

На правах рукописи



Рудченко Анастасия Евгеньевна

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

Специальность 03.02.10 – Гидробиология (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание степени
кандидата биологических наук

Красноярск 2018

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

Научный руководитель: доктор биологических наук
Сушик Надежда Николаевна

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

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

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

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

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

Автореферат разослан «__» _____ 2018 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Глушченко Л.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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

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

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

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

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

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

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

накопление жирных кислот, включая незаменимые длинноцепочечные 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. Обнаружено влияние сезонных изменений кормовой базы на состав и содержание жирных кислот двух видов промысловых рыб, что позволило

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

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

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

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

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

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

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

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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

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

Глава 2. Районы работ, материал и методы

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

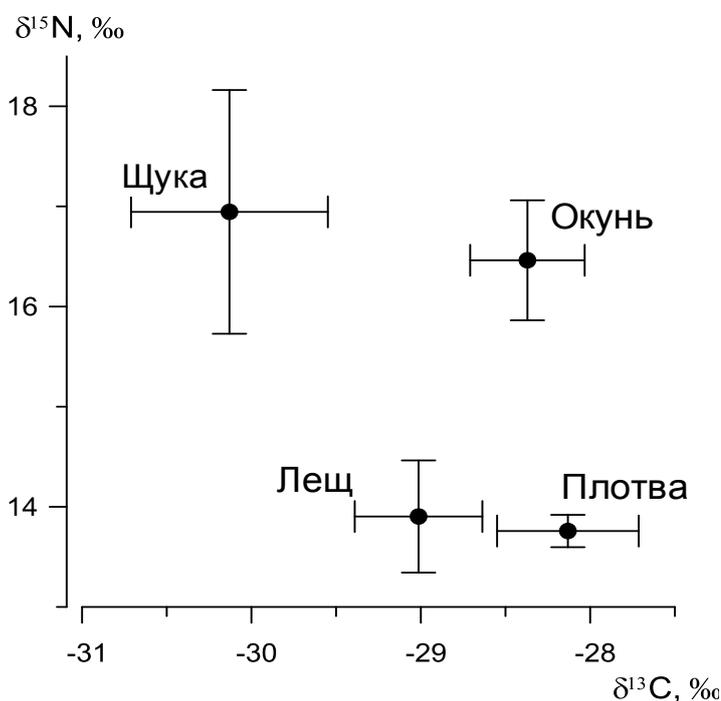


Рисунок 1. Средние значения изотопных соотношений углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в мышечной ткани рыб из Красноярского водохранилища (июнь 2014-2015 гг.).

