

Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт

Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

« _____ » _____ 20 ____ г

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

06.03.01 - Биология

Состав и содержание жирных кислот в гольцах
р. *Salvelinus* из оз. Собачье и оз. Кета.

Тема

Руководитель



доцент, К.Б.Н

И. В. Зуев

Руководитель



доцент, К.Б.Н

А. Е. Рудченко

Выпускник



В. А Карпов

Красноярск, 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	2
1. Обзор литературы.....	4
1.1 Номенклатура и классификация жирных кислот.....	4
1.2 Незаменимые ПНЖК и их значение для человека.....	5
1.3 Рыбы как источник ПНЖК для человека.....	7
1.4 Разнообразие гольцов рода <i>Salvelinus</i>	12
1.5 Методы идентификации рыб.....	15
1.5.1 Анализ отолитов.....	17
1.5.2 Геометрическая морфология.....	19
2. Материалы и методы.....	21
2.1 Характеристика района работ.....	21
2.2 Отлов рыб.....	21
2.3 Обработка отолитов.....	22
2.4 Геометрическая морфология.....	23
2.5 Биохимический анализ мышечной ткани.....	24
2.6 Газовая хроматография.....	25
3. Результаты и обсуждение.....	26
3.1 Результаты анализа формы тела гольцов р. <i>Salvelinus</i>	26
3.2 Результаты анализа состава и количественного содержания жирных кислот в мышечной ткани гольцов р. <i>Salvelinus</i>	28
3.3 Обсуждение полученных результатов.....	33
ВЫВОДЫ.....	37
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ СОКРАЩЕНИЙ.....	38
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	39

ВВЕДЕНИЕ

Омега-3 полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) являются известными физиологически активными веществами. Экозопентаеновая кислота (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновая кислота (ДГК, 22:6n-3) обеспечивают нормальное функционирование таких систем как: сердечно-сосудистая, нервная, иммунная, участвуют в процессах метаболизма и других физиологических реакциях. Доказанная роль омега-3 ПНЖК в работе организма человека, привела к установлению рекомендованной нормы суточного потребления ЭПК+ДГК, которая по данным ВОЗ составляет 1 грамм на человека в сутки для лечения и предотвращения сердечно-сосудистых заболеваний и неврологических расстройств (Гладышев, 2012).

Для человека основным источником ЭПК и ДГК являются водные экосистемы, прежде всего, рыбы. Как высшие консументы водных экосистем, рыбы накапливают в своей биомассе длинноцепочечные ПНЖК, синтезируемые некоторыми представителями фитопланктонного сообщества-динофитовыми, криптофитовыми, диатомовыми водорослями (Гладышев, 2012). Содержание омега-3 ПНЖК в различных видах рыб может отличаться в несколько десятков раз (Gladyshev et al., 2018). Среди морских рыб рекордсменом по содержанию ЭПК и ДГК сардина (*Sardinops sagax*) 25,6 мг/г (Huynh, Kitts, 2009). Среди пресноводных видов рыб высокое содержание ЭПК и ДГК является крайне редким, так даже в пределах одного отряда наблюдается ярко выраженная дифференциация в содержании ЭПК и ДГК (Гладышев и др, 2017). Однако в ходе изучения накопления и переноса ЭПК и ДГК в тканях рыб было обнаружено рекордное содержание данных жирных кислот в мышечной ткани боганидской палии (*Salvelinus boganidae*) из озера Собачье (бассейн реки Пясины, Красноярский край), содержание ЭПК+ДГК в которой составило 32,78 мг/г (Гладышев и др., 2018).

По многочисленным литературным данным, в систематике арктических гольцов существует проблема идентификации видов. Поскольку, зачастую, особи имеющие явные морфологические отличия являются генетически

неотличимыми и занимают одну нишу (Романов, 2003, Гордеева и др., 2010). Особенностью данного рода является образование различных форм, занимающих различные биотопы и, как следствие, разделение по кормовым объектам (Гордеева, 2010; Савваитова, 1989; Алексеев, 2016; Романов, 2003). Зачастую, все проблемы с идентификацией связаны с выбором той или иной концепции вида.

Ввиду variability и продолжающегося формообразования представителей рода *Salvelinus*, существует вопрос о том, какой из факторов оказывает наибольшее влияние на содержание ПНЖК в их мышечной ткани. В свою очередь, широкий диапазон содержания жирных кислот в рыбах может объясняться различными факторами, где выделяют 3 наиболее значимых — это экологический, генетический и физиологический факторы.

Цель: оценить состав и содержание жирных кислот у разных видов (форм) гольца р. *Salvelinus* в некоторых озёрах Плато Путорана.

Задачи:

1. Дифференцировать гольцов озера Собачье на основании формы тела и отолитов.
2. Определить состав и количественное содержание жирных кислот в мышечной ткани гольцов озёр Плато Путорана.
3. Дать сравнительную оценку пищевой ценности гольцов р. *Salvelinus* озёр плато Путорана как источника омега-3 ПНЖК.

1.

Обзор литературы

1.1 Номенклатура и классификация жирных кислот

Жиры, или липиды, – это органические вещества, практически нерастворимые в воде, но хорошо растворимые в так называемых неполярных растворителях: ацетоне, спирте, хлороформе. Основную часть липидов составляют жирные кислоты (Гладышев, 2012).

По химическому строению липиды делят на три крупные группы- это простые липиды к которым относятся жирные кислоты (ЖК) и другие соединения содержащие 1 длинную углеводородную цепь с функциональной группой; сложные липиды, которые состоят из нескольких блоков соединённых между собой связями; и оксипирины (эйкозаноиды) образующиеся только из некоторых полиеновых жирных кислот. В свою очередь, сложные липиды делятся на две подгруппы — это простые (нейтральные) и сложные (полярные) липиды (Васильковский, 1997).

