladyshev, M.I. Selective grazing on *Cryptomonas* by *Ceriodaphnia quadrangula* fed a natural phytoplankton assemblage / M.I. Gladyshev, T.A.

Temerova, O.P. Dubovskaya, V.I. Kolmakov, E.A. Ivanova // Aquatic Ecology. - 1999. - V.33. - P.347-353.

100. 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. - P. 1694–1700.

101. Gladyshev, M.I. Stable isotope analyses in aquatic ecology (a review) / M.I. Gladyshev // Journal of Siberian Federal University. Biology. - 2009. - V. 4. - P. 381 – 402.

102. 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. - P. 343 - 357.

103. 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. - 2011. - V. 165 - P. 521–531.

104. 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 . - 2012. - V. 77. - P. 1306– 1310.

105. 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. - P.117-126.

106. Gladyshev, M.I. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the larges Arctic river: Mosaic or continuum? / M.I. Gladyshev, O.V. Kolmakova, A.P. Tolomeev, O.V. Anishchenko, O.N.

Makhutova, A.A. Kolmakova, E.S. Kravchuk, L.A. Glushchenko, V.I. Kolmakov, N.N. Sushchik // *Limnol. Oceanogr.* - 2015a. - V. 60. - P. 1314-1331.

107. 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. Semenchenko, A.A. Kolmakova, G.S. Kalachova // *Freshwater Biol.* - 2015b. - V. 60. - P. 373-386.

108. 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. - P. 1033-1044.

109. Gladyshev, M.I. Quality and quantity of biological production in water bodies with different concentration of phosphorus: case study of Eurasian perch / M.I. Gladyshev // *Doklady Biochemistry and Biophysics.* – 2018. - V. 478. - P. 1-3.

110. 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. - P. 277–299.

111. 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 // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* - 2000. - V. 57. - P. 2267–2279.

112. 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. - P. 1193 – 1206.

113. Görgün, S. Effect of season on the fatty acid composition of the liver and muscle of *Alburnus chalcoides* (Güldenstädt, 1772) from Tödürge Lake (Sivas,

Turkey) / S. Görgün, M.A. Akpınar // Turkish Journal of Zoology - 2012. - V. 36. - P. 691 - 698.

114. Graeve, M. Assimilation and biosynthesis of lipids in Arctic *Calanus* species based on feeding experiments with a ¹³C labelled diatom / M. Graeve, C. Albers, G. Kattner // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. - 2005. - V. 317. - P. 109–125.

115. Gribble, M.O. Mercury, selenium and fish oils in marine food webs and implications for human health / M.O. Gribble, R. Karimi, B.J. Feingold, J.F. Nyland, T.M. O'Hara, M.I. Gladyshev, C.Y. Chen // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. - 2016. - V. 96. - P. 43–59.

116. 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. - P. 1007-1015.

117. Guler, G.O. Effect of season on fatty acid composition and n-3/n-6 ratios of zander and carp muscle lipids in Altınapa Dam Lake / G.O. Guler, A. Aktumsek, Y.S. Cakmak, G.Zengin, O.B. Cıtil // Journal of Food Sciences. - 2011. - V. 76. - P. 594–597.

118. Hatlen, B. Growth performance, feed utilization and product quality in slaughter size Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed a diet with porcine blood meal, poultry oil and salmon oil / B. Hatlen, B.O. Oaland, L. Tvenning, O. Breck, J.V. Jakobsen // Aquaculture Nutrition. – 2013. - V. 19. - P. 573-584.

119. Happel, A. Exploring yellow perch diets in Lake Michigan through stomach content, fatty acids, and stable isotope ratios // A. Happel, S.A Creque, J. Rinchar, T. Höök, H. Bootsma, John Janssen, D. Jude, S. Czesny // Journal of Great Lakes Research. - 2015. - V. 41S. - P. 172-178.

120. Harris, W.S. Towards establishing dietary reference intakes for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids / W.S. Harris, D. Mozaffarian, M.

Lefevre, C.D. Toner, J. Colombo, S.C. Cunnane, J.M. Holden, D.M. Klurfeld, M.C. Morris, J. Whelan // *Journal of Nutrition*. - 2009. - V. 139. - P. 804 – 819.

121. Harwood J.L. The versatility of algae and their lipid metabolism / J.L. Harwood, I.A. Guschina // *Biochimie*. - 2009. - V. 91. – P. 679-684.

122. Hauville, M.R. Comparative study of lipids and fatty acids in the liver, muscle, and eggs of wild and captive common snook broodstock / M.R. Hauville, N.R. Rhody, M.J. Resley, J.G. Bell, K.L. Main, H. Migaud // *Aquaculture*. - 2015. - V.446. - P. 227 – 235.

123. Hayden, B. Trophic flexibility by roach *Rutilus rutilus* in novel habitats facilitates rapid growth and invasion success / B. Hayden, A. Massagallucci, C. Harrod, M. O’Grady, J. Caffrey, M. Kelly-Quinn // *Journal of Fish Biology*. - 2014. -V. 84. - P. 1099–1116.