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

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

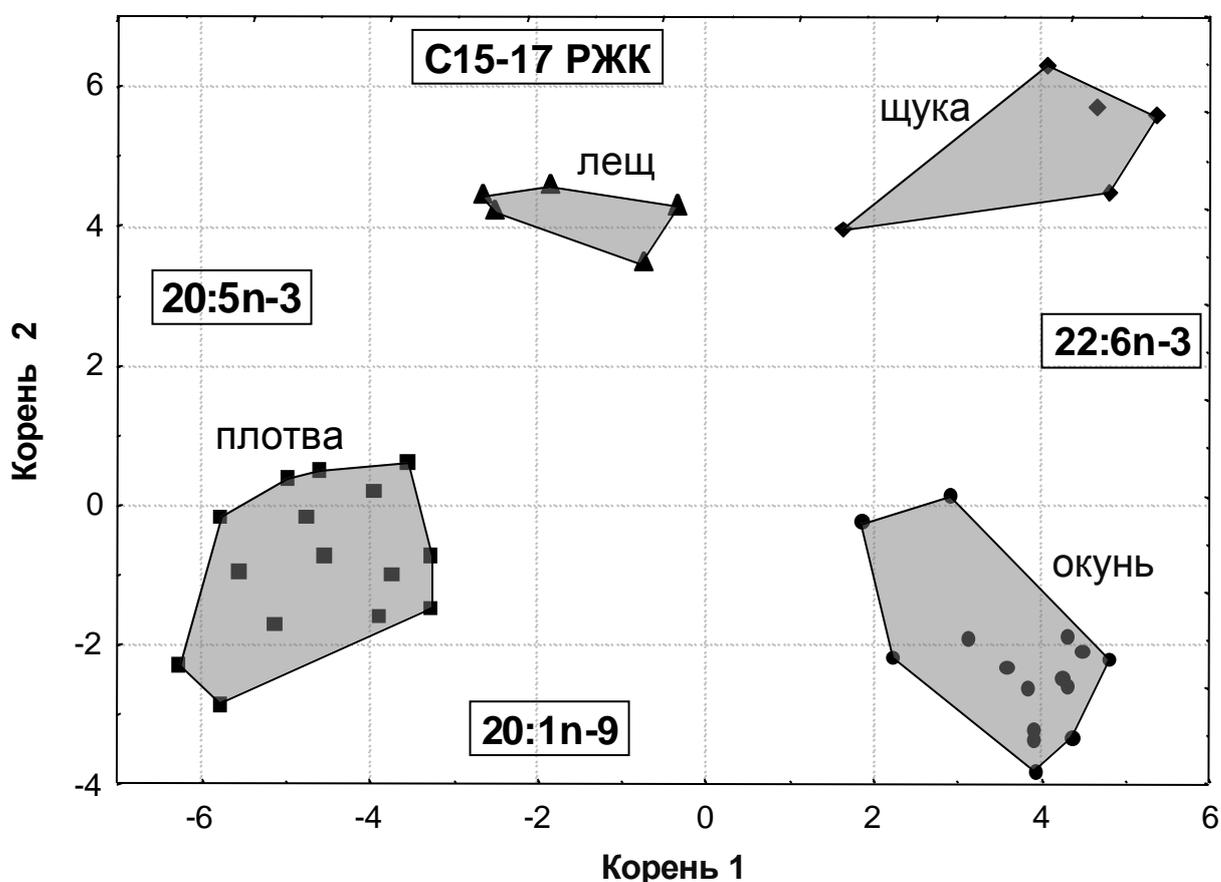


Рисунок 2. Мультивариантный дискриминантный анализ содержания жирных кислот (% от суммы ЖК) в мышечной ткани рыб из Красноярского водохранилища (июнь, 2014 – 2015 гг.); Корень 1 (канонический $R = 0,972$, степень свободы, d.f. = 104, $p < 0,001$) и Корень 2 ($R = 0,947$, d.f. = 84, $p < 0,001$).