В настоящее время известно свыше 800 природных жирных кислот, которые состоят из углеродной цепи с карбоксильной группой (COOH) на одном конце и метильной (CH₃) на другом. ЖК отличаются друг от друга количеством атомов углерода, а также количеством двойных связей между атомами углерода (Гладышев, 2012). В литературе широко используются номенклатурные биохимические названия (олеиновая, стеариновая, арахидоновая жирные кислоты); и краткие обозначения, основанные на количестве атомов углерода в цепи, количестве и положении двойных связей (Tocher, 2003). Например, олеиновая жирная кислота 18:1n-9, где 18 — это количество атомов углерода, за которым, через двоеточие указывается число двойных связей, а далее указано положение двойной связи относительно метильной группы; если их несколько, то указывается положение первой связи. Номера атомов могут обозначаться как n, так и латинской буквой ω (омега). Жирные кислоты, не имеющие двойных связей, называются

насыщенными жирными кислотами (НЖК), например, стеариновая кислота, 18:0, а имеющие двойную связь ненасыщенными жирными кислотами. Среди них выделяют мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК), такие как пальмитолеиновая кислота 16:1n-7 и олеиновая кислота 18:1n-9; а также полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), содержащие более 1 двойной связи (Гладышев, 2012; Васьковский, 1997).

1.2 Незаменимые ПНЖК и их значение для человека.

Длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) — это жирные кислоты с 18 и более углеродами, которые можно разделить на два основных семейства-омега 6 (n-6) и омега 3 (n-3) - в зависимости от положения первой двойной связи. Большинство беспозвоночных и все позвоночные животные не имеют ферментов необходимых для создания n-3 и n-6 связей. По этой причине принято выделять незаменимые ПНЖК. К ним относятся линолевая кислота (18:2n-6) и альфа-линоленовая кислоты (18:3n-3), которые имеют сокращённые названия ЛК и АЛК соответственно (Гладышев, 2012; Abedi and Sahari, 2014). Основная роль ЛК и АЛК позвоночных состоит в том, что они могут являться биохимическими предшественниками физиологически значимых длинноцепочечных ПНЖК с 20-22 атомами углерода. Эти ПНЖК называют частично незаменимыми, к ним относятся: арахидоновая (эйкозатетраеновая) кислота (20:4n-6, АРК), эйкозапентаеновая кислота (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновая кислота (22:6n-3, ДГК) (Гладышев, 2012). Поскольку ЛК и АЛК не могут синтезироваться в организме позвоночных, в частности человека, им необходимо поступление данных жирных кислот из внешних источников. Такими источниками могут служить растения, которые имеют десатуразы $\Delta 15$ и $\Delta 12$ и могут синтезировать исходные ПНЖК семейства омега-6 и омега 3, т. е. линолевую и альфа-линоленовую кислоты. Далее, животные при помощи десатураз $\Delta 5$, $\Delta 6$ и элонгаз синтезируют

арахидоновую кислоту из линолевой, а также из АЛК синтезируется ЭПК, которая в дальнейшем при участии десатураз $\Delta 6$, элонгаз и ряда дополнительных ферментов превращается в ДГК (Abedi and Sahari, 2014; Гладышев, 2012). Однако у многих животных скорость и эффективность синтеза длинноцепочечных ПНЖК недостаточна для удовлетворения физиологических потребностей и необходимо их дополнительное поступление в организм с пищей (Сущик, 2008). Функции ПНЖК семейства омега-3 и омега-6 в организмах человека и животных существенно различаются. Омега-6 ПНЖК являются предшественниками эндогормонов-эйкозаноидов, которые регулируют процессы размножения, роста, иммунитета, углеводного обмена и т.д. Омега-3 ПНЖК служат физиологически активными эффекторами сердечно-сосудистой системы, а ДГК является важнейшим компонентом мозга и зрительных тканей (Сущик, 2008). В ходе широкомасштабных медицинских исследований было установлено, что ПНЖК-терапия, которая включает в себя дополнительное употребление, примерно, 1 грамма ЭПК+ДГК в сутки снижает смертность от сердечно-сосудистых заболеваний примерно на 45% (Arts et al., 2001).

Как правило дефицита омега-6 ПНЖК, поступающих из наземных экосистем, в организм человека не возникает; тогда как наблюдается недостаточное потребление омега-3 ПНЖК с пищей даже в развитых странах. Данный факт привёл к установлению суточных норм потребления омега-3 ПНЖК для профилактики сердечно-сосудистых заболеваний, которые составляют от 0,3 до 1 г/сутки (Kwategyeaka et al., 2008). Также рекомендовано оптимальное соотношение омега-3/омега-6 ПНЖК в пище (Сущик, 2008). Наиболее эффективный биосинтез длинноцепочечных ПНЖК осуществляют некоторые представители микроводорослей, что делает водные экосистемы основным источником длинноцепочечных ПНЖК (Сущик, 2008; Махутова, Гладышев 2020; Гладышев, 2012).

1.3 Рыбы как источник ПНЖК для человека

Водные экосистемы являются основными источниками ПНЖК для человека, в первую очередь, рыба и водные беспозвоночные (Steffens, 1997). Содержание наиболее ценных ПНЖК- ЭПК и ДГК в рыбах может варьировать в 200 раз (Махутова, Гладышев, 2020). На это могут оказывать влияние различные факторы. Выделяется несколько наиболее значимых факторов, которые могут влиять на содержание ПНЖК в биомассе рыб — это экологический, физиологический и филогенетический (Vasconi et al., 2015).