124. 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. – P. 243–254.

125. Henrotte, E. n-3 and n-6 fatty acid bioconversion abilities in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) at two developmental stages / E. Henrotte, D. Kpogue, S. N.M. Mandiki, N. Wang, J. Douxfils, J. Dick, D. Tocher, D. Kestemont // *Aquaculture Nutrition*. - 2011. - V. 17. - P. 216 – 225.

126. 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. – V. 412–413. – P. 34–40.

127. Hibbeln, J.R. Healthy intakes of n-3 and n-6 fatty acids: estimations considering worldwide diversity / J.R. Hibbeln, L.R.G. Nieminen, T.L. Blasbalg, J.A. Riggs, W.E.M. Lands // *The American Journal of Clinical Nutrition*. - 2006.- V. 83. - P. 1483–1493.

128. Hishikawa, D. Metabolism and functions of docosahexaenoic acid-containing membrane glycerophospholipids / D. Hishikawa, W.J. Valentine, Y.

Iizuka-Hishikawa, H. Shindou, T. Shimizu // FEBS Lett. - 2017. - V. 591. - № 18. - P.2730-2744.

129. Hong, H. Lipid content and fatty acid profile of muscle, brain and eyes of seven freshwater fish: a comparative study / H. Hong, Y. Zhou, H. Wu, Y. Lou, H. Shen // Journal of American Oil Chemical Society - 2014. - V. 91. - P. 795 – 804.

130. Hulbert, A. Dietary fats and membrane function: implications for metabolism and disease / A.J. Hulbert, N. Turner, L.H. Storlien, P.L. Else // Biol. Rev. – 2005. - V. 80. - P.155–169.

131. 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. Ozkan, K. Engin, N. Tekelioglu //Aquaculture International. - 2011. - V. 19. - P. 51–61.

132. 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. - P. 912 – 918.

133. Ivanovs, K. Pike *Esox lucius* distribution and feeding comparisons in natural and historically channelized river sections / K. Ivanovs // Environmental and Climate Technologies. - 2016. - V. 18. - P. 33–41.

134. Iverson, S.J. 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. Ecol.Prog.Ser. – 2002. - V. 241. – P. 161–181.

135. Jeppesen, E. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient / E. Jeppesen, J.P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, F. Landkildehus // Freshwater Biology. - 2000. - V. 45. - P. 201 – 218.

136. 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. - P. 1784 - 1793.

137. Kainz, M.J. Polyunsaturated fatty acids in fishes increase with total lipids irrespective of feeding sources and trophic position / M.J. Kainz, H.H. Hager, S. Rasconi, K.K. Kahilainen, P.-A. Amundsen, B. Hayden // *Ecosphere*. - 2017. - V. 8. - P. 17 - 53.

138. Karaçali, M. Seasonal variations in fatty acid composition of different tissues of mirror carp, *Cyprinus carpio*, in Orenler Dam Lake, Afyonkarahisar, Turkey / M. Karaçali, S. Bulut, M. Konuk, K. Solak // *International Journal of Food Properties*. - 2011. - V. 14. - P. 1007 – 1017.

139. Katz, S.L. The “Melosira years” of Lake Baikal: Winter environmental conditions at ice onset predict under-ice algal blooms in spring / S.L. Katz, L.R. Izmeteva, S.E. Hampton, T. Ozersky, K. Shchapov, M.V. Moore, S.V. Shimaraeva, E.A. Silow // *Limnol. Oceanogr.* - 2015. - V. 60. - P. 1950–1964.

140. 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. - P. 1 – 22.

141. Kendel, M. Lipid composition, fatty acids and sterols in the seaweeds *Ulva armoricana*, and *Solieria chordalis* from Brittany (France): an analysis from nutritional, chemotaxonomic, and antiproliferative activity perspectives / M. Kendel, G. Wielgosz-Collin, S. Bertrand, C. Roussakis, N. Bourgougnon, G. Bedoux // *Marine Drugs*. - 2015. - V. 13 - № 9. - P. 5606-5628.

142. 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. - P. 571-582.

143. Kiessling, K.-H. Selective utilization of fatty acids in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum) red muscle mitochondria / K.-H. Kiessling, A. Kiessling // *Canadian Journal of Zoology*. - 1993. - V. 71. - P. 248 – 251.

144. 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. - P. 2747-2757.