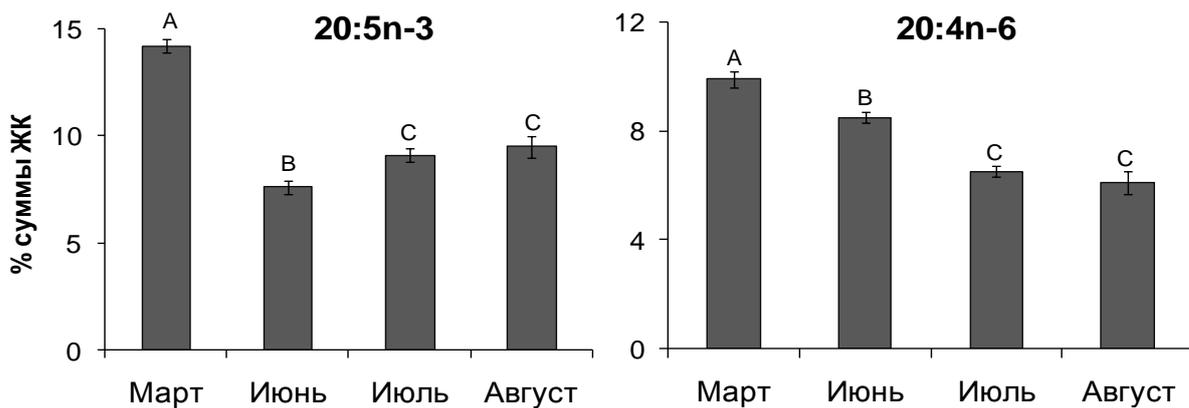


Рисунок 3. Сезонная динамика процентного содержания биомаркерных жирных кислот в мышечной ткани окуня (март 2015 г., июнь – август, 2014 – 2015 г., Красноярское водохранилище)