К экологическим факторам относят температуру, солёность. Например, рыб подразделяют на три группы: требовательные к наличию в пище линоленовой кислоты- холодноводные виды, требовательные к наличию линолевой кислоты- тепловодные; и эвритермные виды, которым необходимы обе эти кислоты (Tocher, 2010). Однако, в исследовании Wijekoorn с соавторами было выяснено, что фактор температуры не оказывает существенного влияния на содержание ПНЖК в мышечной ткани форели. В том же исследовании было показано, что температурный фактор наименее сильно влияет на содержание ПНЖК в мышечной ткани рыб, тогда как трофический оказывает решающее значение на формирование ЖК состава при сравнении этих двух факторов. В свою очередь, при изменении температуры менялись количественные отношения ПНЖК, что связано с их расходом или же напротив - накоплением (Wijekoorn et al., 2014)

Считается, что трофический фактор, в первую очередь, кормовая база оказывает значительное влияние на состав ЖК в биомассе рыб. Так на экспериментальных данных было доказано, что при кормлении рыбы кормом, обогащенным ЭПК и ДГК, например рыбной мукой, в аквакультуре, данные ПНЖК начинают накапливаться в их мышечной ткани и увеличивается скорость роста рыб (Wijekoorn et al., 2014). В диких популяциях рыб также наблюдается зависимость ЖК состава и содержания в их биомассе

длинноцепочечных ПНЖК от состава кормовой базы. Биохимическое качество пищевых ресурсов рыб в значительной степени зависит от таксономического состава фитопланктона (Vasconi et al., 2015; Ahlgren et al., 2009). Примером могут служить озера разного трофического статуса, в которых основу фитопланктона составляют разные отделы водорослей. Качество пищевых ресурсов, как источника ПНЖК, в водоемах с разным трофическим статусом, может существенно влиять на содержание ЭПК и ДГК в биомассе одного вида рыб (Taipale et al., 2016). Это связано с тем, что только диатомовые, динофитовые и криптофитовые водоросли способны синтезировать ЭПК и ДГК в достаточно больших количествах (Сущик, 2008). Так, в олиготрофных водоемах преобладают диатомовые водоросли, являющиеся источником ЭПК, которые могут составлять от 3 до 30 % всех ЖК; динофитовые, содержание ДГК в которых составляет 11-15% в пресноводных и 30-38% от суммы ЖК в морских водоемах, и криптофитовые водоросли, которые отличаются высоким содержанием 18:3n-3, 18:4n-3, 18:1n-7, 20:5n-3, 22:6n-3 жирных кислот (Сущик, 2008). В фитопланктоне эвтрофных водоемов преобладают зелёные водоросли и цианобактерии, для которых характерны С-18 ПНЖК (Сущик, 2008). Исходя из этих данных можно сделать вывод о том, что более биохимически ценными, как источник ЭПК и ДГК для человека, будут являться рыбы из олиготрофных озёр. Примером могут служить исследования жирнокислотного состава речного окуня (*Perca fluviatilis*), где содержание ЭПК и ДГК в мышечной ткани рыб из эвтрофного водоёма было в 2 раза меньше, чем из олиготрофного (Taipale et al., 2016).

Кормовая база рыб имеет сезонную динамику. Это происходит, ввиду изменения доминирующих в определённый момент времени таксонов микроводорослей в составе фитопланктона как в течении года, так и в течении одного сезона. В связи с чем будет изменяться и биохимическое качество кормовой базы (Sushchik et al., 2007). В ходе исследования изменения ЖК состава мышечной ткани окуня речного (*Perca fluviatilis*), были выявлены

сезонные колебания количественного содержания ПНЖК, которые зависели от состава фитопланктона в водоёме, меняющегося в зависимости от вегетационного сезона (Рудченко, Яблоков, 2018). Кроме того, авторы связывают такую динамику с избирательным переходом некоторых ПНЖК из мышечной ткани в гонады (Рудченко, Яблоков, 2018). Это может быть связано с тем, что потребность в незаменимых ЖК изменяется качественно и количественно, в зависимости от стадии онтогенеза (Tocher, 2010). В течении жизни рыб их потребность в ПНЖК изменяется - на личиночной стадии потребность ЭПК и ДГК выше, чем на более поздних стадиях развития, что может быть связано с развитием нервной системы, глаз и активным ростом (Nemova et al., 2015; Tocher, 2010). В свою очередь, недостаток данных ПНЖК в питании рыб приводит к отклонениям в развитии на ранних стадиях онтогенеза, замедлению роста на более поздних и многим другим физиологическим нарушениям (Tocher, 2010). Примером могут служить исследования атлантического лосося, где анализировались факторы, определяющие развитие молоди на разных стадиях эмбриогенеза. Было выяснено, что недостаток определенных ЖК приводил к различного рода фенотипическим изменениям, а также к замедлению скорости (Nemova et al., 2015). Подобные исследования были проведены и на представителях семейства Salmonidae, а именно сибирском хариусе (*Thymalus arcticus*). Данный вид в течении сезона накапливал ПНЖК в мышечной ткани, которые частично переходили в половые продукты во время их формирования. Таким образом, содержание ПНЖК в икре имело в 3-4 раза большее значение, чем таковое в мышечной ткани (Sushchik et al., 2007).

В свою очередь различные типы питания рыб могут быть причиной отличных друг от друга потребностей в ПНЖК (Ahlgren et al., 2009, Tocher, 2010). Наиболее требовательными к высокому содержанию n-3 ПНЖК являются хищники-бентофаги, далее идут ихтиофаги и наименее требовательными являются фитофаги (Ahlgren et al., 2009). Авторы отмечают, что жирнокислотный состав хищных рыб является постоянным, а травоядно-

всеядных, напротив, является весьма переменчивым, что может говорить об их способности адаптироваться к изменению качества пищи и отсутствию такой способности у хищных рыб (Ahlgren et al., 2009). В свою очередь, ПНЖК имеют в 2 раза большую эффективность трофического переноса, в отличие от общего углерода. Это было выяснено в результате исследования ЖК состава фитопланктона и зоопланктона. Содержание ПНЖК в зоопланктоне оказалось в 2 раза выше, чем в фитопланктоне, а ввиду отсутствия способности к синтезу ПНЖК зоопланктоном, был сделан вывод о более эффективном переносе и накоплении ПНЖК высшими звеньями пищевой цепи (Gladyshev et al., 2011). Многие авторы отмечают, что способность к накоплению ПНЖК за счет трофической составляющей более характерна для рыб-фитофагов (Ahlgren, 2009), тогда как для хищных видов рыб характерна видоспецифичность в накоплении ЖК (Sushchik et al., 2006; Gladyshev et al., 2012).