145. Kris-Etherton, P.M. Dietary reference intakes for DHA and EPA / P.M. Kris-Etherton, J.A. Grieger, T.D. Etherton // Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids. - 2009. - V. 81. - P. 99–104.
146. Lau, D.C.P. What does stable isotope analysis reveal about trophic relationships and the relative importance of allochthonous and autochthonous resources in tropical streams? A synthetic study from Hong Kong / D.C.P. Lau, K.M.Y. Leung, D. Dudgeon // Freshwater Biology - 2009. - V. 54. - P. 127 – 141.
147. 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. - P. 24 – 38.
148. Laureillard, J. Use of lipids to study the trophic ecology of deep-sea xenophyophores / J. Laureillard, J.L. Mejanelle, M. Sibuet // Marine Ecology Progress Series. - 2004. - V. 270. - P. 129 – 140.
149. Lehninger, A.L. Principles of biochemistry / A.L. Lehninger, D.L. Nelson, M.M. Cox. - New York: Worth Publishers, 1993. - 1010 p.
150. Li, H.Y. Biochemical and genetic engineering of diatoms for polyunsaturated fatty acid biosynthesis / H.Y. Li, Y.J.W. Zheng, W.D. Yang, J.S. Liu // Marine Drugs. - 2014. - V. 12. - P. 153 – 166.
151. Li, C. Dietary n-3 highly unsaturated fatty acids affect the biological and serum biochemical parameters, tissue fatty acid profile, antioxidation status and expression of lipid-metabolism-related genes in grass carp, *Ctenopharyngodon idellus* / C. Li, P. Liu, H. Ji, J. Huang, W. Zhang // Aquaculture Nutrition. - 2015. - V. 21. - P. 373 - 383.
152. 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 // Marine Ecology Progress Series. - 2006. – V. 315. – P. 1–11.
153. Luczynska, J. Comparison of fatty acids in the muscles and liver of pond-cultured and wild perch, *Perca fluviatilis* (L.), in Poland / J. Luczynska, E.

Tonska, S. Krejszeff, D. Zarski // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. - 2016. - V. 16. - P. 19 - 27.

154. 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. Part A. – 2012. – V. 162. - P. 340–348.

155. Luo, L. n-3 Long-chain polyunsaturated fatty acids improve the sperm, egg, and offspring quality of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) / L. Luo, L. Ai, X. Liang, H. Hu, M. Xu, X.Wu // Aquaculture. - 2017. - V. 473. - P. 266-271.

156. 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. – V. 48. – P. 352–366.

157. 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 Physiol. Biochem. - 2015. - V. 41. - P. 937–950.

158. Mairesse, G. Effects of geographic source rearing system, and season on the nutritional quality of wild and farmed *Perca fluviatilis* / G. Mairesse, M. Thomas, J.-N. Gardeur, J. Brun-Bellut // Lipids. - 2006. - V. 41. - P. 221–229.

159. 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. - P. 709-721.

160. Makhutova, O.N. Content 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. - P. 1222-1234.

161. Mariash, H.L. Food sources and lipid retention of zooplankton in subarctic ponds / H.L. Mariash, M. Cazzanelli, M.J. Kainz, M. Rautio // *Freshwater Biology*. - 2011. - V. 56. - P. 1850 – 1862.

162. Meerhoff, M. Environmental warming in shallow lakes: A review of potential changes in structure as evidenced from space-for-times approaches / M. Meerhoff, F. Teixeira-de Mello, C. Kruk, C. Alonso, I. González-Bergonzoni, J.P. Pacheco, G. Lacerot, M. Arim, M. Beklioglu, S. Brucet, G. Goyenola, C. Iglesias, N. Mazzeo, S. Kosten, E. Jeppesen // *Advances in Ecological Research*. - 2012. - V. 46. - P. 259 – 349.

163. Michel, P. Feeding habits of fourteen European freshwater fish species / P. Michel, T. Oberdoff // *Cybium*. - 1995. - V.19. - P. 5–46.

164. Mohammed, A. Endogenous n-3 polyunsaturated fatty acids delay progression of pancreatic ductal adenocarcinoma in Fat-1-p48^{Cre/+}-LSL-Kras^{G12D/+} mice / A. Mohammed, N.B. Janakiram, M. Brewer, A. Duff, S. Lightfoot, R.S. Brush, R.E. Anderson, C.V. Rao // *Neoplasia*. - 2012. - V. 14. - P. 1249 - 1259.

165. Montero, D. Vegetable lipid sources for gilthead seabream (*Sparus aurata*): effects on fish health / D. Montero, T. Kalinowski, A. Obach, L. Robaina, L. Tort, M.J. Caballero, M. S. Izquierdo // *Aquaculture*. - 2003. - V. 225. - P. 353-370.

166. Mooney, B.D. Lipid, fatty acid, and sterol composition of eight species of Kareniaceae (Dinophyta): Chemotaxonomy and putative lipid phycotoxins / B.D. Mooney, P.D. Nichols, M.F. De Salas, G.M. Hallegraeff // *Journal of Phycology*. - 2007. - V. 43. - № 1. - 101 - 111.

167. Mourente, G. Lipids in female northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus* L.) during sexual maturation / G. Mourente, C. Megina, E. Diaz-Salvago // *Fish Physiology and Biochemistry*. - 2001. - V. 24. - P. 351 – 363.