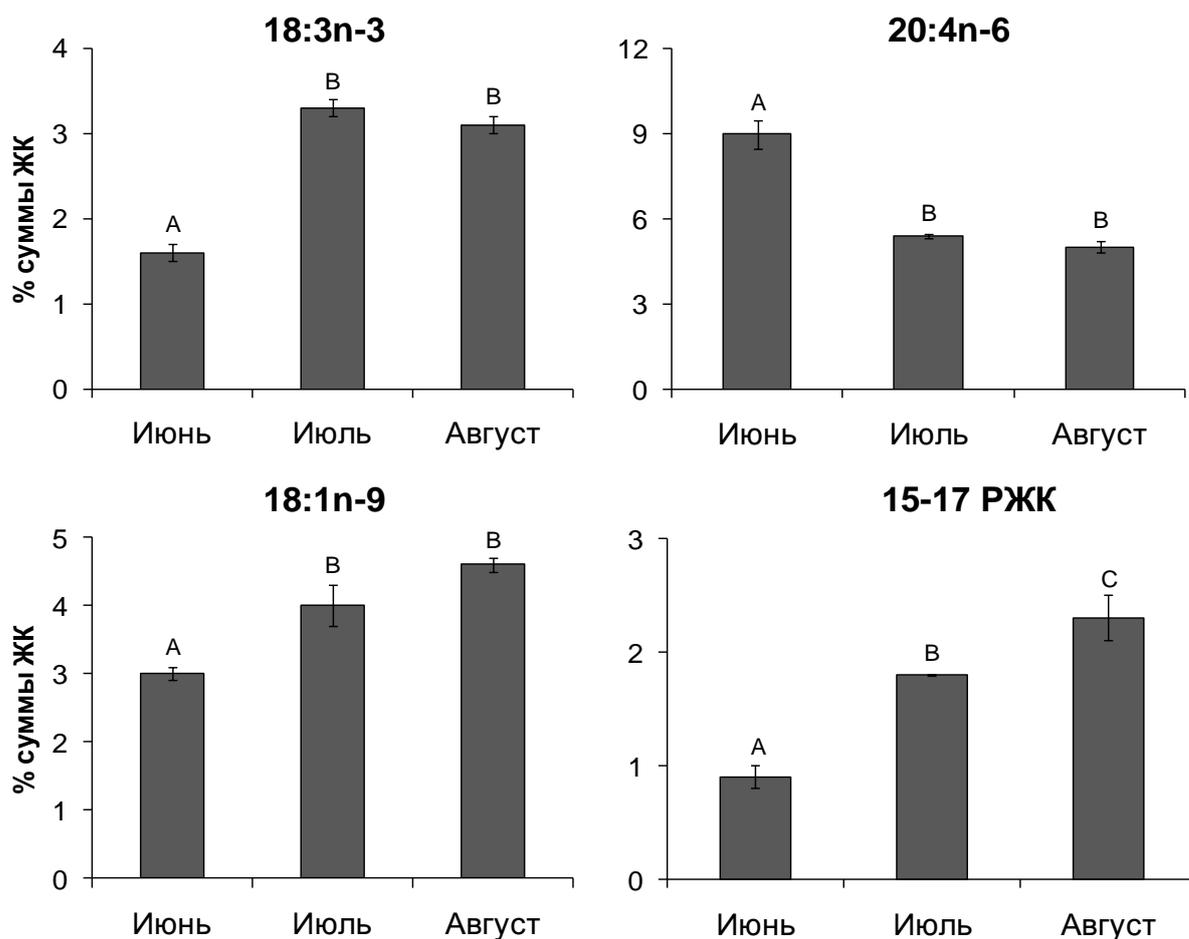


Рисунок 4. Сезонная динамика процентного содержания биомаркерных жирных кислот в мышечной ткани плотвы (июнь – август, 2014 – 2015 гг., Красноярское водохранилище)

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

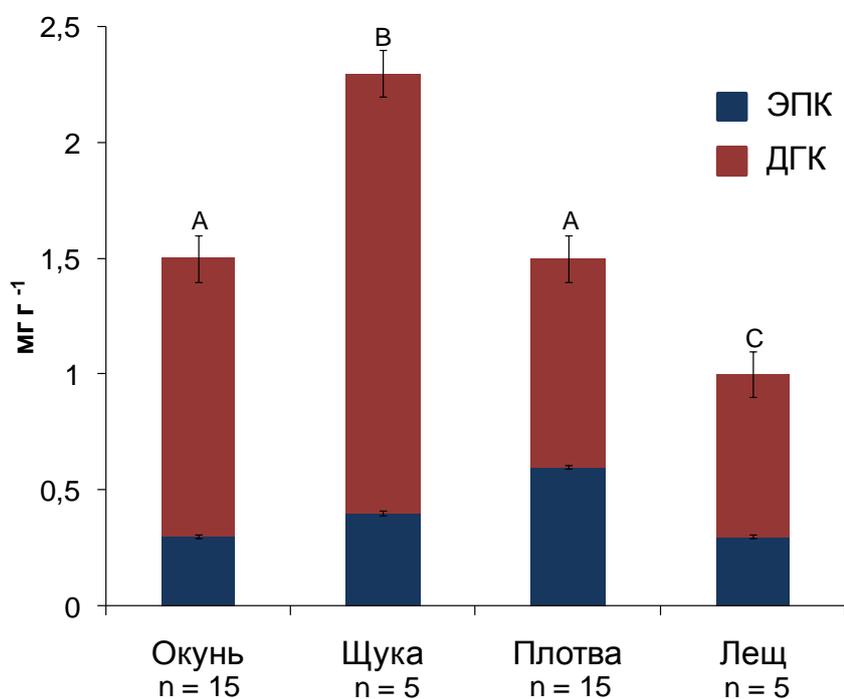


Рисунок 5. Содержание ЭПК и ДГК (мг г^{-1} сырой массы, \pm стандартная ошибка) в мышечной ткани рыб из Красноярского водохранилища (июнь, 2014 – 2015 гг.)