Установлено, что представители семейств Salmonidae и Coregonidae имеют более высокое содержание ПНЖК (Махутова, Гладышев, 2020). Также авторы отмечают зависимость содержания ПНЖК от филогенетического статуса рыбы. Факторами оказывающими влияние на содержание ПНЖК в разных филогенетических группах рыб, являются их физиологические потребности, которые могут выражаться в скорости плавания рыбы, продолжительности эмбриогенеза, а также способности тех или иных видов рыб к собственному синтезу ЭПК и ДГК (Tocher, 2010; Ahlgren et al., 2009). Одной из причин накопления ПНЖК в мышечной ткани рыб является их участие в работе натрий-калиевых каналов, где высокое содержание ДГК в мембранах обеспечивает увеличение их активности. Таким образом, рыбы, имеющие необходимость, например в быстром и длительном плавании, такие как Clupeiformes и Salmoniformes, имеют потенциально более высокие значения ЭПК и ДГК в мышечной ткани (Gladyshev et al., 2018). Также была выдвинута гипотеза о том, что содержание ПНЖК в мышцах должно напрямую зависеть от длительности эмбриогенеза рыб. Данная гипотеза нашла подтверждение в экспериментальных данных, где наблюдалась

корреляция между длительностью эмбриогенеза и содержанием ПНЖК у разных видов рыб (Артамонова и др., 2020).

Известно, что некоторые виды пресноводных водоемов обладают способностью к собственному синтезу некоторых ПНЖК. Данный факт объясняется тем, что зачастую кормовые объекты пресноводных рыб содержат недостаточное количество ПНЖК. Поэтому дефицит ПНЖК компенсируется активностью ферментов синтеза длинноцепочечных ПНЖК из предшественников (Tocher, 2010, Sushchik et al., 2006). Морские виды рыб подобного дефицита в кормовых объектах не испытывают ввиду чего у них наблюдается отсутствие ферментов собственного синтеза ПНЖК. Это связано с тем, что представители низших звеньев трофической цепи морских экосистем производят достаточное количество ПНЖК, что делает морские виды рыб основным источником ПНЖК для человека (Гладышев, 2012)

Не так давно был выявлен абсолютный рекорд содержания ЭПК и ДГК среди морских и пресноводных видов рыб в боганидской палии (*Salvelinus boganidae*) озера Собачье, содержание ЭПК+ДГК в которой составило 32,78 мг/г (Гладышев и др., 2018). В свою очередь, гольцы других форм таким высоким содержанием ПНЖК в мышечной ткани не отличались: содержание ЭПК+ДГК карликовой глубоководной формы *Salvelinus alpinus complex* гольца «пучеглазки» составило 4,99 мг/г, а гольца Дрягина *Salvelinus drjagini* порядка 13 мг/г.

Ввиду всего вышеизложенного, можно сказать, что наиболее значимыми для содержания ПНЖК в различных видах рыб являются генетический фактор, поскольку наибольшие различия в содержании ЭПК и ДГК наблюдаются у различных видов рыб, зачастую отличающимся на несколько порядков (Gladyshev et al., 2018). Значение физиологического фактора велико ввиду варибельности ЖК состава в рыбах на разных стадиях онтогенеза (Nemova et al., 2015; Tocher, 2010). В свою очередь, многие авторы отмечают, что наибольшее значение на количественное содержание ЭПК и ДГК оказывает трофический фактор.

1.4 Разнообразие гольцов рода *Salvelinus*.

Гольцы рода *Salvelinus* имеют циркумполярное распространения и встречаются от Исландии до Норвегии на западе и Гренландии на востоке. До 1832 года исследователи не рассматривали гольцов как отдельную самостоятельную группу и включались в род *Salmo*. Однако, в 1832 году гольцы были выделены в самостоятельную группу на основании отсутствия зубов на рукоятке сошника (Савваитова, 1989).

Лососевые, принадлежащие к роду *Salmo*, в большинстве случаев, являются проходными рыбами, т. е. выходят из моря в реки в период нереста. В отдельных случаях морские особи остаются в пресной воде на всю жизнь, давая начало карликовым формам. При этом образование этих форм происходит политопно. В данном случае, одновременно наблюдается явление конвергенции и полифилетизма; поскольку дело идет о разных видах. Данные формы, наследственны, в случае неизменности внешних условий. Совершенно исключается возможность, образования пресноводных форм в одном месте и их дальнейшему распространению по всему ареалу. Напротив, морская форма, например, гольца, дала начало тождественным морфам пресных водоёмов на материке Азии и в Японии. Образование в двух разных областях тождественных форм из однородного материала называют изокинетическим состоянием форм (Берг, 1977). Ввиду уникальности, фенетического разнообразия, широкого распространения и экологической пластичности группу лососёвых рыб семейства Salmonidae, а именно, гольцов отличает высочайший адаптивный полиморфизм, способствующий образованию множества географических форм, симпатрических морф, экотипов и т.п. (Есин, 2018; Klematsen, 2013). Один из видов группы – арктический голец *S. alpinus* – признаётся некоторыми исследователями самым изменчивым позвоночным животным на Земле (Klematsen, 2013). Существуют различные позиции по выделению отдельных видов, а также их объединению (Klematsen,

2013; Есин, 2018). На данный момент выделяют 2 наиболее популярные концепции. Согласно первой, в составе рода сформировалось множество самостоятельных биологических видов, принадлежащих двум филогенетическим линиям – арктической и тихоокеанской (Есин, 2018). Виды с широкими ареалами и узкоареальные эндемики имеют сходную степень эволюционной обособленности. Согласно другой концепции, разнообразие гольцов включает четыре хорошо обособленных вида и один молодой комплекс близких форм с дискуссионным таксономическим статусом (Есин, 2018).