168. Mozanzadeh, M.T. Dietary n-3 LC-PUFA requirements in silvery-black porgy juveniles (*Sparidentex hasta*) / M.T. Mozanzadeh, J.G. Marammazi,

V. Yavari, N. Agh, T. Mohammadian, E. Gisbert // *Aquaculture*. - 2015. - V. 448. - P. 151 – 161.

169. Muller-Navarra, D.C. Unsaturated fatty acid content in seston and tropho-dynamic coupling in lakes / D.C. Muller-Navarra, M.T. Brett, S. Park, S. Chandra, A.P. Ballantyne, E. Zorita, C.R. Goldman // *Nature*. - 2004. - V. 427. - P. 69 - 72.

170. Napolitano, G.E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems. In: Arts, M.T., Wainman, B. C. (Eds.) / Napolitano G.E. // *Lipids in Freshwater Ecosystems*. New York: Springer-Verlag, 2009. – P. 21-44.

171. 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*. - 2014. - V. 134. - P. 57 - 65.

172. Nielsen, J.M. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection / J.M. Nielsen, E.L. Clare, B. Hayden, M.T. Brett, P. Kratina // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2018. – V. 9. – P. 278–291.

173. Nilsen, M. Trophic studies in a high-latitude fjord ecosystem – a comparison of stable isotope analyses ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$) and trophic level estimates from a mass-balance model / M. Nilsen, T. Pedersen, E.M. Nilssen, S. Fredriksen // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* - 2008. - V. 65. - P. 2791-2806.

174. Nogueira, N. A comparative analysis of lipid content and fatty acid composition in muscle, liver and gonads of *Seriola fasciata* Bloch, 1793 based on gender and maturation stage / N. Nogueira, I. Fernandes, T. Fernandes, N. Cordeiro // *Journal of Food Composition and Analysis*. - 2017. - V. 59. - P. 68 – 73.

175. Norberg, B. Effects of dietary arachidonic acid on the reproductive physiology of female Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) / B. Norberg, L. Kleppe, E. Andersson, A. Thorsen, G. Rosenlund, K. Hamre // *General and Comparative Endocrinology*. - 2017. - V. 250. - P. 21 – 35.

176. Olin, M. Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. / M. Olin, M. Rask, J. Ruuhijärvi, M. Kurkilahti, P. Ala-Opas, O. Ylönen // Journal of Fish Biology. - 2002. - V. 60. - P. 593 – 612.

177. Olin, M. Roach (*Rutilus rutilus*) populations respond to varying environment by altering size structure and growth rate / M. Olin, M. Rask, S. Estlander, J. Horppila, L. Nurminen, J. Tiainen, M. Vinni, H. Lehtonen // Boreal Environment Research. - 2017. - V. 22. - P. 119 – 136.

178. Ortega, R.M. Effects of omega3 fatty acids supplementation in behavior and non-neurodegenerative neuropsychiatric disorders / R.M. Ortega, E.Rodríguez-Rodríguez, A.M. Lopez-Sobaler // British Journal of Nutrition.- 2012. - V. 107. - P. 261 – 270.

179. Paffenhofer, G.A. Colloquium on diatom–copepod interactions / G.A. Paffenhöfer, A. Ianora, A. Miralto, J.T. Turner, G.S. Kleppel, M. Ribera d'Alcalà, R. Casotti, G.S. Caldwell, G. Pohnert, A. Fontana, D. Müller-Navarra, S. Jónasdóttir, V. Armbrust, U. Båmstedt, S. Ban, M.G. Bentley, M. Boersma, M. Bundy, I. Buttino, A. Calbet, F. Carlotti, Y. Carotenuto, G.d'Ippolito, B. Frost, C. Guisande, W. Lampert, R.F. Lee, S. Mazza, M.G. Mazzocchi, J.C. Nejtgaard, S.A. Poulet, G. Romano, V. Smetacek, S. Uye, S. Wakeham, S. Watson, T. Wichard // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 2005. - V. 286. - P. 293–305.

180. Pahl, S.L. Growth dynamics and the proximate biochemical composition and fatty acid profile of the heterotrophically grown diatom *Cyclotella cryptica* / S.L. Pahl, D.M. Lewis, F. Chen, K.D. King // Journal of Applied Phycology. - 2010. - V. 22. - № 2. - P. 165–171.

181. Papackova, Z. Fatty acid signaling: The new function of intracellular lipases / Z. Papackova, M. Cahova // Int. J. Mol. Sci. - 2015. - V.16. - №2. - P. 3831-3855.

182. Parrish, C.C. Essential fatty acids in aquatic food webs. In: Arts, M.T., Brett, M.T., Kainz, M.J. (Eds) / C.C. Parrish // Lipids in Aquatic Ecosystems. New York: Springer, 2009. - P. 309 – 326.