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

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

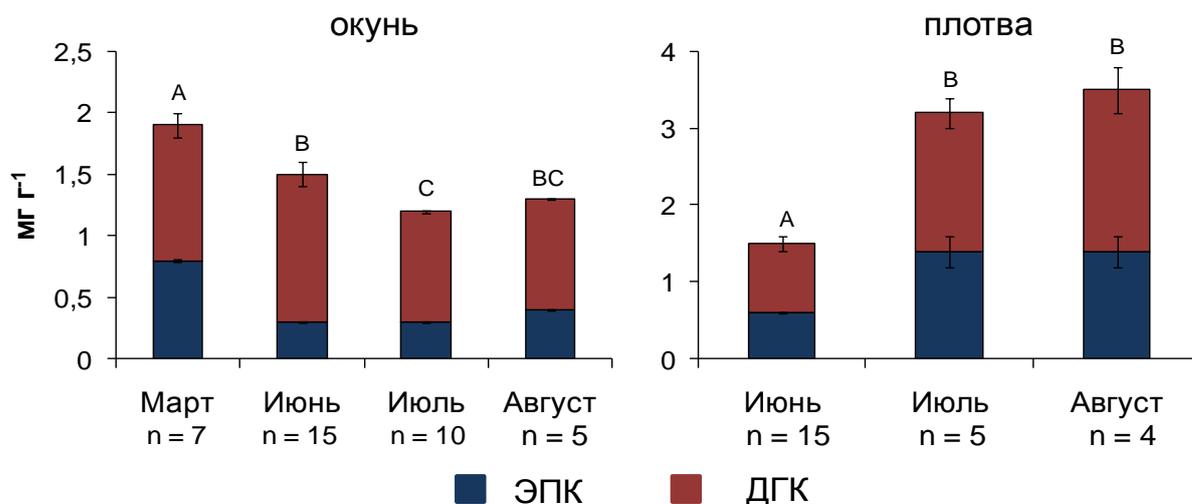


Рисунок 6. Сезонная динамика содержания ЭПК и ДГК (мг г^{-1} сырой массы) в мышечной ткани окуня и плотвы (Красноярское водохранилище, 2014 – 2015 гг.)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