В водоемах полуострова Таймыр выделяют 4 эндемичных вида гольцов рода *Salvelinus*- *S. tolmachoffi* (Berg, 1926) есейская паляя из озера Есей в бассейне реки Хатанги, *S. drjagini* (Logashev, 1940) голец Дрягина из озера Мелкое в бассейне реки Пясины, *S. boganidae* (Berg, 1926) боганидская паляя из озера Боганидское в бассейне реки Хатанги и *S. taimyricus* (Michin, 1949) таймырский голец из озера Таймыр (Савваитова, 1989). Однако другие исследователи объединяют гольцов таймырских озер под одним названием *Salvelinus alpinus complex* (Мина, 1986), к которым относятся все вышеперечисленные виды гольца. Однако, деление всё же происходит, но не на видовом уровне, а на уровне форм одного и того же вида. Между тем, те же авторы предполагают независимое происхождение видов в каждом из озёр (Пичугин, 2009). Данное объединение не случайно, поскольку исследования, приводившиеся на основании краниологии, анализа кормовой базы и морфометрии говорят о сходстве различных форм гольца по многочисленным признакам. Авторы отмечают склонность к формообразованию и отсутствию репродуктивной изоляции (Савваитова 1980; Васильева 1980). Были проведены исследования по гибридизации двух различных форм гольцов из озера Собачье-это крупная форма голец Дрягина и мелкая глубоководная форма голец пучеглазка. В результате гибридизации были получены жизнеспособные особи, которые сочетали в себе генотипы обоих форм (Пичугин, 2009). В свою очередь гольцы всех форм разделяются по пищевой

специализации как на разных стадиях онтогенеза, так и в зависимости от занимаемой ниши (Савваитова, 1989, Васильева, 1980, Пичугин, 2009, Есин 2018). Скорости онтогенетического развития на ранних стадиях эмбриогенеза, зависят от формы гольца и его местообитания, т.е гольцы, выловленные из водоемов с разными температурными условиями, имеют особенности онтогенеза. Гольцы холодных местообитаний имели большую скорость соматического роста, в то время как у гольцов более теплых районов наблюдалась задержка соматического роста при интенсификации остеогенеза; которые определяют скорость перехода к смешанному питанию (Пичугин, 2011).

Комплексный анализ данных свидетельствует о том, что гольцы рода *Salvelinus* являются монофилетической группой, дивергировавшей от общего предка, без разделения на подродовые таксоны. Так же было установлено, что спецификой рода *Salvelinus* является объединение таксонов, имеющих филогенетические проблемы разной степени сложности (Олейник, 2015). Так, существуют данные о том, что во многих озерах наблюдается по 2-3 симпатрические формы, которые отличаются по размерам — это крупная хищная форма, мелкая и карликовая, которые являются планктофагами или бентофагами. Авторы отмечают, что данные формы занимают разные биотопы, о чем как раз свидетельствует различная кормовая база. Крупная и мелкая форма занимают литораль, а карликовая форма тяготеет к глубоководным участкам (Гордеева, 2010; Савваитова, 1989; Алексеев, 2016). Однако, некоторые авторы выделяют иное разделение форм, так в озере Хантайском популяцию гольцов разделили на озёрную, озёрно-речную и речную формы. Авторы утверждают, что по остеологическим, морфологическим, паразитическим и экологическим показателям данные формы могут рассматриваться как отдельные виды. Однако, они же отмечают дифференциацию по некоторым комбинациям из этих признаков в уже выделенных группах (Романов, 2003). Анализ микросателлитных локусов гольцов Забайкалья указывает на то, что степень дифференциации различных

форм имеет достоверные различия и по разным локусам составляет 1-2%, однако данные симпатрические формы не разделялись соответственно их морфологическому определению (Гордеева и др, 2010). Более масштабный анализ выборок, включающий гольцов разных уголков планеты на основе митохондриальной ДНК позволил выделить отдельно группу арктических гольцов *S. alpinus* (Есин, Маркевич, 2018). Как отмечают сами авторы, наблюдается крайне низкий уровень генетической дивергенции между хорошо дифференцируемыми таксонами гольцов по морфологическим признакам. Причиной несовпадения степени морфологической и генетической дифференциации может являться неравномерность эволюционной динамики качественно разных признаков. К тому же, традиционно используемые в систематике гольцов морфологические признаки, такие как число жаберных тычинок, число пилорических придатков, число позвонков, количество чешуй боковой линии, общее морфологическое строение и краниологические отличия, могут определяться условиями окружающей среды, в том числе температурой и характером питания. Не всегда фенетическое сходство определяется общностью происхождения или родством, скорее это может быть адаптивный ответ на условия существования рыбы (Taylor, 1999; Олейник и др., 2017).

1.5 Методы идентификации рыб

В современных реалиях оценка разнообразия и идентификация отдельных видов является крайне важной задачей. На данный момент накоплено огромное количество данных по систематике различных видов рыб. Ввиду чего, для их идентификации используются различные регистрирующие структуры и подходы (Kerr and Campana, 2014). Результаты исследований и подходов, зачатую, представляют собой интегрированную форму различных методов исследования ввиду важности различных подходов к исследованию популяций и идентификации отдельных видов (Begg, 1999).

В идентификации рыб наиболее часто используются морфометрия. Данный метод включает в себя анализ формы тела или формы отдельных его частей, в том числе их размеров (Правдин, 1966). Отдельным методом является меристика, объектом изучения которой являются счетные морфологические структуры, такие как лучи плавников, жаберные тычинки, количество чешуй в боковой линии и т.д. Данные, полученные в результате подсчета, являются дискретными, что облегчает статистический анализ. В свою очередь, признаки, изучаемые при использовании данного метода, в большинстве случаев, развиваются в начале онтогенеза и остаются неизменными на протяжении всей жизни (Begg, 1999).

Наиболее современным и сложным является генетический анализ популяций и отдельных видов. Объектом исследования данного метода являются различные ферментативные и неферментативные белки, а точнее исследования их полиморфизмов; исследования полиморфизмов митохондриальной и ядерной ДНК или их отдельных фрагментов, микросателлитный анализ, анализ митогенома, полногеномный анализ и многие другие. Данные методы позволяют решить проблемы генетической дифференциации популяций, идентификации отдельных видов, филогении и филогеографии, происхождения популяций; а также изучить механизмы формо- и видообразования (Боровикова, 2016).