183. Paterson, G. Ecological tracers reveal resource convergence among prey fish species in a large lake ecosystem // G. Paterson, S.A. Rush, M.T. Arts, K.G. Drouillard, G.D. Haffner, T.B. Johnson, B.F. Lantry, C.E. Hebert, D.J. Mcgoldrick, S.M. Backus, A.T. Fisk // *Freshwater Biology*. – 2014 .- V. 59. - P. 2150–2161.
184. Pedreschi, D. Trophic flexibility and opportunism in pike *Esox lucius* / D. Pedreschi, S. Mariani, J. Coughlan, C.C. Voigt, M. O'Grady, J. Caffrey, M. Kelly-Quinn // *Journal of Fish Biology*. - 2015. - V. 87. - P. 876-894.
185. 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. - P. 2200 – 2207.
186. Perez, M.J. Lipid and fatty acid content in wild white seabream (*Diplodus sargus*) 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. Part B*. – 2007. - 146. – P. 187–196.
187. Persson, L. Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes – patterns and the importance of size-structured interactions / L. Persson, S. Diehl, L. Johansson, G. Andersson, S.F. Hamrin // *Journal of Fish Biology*. - 1991. - V. 38. - P. 281 – 293.
188. 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 // *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* - 2007. - V. 32. - P. 619 – 634.
189. Post, D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions / M.D. Post // *Ecology*. - 2002. - V. 83. - P. 703-718.
190. Poudyal, H. Omega-3 fatty acids and metabolic syndrome: Effects and emerging mechanisms of action / H. Poudyal, K. Panchal, V. Diwan, L. Brown // *Progress in Lipid Research*. – 2011. – V. 50. – P. 372 – 387.

191. Raghukumar, S. Ecology of the marine protists, the Labyrinthulomycetes (Thraustochytrids and Labyrinthulids) / S. Raghukumar // European Journal of Protistology. – 2002. - V. 38. – P. 27 – 45.
192. Rasavi, N.R. Effect of eutrophication on mercury, selenium, and essential fatty acids in Bighead Carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) from reservoirs of eastern China / N.R. Razavi, M.T. Arts, M. Qu, B. Jin, W. Ren, Y. Wang, L.M. Campbell // Science of the Total Environment. – 2014. – V. 499. – P. 36 – 46.
193. 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. - P. 103 – 109.
194. Rombenso, A.N. Successful fish oils paring in White Sea bass feeds using saturated fatty acid-rich soybean oil and 22:6n-3 (DHA) supplementation / A.N. Rombenso, J.T. Trushenski, D. Jirsa, M. Drawbridge // Aquaculture. - 2015. - V. 448. - P. 176 – 185.
195. SanGiovanni, J. 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.- №1.- P. 87-138.
196. Santos, L.B. Changes in tissue composition in Brazilian mojarra *Eugerres brasilianus* (Cuvier,1830) females at different stages of gonadal development as a starting point for development of broodstock diets / L.B. Santos, C.F.F. Craveiro, F.R.M. Ramos, C.N.C. Bomfim, R.C. Martino, R.O. Cavalli // Journal of Applied Ichthyology - 2016. - V. 32. - P. 1124–1129.
197. Sardenne, F. Biological and environmental influence on tissue fatty acid compositions in wild tropical tunas / F. Sardenne, E. Kraffe, A. Amiel, E. Fouche, L. Debrauwer, F. Menard, N. Bodin // Comp. Biochem. Physiol. Part. A. - 2017. - V. 204. - P. 17 – 27.
198. Sargent, J.R. The lipids. In: J.R. Sargent, R.J. Henderson, D.R. Tocher (Eds)/ J.R. Sargent // Fish Nutrition. New York: Academic Press, 1989. - P. 153–218.