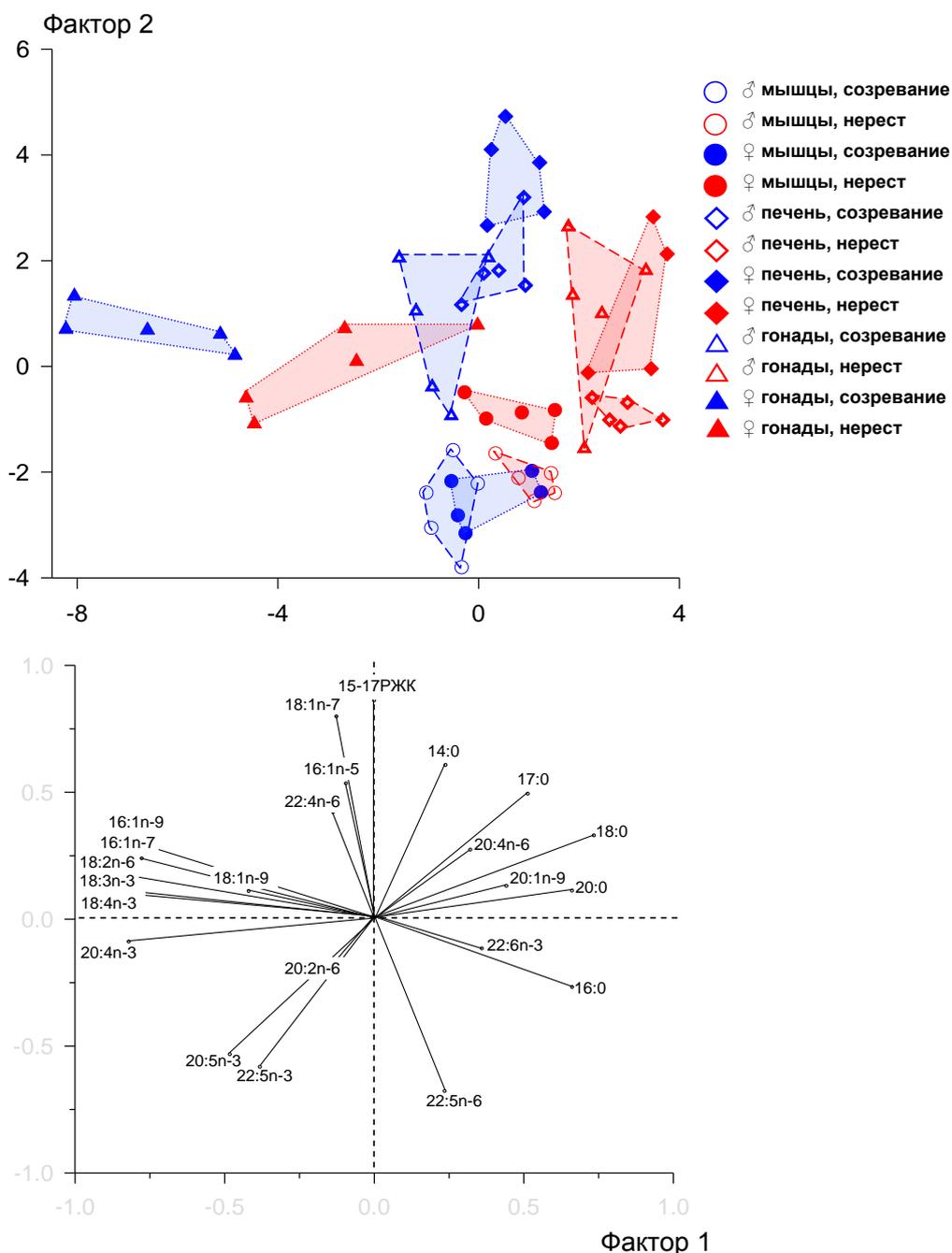


Рисунок 7. Мультивариантный анализ методом главных компонент жирнокислотного состава (% от суммы ЖК) тканей окуня из Красноярского водохранилища, 2016 г. Фактор 1 объясняет 31,7%, фактор 2 – 17,8% общей вариации; ♂ - самцы, ♀ - самки