Достаточно популярным методом для идентификации рыб является анализ отолигов. Данная структура примечательна отсутствием резорбции. Поскольку процесс нарастания отолига длится в течении всей жизни рыб, накопленный (отложившийся) материал отолига не подвержен резорбции, что выделяет данную структуру на фоне чешуи или костей рыб (Rodriguez, 2006). Данная структура, зачатую, имеет свою уникальную морфологическую структуру для отдельных видов рыб, начиная с ранних периодов онтогенеза. Исследования отолигов позволяют получить исчерпывающую информацию о возрасте, скорости роста и миграциях рыб, а данные по структуре и составу дополнить её (Campana and Kerr, 2014).

1.5.1 Анализ отолитов

Отолит — это образование, связанное с обеспечением равновесия и слуха рыб. Данная структура является стабильной, поскольку различные кратковременные изменения условий, например, питания и размножения не оказывают на них существенного влияния (Rodríguez, 2006).

Одним из ключевых факторов в выборе отолита в качестве изучаемой структуры является отсутствие резорбции. Суть заключается в следующем, поскольку процесс нарастания отолита длится в течении всей жизни рыб, накопленный (отложившийся) материал отолита не подвержен резорбции, что выделяет данную структуру на фоне чешуи или костей рыб (Rodríguez, 2006). Но всё-таки, существует процесс морфологического изменения морфологии отолита в процессе онтогенеза. Что подтверждают исследования морфологии отолитов на разных стадиях развития. Так, например, *Australoheros facatus* приобретает окончательную форму отолита при длине равной 60 мм. На поверхности отолита образовывается характерная бороздка на заднем конце, дорсально- вентральная бороздка и окончательные очертания переднего конца отолита (Gonzalez et al., 2012).

Поскольку одним из самых важных показателей при анализе выборки представителей ихтиофауны является возраст, одной из основных задач становится выбор метода для его определения. Рост и отложение годовых колец отолита — это непрерывный процесс, который идёт вместе с ростом размерно-весовых характеристик рыбы. Это значит, что данная структура может использоваться, как инструмент для определения темпов роста и развития рыб (Samrana, 1990; Xie, 2005). Наряду с определением возраста информация, накопленная на отолитах путём отложения годовых колец, даёт возможность для определения темпов роста рыб на ранних стадиях развития, включая дневные приросты. Эти данные могут быть использованы как для определения особенностей конкретных видов рыб, так и для изучения

наиболее благоприятных условий среды для онтогенеза рыб (Baumann, 2003; Xie, 2005).

Отолиты имеют четко определенную структуру. В центральной части отолита имеется центральное ядро. Далее, чередуются широкие светлые (опаковые) и темные (гиалиновые) кольца; по которым исследователи непосредственно определяют возраст (Осипов и др., 2008; Campana, 2001). Отолиты имеют разный размер у разных видов рыб (Popper, 2005). В следствие чего, существуют различные методики определения возраста рыбы по отолитам. Так, для определения возраста рыб с отолитами мелкого размера используются методы, которые не предполагают механическую обработку — используются просветляющие жидкости, такие как глицерин, или же вовсе отолит просматривается без обработки (Campana, 2001). Более крупные отолиты, например, лососеобразных (*Salmoniformes*) вследствие своих объёмов и размера требуют дополнительной обработки; вариаций которых огромное количество. Наиболее популярные — это метод разламывания отолита на 2 части и шлифовка частей с последующей визуальной обработкой в падающем свете (Осипов и др., 2008; Павлов и др., 2015, Campana, 2001).

Одной из главных особенностей отолитов является их уникальность. В научной практике довольно часто применяется данный метод для видовой идентификации (Афанасьев и др., 2017). Уникальными для каждого вида рыб является не только форма отолита, но и его состав. Исследования состава отолита на изотопном анализаторе применяются как для видовой идентификации, так и для многих других целей (Kerr and Campana, 2014). Существуют данные по дифференциации гольцов из разных рек на основании морфологии отолитов, где были достоверно разделены особи из 3 различных рек, в дальнейшем данные были проверены методами кристаллографии, а также химический состав отолитов, которые подтвердили полученные морфологические данные (Morat et al., 2008). Подводя итог, можно сказать; что отолит является уникальным как по морфологическому строению, так и по

биохимическому составу, что позволяет последовательно использовать несколько методов исследования (Kerr and Campana, 2014; Campana, 2001).

1.5.2 Геометрическая морфология.

Характеристикой состояния вариаций некоторого признака в геометрической морфологии является форма, которая, в свою очередь, является многомерным морфологическим признаком (Васильев и др., 2018). Основным объектом анализа является некоторое множество форм, которые представляют собой математическую конфигурацию реального объекта, описанного в виде декартовых координат. Данные координаты представляют собой избыточную информацию— размер, конфигурация, положения в пространстве. В свою очередь, совокупность данных координат разных объектов составляют пространство структур с некой размерностью и может представляться как в 3D пространстве, так и в 2D пространстве. Основным моментом полученных пространственных структур и его производных форм является эталонный объект, который позволяет задать прокрустову метрику, на которую, начинают проецироваться остальные формы. Далее, для всех полученных форм производят выравнивание относительно эталонной формы, в результате которого математические конфигурации переходят в, непосредственно, формы. Стоит отметить, что методы геометрической морфологии являются алгебраическими, следовательно не нуждаются в оценке статистической значимости (Павлинов, Микешина, 2002).

Исследования методом геометрической морфологии (ГМ) проводятся на различных объектах, структурах, отдельных составляющих (кости, листья) и т.д (Васильев и др., 2018). Довольно часто к методам геометрической морфологии прибегают ихтиологи, которым необходимо разделить выборки различных видов, популяций. Отмечается, что ГМ имеет ряд преимуществ относительно традиционных методов морфометрии— это возможность исключения данных о размере и пространственном расположении,

неограниченное количество переменных, которые выходят за рамки стандартных схем измерения; простая визуализация данных (Гордеева, Нанова, 2017). Одним из примеров может служить работа Д.А Павлова по дифференциации 3 видов рода *Urepeus* по форме отолитов, в результате которой было выяснено отсутствие отличий правого и левого отолитов, а также возможность разделения нескольких близких видов на разных стадиях развития различными методами ГМ. В том числе, было выяснено; что различные методы ГМ позволяют группировать выборки с разной эффективностью (Павлов, 2016). Авторы отмечают, что данный метод является достаточно дешёвым и имеет высокую корреляцию с данными, полученными в ходе генетических исследований, а также возможность использования данных методов как для межвидовых сравнений, так внутривидового сравнительного анализа (Афанасьев и др., 2017).