199. Sargent, J. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish / J. Sargent, G. Bell, L. McEvoy, D. Tocher, A. Estevez // *Aquaculture*. – 1999. – V. 177. – P. 191–199.
200. Schindler, D.W. The dilemma of controlling cultural eutrophication of lakes // D.W. Schindler // *Proceedings of the Royal Society B*. - 2012. - V. 279. - P. 4322–4333.
201. Schultz, S. Fish oil–based finishing diets strongly increase long-chain polyunsaturated fatty acid concentrations in farm-raised common carp (*Cyprinus carpio* L.) / S. Schultz, A.-M. Koussoroplis, Z. Changizi-Magrhoor, J. Watzke, M.J. Kainz // *Aquaculture Research*. - 2015. - V. 46. - P. 2174 – 2184.
202. Schwalm, K. Seasonal dynamics of fatty acid composition in female northern pike (*Esox lucius*) / K. Schwalm, W.C. Mackay, M.T. Clandinin // *J. Comp. Physiol. Part. B*. - 1993. - V. 163. - P. 277-287.
203. Shewfelt, R.L. Fish muscle lipolysis / R.L. Shewfelt // *Journal of Food Biochemistry*. - 1981. - V. 5. - P. 79 – 100.
204. Sionen, I. Systematic review on N-3 and N-6 polyunsaturated fatty acid intake in European countries in light of the current recommendations - Focus on specific population groups / I. Sionen, L. van Lieshout, A. Eilander, M. Fleith, S. Lohner, A. Szommer, C. Petisca, S. Eussen, S. Forsyth, P. Calder // *Annals of Nutrition and Metabolism*. – 2017. – V. 70. – P. 39 – 50.
205. Smith, V.H. Eutrophication science: where do we go from here? / V.H. Smith, D.W. Schindler // *Trends in Ecology and Evolution*. - 2009. - V. 24. - No. 4. - P. 201 – 207.
206. Snyder, R.J. Effects of thermal acclimation on tissue fatty acid composition of freshwater alewives (*Alosa pseudoharengus*) / R.J. Snyder, W.D. Schregel, Y. Wei // *Fish Physiol. Biochem.* – 2012. - V. 38. – P. 363–373.
207. Strandberg, U. Selective transfer of polyunsaturated fatty acids from phytoplankton to planktivorous fish in large boreal lakes / U. Strandberg, M. Hiltunen, E. Jelkänen, S.J. Taipale, M.J. Kainz, M.T. Brett, P. Kankaala // *Sci. Total Environ.* - 2015. - V. 536. - P. 858 – 865.

208. Sushchik, N.N. Particulate fatty acids in two small Siberian reservoirs dominated by different groups of phytoplankton / N.N. Sushchik, M.I. Gladyshev, G.S. Kalachova, E.S. Kravchuk, O.P. Dubovskaya, E.A. Ivanova // *Freshwater Biology*. - 2003. - V. 48. - P. 394–403.

209. Sushchik, N.N. Associating particulate essential fatty acids of the ω 3 family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir. / N.N. Sushchik, M.I. Gladyshev, O.N. Makhutova, G.S. Kalachova, E.S. Kravchuk, E.A. Ivanova // *Freshwater Biology*. - 2004. – V. 49. - P. 1206-1219.

210. 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. - P. 278–287.

211. 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. – V. 104. – P. 1353–1358.

212. Svanback, R. Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation / R. Svanback, M. Quevedo, J. Olsson, P. Eklov // *Oecologia*. - 2015. - V. 178. - P. 103 – 114.

213. Taipale, S.J. Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: Analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in 7 classes / S.J. Taipale, U. Strandberg, E. Peltomaa, A.W.E. Galloway, A. Ojala, M.T. Brett // *Aquatic Microbial Ecology*. - 2013. - V. 71. - P. 165 – 178.

214. Taipale, S.J. Lake eutrophication and brownification downgrade availability and transfer of essential fatty acids for human consumption / S.J. Taipale, K. Vuorio, U. Strandberg, K.K. Kahilainen, M. Järvinen, M. Hiltunen, P. Kankaala // *Environment International*. - 2016. - V. 96. - P. 156–166.

215. Taipale, S.J. Simulated eutrophication and browning alters zooplankton nutritional quality and determines juvenile fish growth and survival //

S.J. Taipale, K.K. Kahilainen, G.W. Holtgrieve, E.T. Peltomaa // Ecology and Evolution. - 2018. - V. 8. - P. 2671–2687.

216. Thompson, G.A. Lipids and membrane function in green algae / G.A. Thompson // Biochimica et Biophysica Acta. - 1996. - V. 1302. - P. 17 – 45.

217. Tocher, D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. / D.R. Tocher // Rev. Fish. Sci. – 2003. – V. 11. – P. 107–184.

218. Tocher, D.R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish / D.R. Tocher // Aquaculture Research. – 2010. - V. 41. - P. 717 – 732.

219. Tocher, D.R. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids and aquaculture in perspective / D.R. Tocher // Aquaculture.- 2015.- V. 449.- P. 94-107.

220. Tong, X. Changes of biochemical compositions during development of eggs and yolk-sac larvae of turbot *Scophthalmus maximus* / X. Tong, X. Yang, C. Bao, J. Wang, X. Tang, D. Jiang, L. Yang // Aquaculture. - 2017. - V. 473. – P. 317–326.

221. 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. - P. 81–89.

222. Turchini, G.M. Seven fish oil substitutes over a rainbow trout grow out cycle: 1) Effects on performance and fatty acid metabolism / G.M. Turchini, K. Hermon, B.J. Cleveland, J.A. Emery, T. Rankin, D.S. Francis // Aquaculture Nutrition – 2013. – V. 19. – P. 82-94.

223. Uysal, K. Variations in fatty acids composition of pikeperch (*Sander lucioperca*) liver with respect to gonad maturation / K. Uysal, A. Yerlikaya, M.Y. Aksoylar, M. Yontem, M. Ulupinar // Ecology of Freshwater Fish. - 2006. - V. 15. - P. 441 – 445.