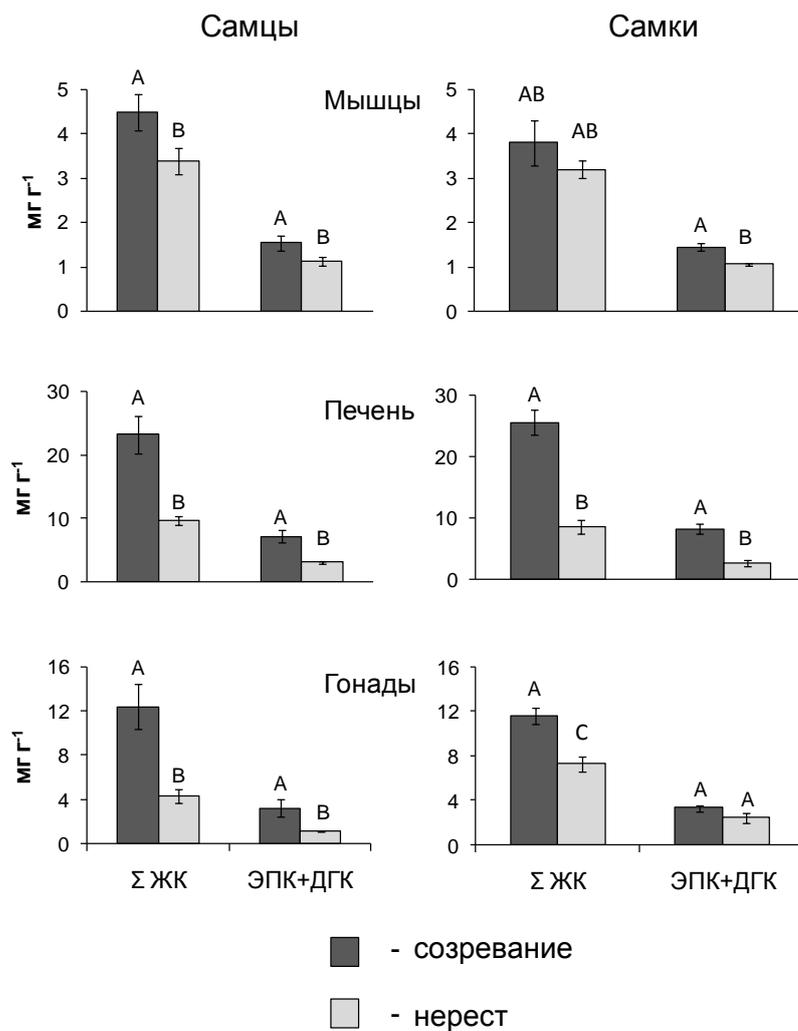


Рисунок 8. Содержание суммы жирных кислот и ЭПК+ДГК (мг г⁻¹ сырой массы, ± стандартная ошибка) в тканях окуня из Красноярского водохранилища на последних стадиях репродуктивного цикла. При сравнении самцов и самок, значения, помеченные одной и той же буквой, не имеют достоверных отличий при $p < 0,05$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