2. Материалы и методы

2.1. Характеристика района работ.

Оз. Собачье является частью норило-пясинской системы озёр, где сообщается с озерами Мелкое и Глубокое. В озеро впадает р. Хоронен, который берёт начало в горных ледниках плато Путорана. Длина озера составляет 46 км, ширина 3,7 км и глубина до 162 метров, начало ледостава наблюдается в конце октября, начале ноября; а ледоход в июне (Пармузин и др., 1981). Оз. Собачье располагается ниже уровня мирового океана и является олиготрофным, где доминируют диатомовые водоросли (Романов, 2004). Ихтиофауна представлена следующими видами- валёк (*Prosopium cylindraceum*) арктический голец (*Salvelinus alpinus complex*), ряпушка (*Coregonus sardinella*), восточносибирский хариус (*Thymallus arcticus pallasii*), обыкновенная щука (*Esox lucius*) (Романов, 2004).

2.2 Отлов рыб.

Отлов рыбы производился в разных частях озера на конусах выноса. Ловля происходила в дневное время, осуществлялась преимущественно жаберными сетями с диаметром ячеи 60, 70 и 80 мм, интервал проверки составлял 1,5-2,5 часа; а также в ночное время, с использованием тряпичных сетей диаметром ячеи 45-55 мм и интервалом проверки 10-12 часов.

Все пойманные особи фотографировались, для каждой было проведено измерение длины тела по Смиуту (L_{sm}) и длины тела, а также определена масса тела с внутренностями (W) и без (w). У всех отловленных голецов определяли пол, стадию зрелости гонад, проводили визуальный осмотр содержимого желудков, а также осмотр внутренних органов на наличие паразитов (Правдин, 1966).

В качестве регистрирующей структуры для определения возраста пойманных особей были отобраны отолиты по стандартной методике (Campana, 2001).

Для определения состава и содержания ЖК в съедобной биомассе рыб на анализ отбирали пробы мышечной ткани гольцов под спинным плавником массой 0,5-5,0 г согласно установленной методике (Sushchik, 2007). Для определения точной массы пробы, пробу ткани взвешивали на аналитических весах с точностью до 0,5 мг и помещали в смесь хлороформ-метанол (2:1, по объему; общий объём 3 мл) в стеклянную банку с герметично завинчивающейся химически инертной крышкой (Fisherbrand, США). Далее пробы хранили при -20°C и транспортировали в лабораторию для дальнейшей обработки.

2.3 Обработка отолитов.

Обработка отолитов включала 2 этапа — это геометрическая морфология и определение возраста.

На первом этапе левый и правый отолит каждой особи помещали в пробирку с 10%-ным раствором гипохлорита натрия (NaOCl) на 10 мин минут для отделения остатков ткани и иных частиц. После чего отолиты были помещены под отражённый свет бинокюляра ЛОМО-МСП-1 и идентично ориентированы в пространстве. Далее, происходило фотографирование всех отолитов камерой LOMO IS300 с последующим получением зеркальных изображений правых отолитов и изменения контрастности изображения (при необходимости). Следующим этапом, на всех фотографиях отолитов расставлялись точки в графическом редакторе согласно методическим указаниям Павлова (Павлов, 2016) согласно схеме (рисунок 1), после чего изображения отолитов сохраняли в формате bmp при помощи программы tpsrelw и дальнейшим нанесением маркеров на точки в tpsdig. Полученный

файл с маркерами обрабатывался в среде R, при помощи пакета анализа данных «geomorf».

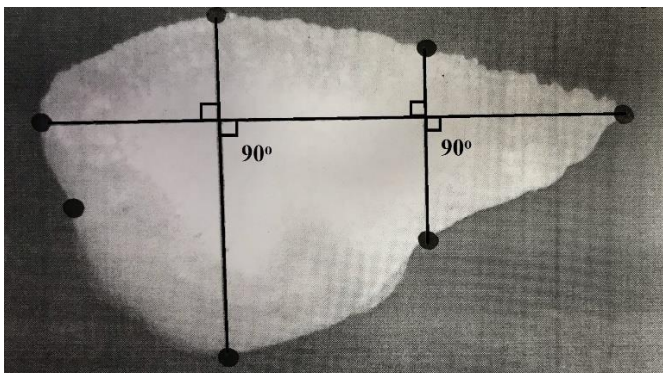


Рисунок 1 – Схема расположения маркерных точек.

Следующим этапом отолит использовался в качестве структуры для определения возраста. Для этого все отолиты были наклеены на предметные стёкла при помощи эпоксидной смолы. После затвердевания смолы осуществлялась влажная обработка отолитов шлифовальной бумагой на основе карбида кремния gritностью 4000-2500. Далее, шлифованный отолит помещался под бинокулярный микроскоп (ЛОМО МСП-1), на который предварительно была помещена капля иммерсионного масла Ziess, где производился подсчет годовых колец и фотографирование отолита. Фотографии отолитов были обработаны 4 операторами, после чего для каждой рыбы выявлено медиальное значение возраста. Полученные данные формировались в таблицу для дальнейшего анализа

2.4 Геометрическая морфология

Фотографии отловленных особей гольцов загружались в программу `tpsrelw` для формирования файла, после чего на каждую фотографию наносились маркеры согласно схеме (Рисунок 2) в программе `tpsdiag`. Полученные данные обрабатывались подобно отолитам в среде R с использованием аналогичного пакета анализа данных (См. 2.4).