224. Vander Zanden, M.J. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data /

M.J. Vander Zanden, G. Cabana, J.B. Rasmussen // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. - 1997. - V. 54. - P. 1142 - 1158.

225. Vander Zanden, M.J. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies // M.J. Vander Zanden, J.B. Rasmussen // Limnol. Oceanogr. - 2001. - V. 46. - P. 2061 – 2066.

226. Vander Zanden, M.J. Fish reliance on littoral–benthic resources and the distribution of primary production in lakes / M.J. Vander Zanden, Y. Vadeboncoeur, S. Chandra // Ecosystems. - 2011. - V. 14. - P. 894–903.

227. 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. – P. 283-302.

228. Vasek, M. Fish community response to the longitudinal environmental gradient in Czech deep-valley reservoirs: Implications for ecological monitoring and management /M. Vasek, M. Prchalova, M. Riha, P. Blabolil, M. Cech, V. Drastik, J. Frouzova, T. Juza, M. Kratochvil, M. Muska, J. Peterka, Z. Sajdlova, M. Smejkal, M. Tuser, L. Vejrik, P. Znachor, T. Mrkvicka, J. Seda, J. Kubecka // Ecological Indicators. - 2016. - V. 63. - P. 219 – 230.

229. Volta, P. Recent invasion by a non-native cyprinid (common bream *Abramis brama*) is followed by major changes in the ecological quality of a shallow lake in southern Europe / P. Volta, E. Jeppesen, B. Leoni, B. Campi, P. Sala, L. Garibaldi, T.L. Lauridsen, I.J. Winfield // Biological Invasions. - 2013. -V. 15. - P. 2065 – 2079.

230. Vonlanthen, P. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations / P. Vonlanthen, D. Bittner, A.G. Hudson, K.A. Young, R. Miller, B. Lundsgaard-Hansen, D. Roy, S. Di Piazza, C.R. Largiader, O. Seehausen // Nature. - 2012. - V. 482. - P. 357 – 362.

231. Wall, R. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids / R. Wall, R.P. Ross, G.F. Fitzgerald, C. Stanton // Nutrition Reviews. - 2010.- V. 68.- P. 280–289.

232. Wang, H. How lipid droplets “TAG” along: Glycerolipid synthetic enzymes and lipid storage / H.Wang, M. V.Airola, K. Reue // *Biochimica et Biophysica Acta - Molecular and Cell Biology of Lipids*. - 2017. – V. 1862. - № 10. - P. 1131-1145.
233. 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. - P. 771–777.
234. Xue, C. Differences in lipid characteristics among populations: Low-temperature adaptability of ayu, *Plecoglossus altivelis* / C. Xue, M. Okabe, H. Saito // *Lipids*. – 2012. – V. 47. – P. 75–92.
235. Yazicioglu, O. Feeding ecology and prey selection of European perch, *Perca fluviatilis* inhabiting a eutrophic lake in northern Turkey / O. Yazicioglu, S. Yilmaz, R. Yazıcı, M. Erbasaran, N. Polat // *Journal of Freshwater Ecology*. - 2016. - V. 31. - P.641 – 651.
236. Young, T. Natural trophic variability in a large, oligotrophic, near-pristine lake / T. Young, O.P. Jensen, B.C. Weidel, S. Chandra // *Journal of Great Lakes Research*. - 2015. - V. 41. - P. 463 – 472.
237. Zambrano, L. Relationships between fish feeding guild and trophic structure in English lowland shallowlakes subject to anthropogenic influence: implications for lake restoration / L. Zambrano, M.R. Perrow, C.D. Sayer, M.L. Tomlinson, T.A. Davidson // *Aquat. Ecol.* - 2006. - V. 40. - P. 391–405.
238. Zarate, R. Significance of long chain polyunsaturated fatty acids in human health / R. Zfrate, N. El Jaber-Vazdekis, N. Tejera, J.A. Perez, C. Rodriguez // *Clinical and Translational Medicine*.- 2017.- V. 25.- №6. – P. 1-19.
239. Zili, F. Mixotrophic cultivation promotes growth, lipid productivity, and PUFA production of a thermophilic Chlorophyta strain related to the genus *Graesiella* / F. Zili, N. Bouzidi, J. Ammar, W. Zakhama, M. Ghoul, S. Sayadi, H. Ben Ouada // *Journal of Applied Phycology* - 2017. - V. 29. - № 1. - P. 35–43.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Характеристика питания окуня, выловленного в водоемах разного трофического типа, июль-август 2014-2016 гг.