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

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

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

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

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

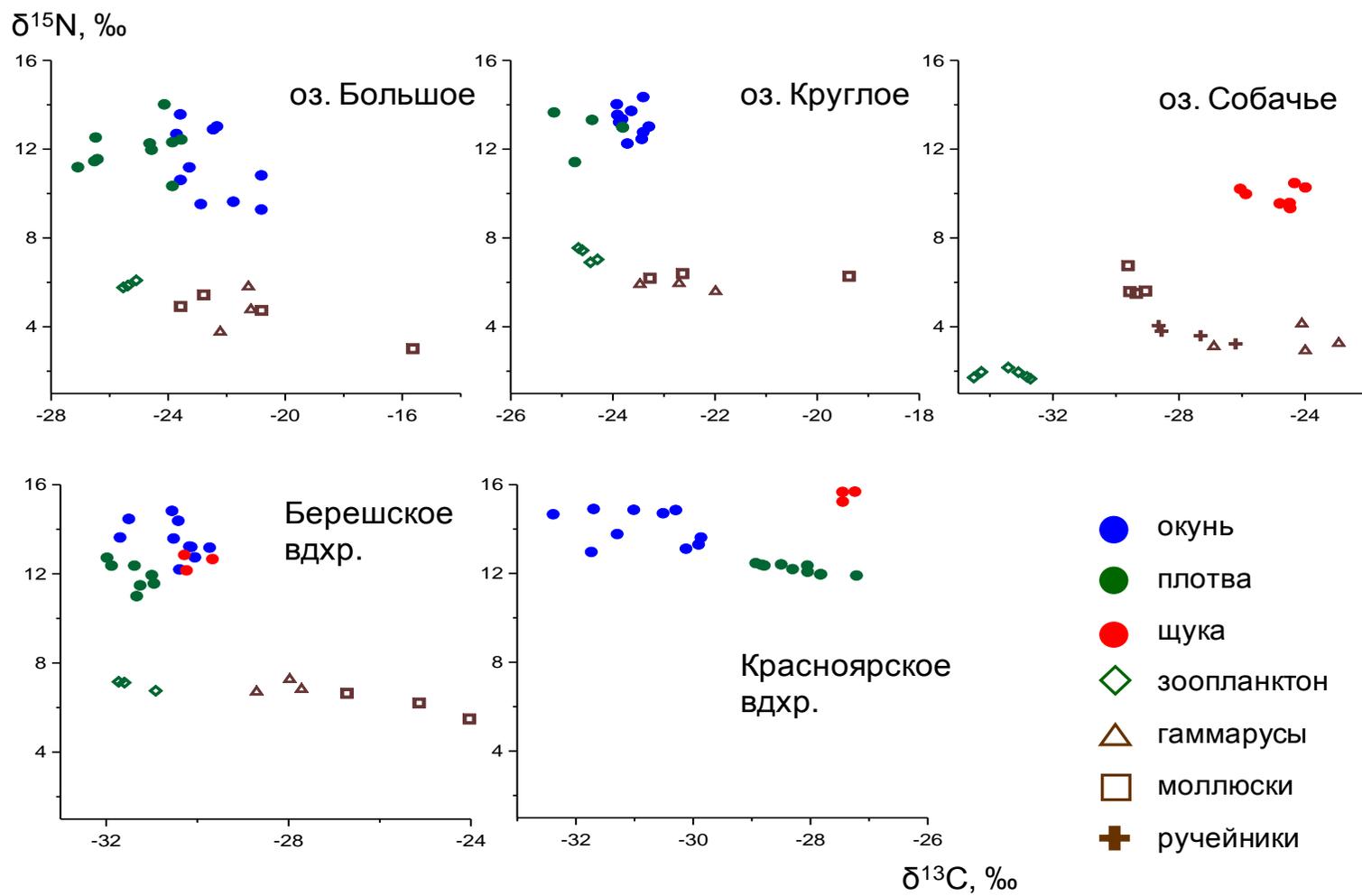


Рисунок 9. Изотопные соотношения углерода и азота в биомассе трех видов рыб и беспозвоночных из сибирских водоемов

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

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

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

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

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

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

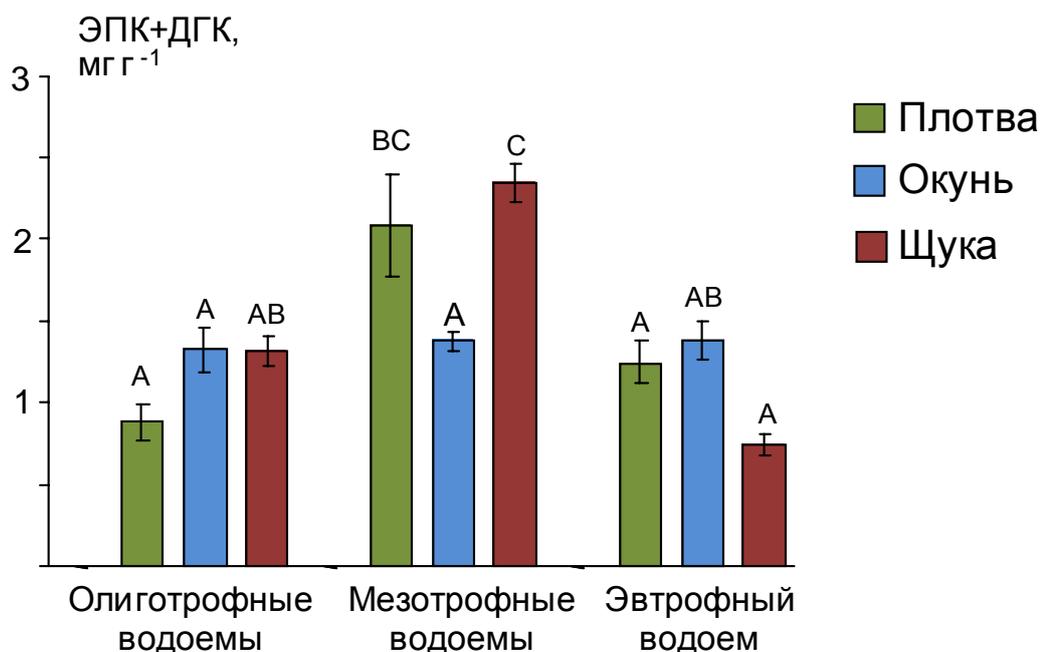


Рисунок 10. Среднее содержание ЭПК и ДГК, мг г⁻¹ сырой массы, ± стандартная ошибка, в мышечной ткани плотвы, окуня и щуки из водоемов разного трофического типа, 2014-2016 гг. Средние, обозначенные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Тьюки для post hoc теста в дисперсионном анализе.

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

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

Выводы

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Бумага офсетная. Усл. печ. л. 1.0. Тир 100 экз. Заказ _____

Отпечатано полиграфическим центром

Библиотечно-издательского комплекса

Сибирского федерального университета

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

Тел./факс: 8(391)206-26-67, 206-26-49

E-mail: print_sfu@mail.ru; <http://lib.sfu-kras.ru>