Компонент питания	Берешское водохранилище	Красноярское водохранилище	оз. Большое	оз. Круглое
n	14	15	15	14
FO, %				
Рыба	85,7	53,3	26,7	14,3
Высшие раки	21,4	-	-	-
Зоопланктон	64,3	60,0	33,3	7,1
Моллюски	-	20,0	53,3	35,7
Веснянки / Поденки	-	-	-	57,1
Ручейники	-	6,7	-	28,6
Гаммарусы	-	13,3	73,3	71,4
N, %				
Рыба	1,3	0,5	0,8	1,0
Высшие раки	0,3	-	-	-
Зоопланктон	98,4	98,8	90,3	74,4
Моллюски	-	-	3,8	3,1
Веснянки / Поденки	-	-	-	5,6
Ручейники	-	0,1	-	3,1
Гаммарусы	-	0,3	5,1	12,8
W, %				
Рыба	89,6	87,7	68,5	44,2
Высшие раки	10,0	-	-	-
Зоопланктон	0,4	1,2	1,2	0,4
Моллюски	-	-	9,3	6,0
Веснянки / Поденки	-	-	-	13,9
Ручейники	-	2,2	-	4,0
Гаммарусы	-	8,9	21,0	31,5
IR, %				
Рыба	54,2	43,4	24,6	10,8
Высшие раки	1,5	0,0	0,0	0,0
Зоопланктон	44,2	55,3	40,6	8,9
Моллюски	0,0	0,0	9,3	5,4
Веснянки / Поденки	0,0	0,0	0,0	18,7
Ручейники	0,0	0,1	0,0	3,4
Гаммарусы	0,0	1,1	25,4	52,8

Примечание: индексы рассчитаны без учета неопределяемых остатков (детрит, фитопланктон, сестон и т.д.), n – число исследованных желудков, FO% - частота встречаемости компонента питания, N% - численная доля компонента, W% - массовая доля компонента; IR% - индекс относительной значимости компонента.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Характеристика питания сибирской плотвы, выловленной в водоемах разного трофического типа, июль-август 2014-2016 гг.

Компонент питания	Берешское водохранилище	Красноярское водохранилище	оз. Большое	оз. Круглое
n	20	9	10	5
FO, %				
Макрофиты	35,0	11,1	60,0	40,0
Зоопланктон	75,0	44,4	100,0	80,0
Моллюски	30,0	77,8	20,0	40,0
Веснянки / Поденки	-	-	10,0	20,0
Ручейники	-	-	-	-
Гаммарусы	-	-	10,0	40,0
N, %				
Макрофиты	0,2	0,1	0,2	0,4
Зоопланктон	99,6	99,0	99,7	93,3
Моллюски	0,2	0,7	0,1	1,8
Веснянки / Поденки	-	-	-	1,1
Ручейники	-	-	-	-
Гаммарусы	-	-	0,1	3,3
W, %				
Макрофиты	30,7	14,0	7,1	12,5
Зоопланктон	26,4	16,0	35,7	12,5
Моллюски	42,9	70,0	35,7	37,5
Веснянки / Поденки	-	-	-	3,8
Ручейники	-	-	-	-
Гаммарусы	-	-	21,4	33,8
IR, %				
Макрофиты	9,1	1,5	2,9	4,3
Зоопланктон	79,9	47,5	90,8	69,8
Моллюски	10,9	51,1	4,8	12,9
Веснянки / Поденки	-	-	-	0,8
Ручейники	-	-	-	-
Гаммарусы	-	-	1,4	12,2

Примечание: индексы рассчитаны без учета неопределяемых остатков (детрит, фитопланктон, сестон и т.д.), n – число исследованных желудков, FO% - частота встречаемости компонента питания, N% - численная доля компонента, W% - массовая доля компонента; IR% - индекс относительной значимости компонента.

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Характеристика питания щуки, выловленной в водоемах разного трофического типа, июль-сентябрь 2014-2016 гг.

Компонент питания	Берешское водохранилище	Красноярское водохранилище	оз. Собачье
n	3	10	12
FO, %			
Рыба	100,0	80,0	Н.д.
Моллюски	33,3	30,0	Н.д.
Высшие раки	33,3	-	Н.д.
Гаммарусы	-	10,0	Н.д.
N, %			
Рыба	66,7	57,9	Н.д.
Моллюски	11,1	26,3	Н.д.
Высшие раки	22,2	-	Н.д.
Гаммарусы	-	15,8	Н.д.
W, %			
Рыба	96,2	99,4	Н.д.
Моллюски	0,6	0,4	Н.д.
Высшие раки	3,2	-	Н.д.
Гаммарусы	-	0,2	Н.д.
IR, %			
Рыба	92,9	92,9	Н.д.
Моллюски	2,2	5,9	Н.д.
Высшие раки	4,8	-	Н.д.
Гаммарусы	-	1,2	Н.д.

Примечание: индексы рассчитаны без учета неопределяемых остатков (детрит, фитопланктон, сестон и т.д.), n – число исследованных желудков, FO% - частота встречаемости компонента питания, N% - численная доля компонента, W% - массовая доля компонента; IR% - индекс относительной значимости компонента. Количественное определение компонентов питания щуки из оз. Собачье не проводилось (при качественном анализе были обнаружены рыба, грызуны, и неопределяемые остатки).