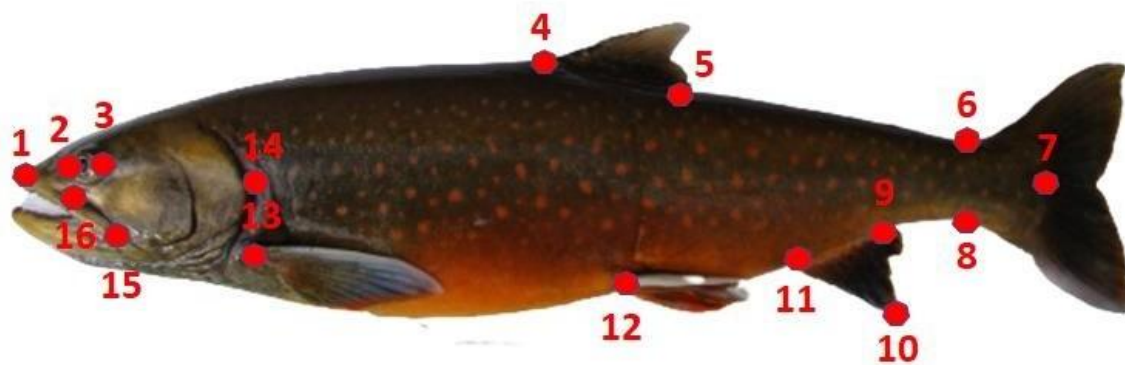


Рисунок 2 – Схема расположения маркерных точек.

2.5 Биохимический анализ мышечной ткани

Для определения состава и содержания жирных кислот в мышечной ткани гольцов производилась гомогенизация ткани с последующей экстракцией липидов (Gladyshev et al., 2015). Количественное определение жирных кислот на единицу массы мышечной ткани производилось добавлением внутреннего стандарта в пробу, в роли которой выступала нонадекановая кислота, в концентрации 1 мг/мл, соотношение стандарт/проба составляли 1 к 1000. Далее, проба гомогенизировалась в течении 10 минут путём перетирания ткани в ступке в смеси хлороформ/метанол (2 к 1), после чего экстракты пропускались через слой безводного сульфата натрия (Na_2SO_4) для удаления имеющейся влаги. Полученные экстракты испарялись на роторно-вакуумном испарителе при температуре 35°C . После выпаривания, в течении полутора часов выполнялась кислотная трансэтерификация в смеси метанол/серная кислота (в соотношении 40/1), и добавлением трёх капель бензола для стабилизации липидов, на водяной бане при температуре 85°C . После чего, в пробу добавлялся 1 мл дистиллята и 2-4 мл гексана, полученная смесь встряхивалась, гексановая фаза содержащая метиловые эфиры жирных кислот промывалась водой. Далее, происходило осушение в делительной воронке путём пропускания через слой безводного сульфата натрия, после чего гексан

удалялся вакуумом при 35°C Полученные пробы хранились при температуре - 20°C до исследования методом газовой хроматографии.

2.6 Газовая хроматография

Анализ метиловых эфиров жирных кислот проводился на газовом хроматографе с масспектрометрическим детектором. В качестве несущего газа использовался гелий, ввод производился с делением потока, внутренний диаметр капиллярной колонки составляла 0,25 мм, а длина 30 м. Процесс включал 2 подъёма температуры — это подъём от 100 до 190°C, скорость подъёма температуры составляла 3 °C / мин, после чего на протяжении 5 минут находилось в изотермическом состоянии, после чего осуществлялся подъём от 190 до 230 °C, где скорость повышения температуры составляла 10 °C/мин, после чего на протяжении 20 минут находилась в изотермическом состоянии. Сканирование проводилось в диапазоне от 45 до 450 атомарных единиц, температура инжектора составляла 250 °C, температура интерфейса 280 °C, а энергия ионизации детектора 70 эВ. Далее, полученные на хроматограммах пики метиловых эфиров ЖК сравнивались со временем удерживания стандартов и спектрами базы данных NIST2005.

2.7 Статистический анализ

Статистическая обработка материала производилась стандартными методами. Для всех полученных данных были рассчитаны средние значения и стандартные ошибки SE. Обработка данных по геометрической морфологии производилась в среде R, где при помощи пакета анализа данных «geomorf» был проведен Прокрустов анализ и анализ главных компонент. Для данных по ЖК составу был проведён однофакторный дисперсионный анализ с дальнейшим проведением post-hoc теста по Фишеру для определения достоверных отличий. Для анализа маркерных жирных кислот был использован метод главных компонент (PCA). Обработка данных и вычисления производились в Microsoft Excel (2003, 2016) и Statistica 9.0.

ВЫВОДЫ

1. Анализ первой главной компоненты, описывающий 38,1% изменчивости, позволил разделить 2 вида гольца- гольца Дрягина (*Salvelinus drjagini*) и гольца «пучеглазку» (*Salvelinus alpinus*), а также боганидскую палию (*Salvelinus boganidae*), которая занимает промежуточное положение между гольцом Дрягина и гольцом «пучеглазкой».
2. При сравнении количественного содержания жирных кислот (мг/г сырой массы) было выявлено отсутствие достоверного отличия количественного содержания наиболее важных омега-3 ПНЖК в мышечной ткани гольцов озера Собачье. Содержание ЭПК и ДГК в мышечной ткани гольца Дрягина (*S. drjagini*) составило $11,28 \pm 0,95$ мг/г сырой массы, боганидской палии (*S. boganidae*) $9,48 \pm 0,52$ мг/г сырой массы. Однако содержание ЭПК и ДГК в мышечной ткани арктического гольца (*S. alpinus*) из озера Кета, было достоверно ниже и составило $2,2 \pm 0,33$ мг/г сырой массы.
3. Содержание ЭПК и ДГК в мышечной ткани гольца Дрягина (*S. drjagini*) составило $11,28 \pm 0,95$ мг/г сырой массы, боганидской палии (*S. boganidae*) $9,48 \pm 0,52$ мг/г сырой массы, что указывает на их высокую биохимическую ценность, как источника ЭПК и ДГК для человека. Однако, содержание ЭПК и ДГК в мышечной ткани арктического гольца (*S. alpinus*) из озера Кета, было достоверно ниже и составило $2,2 \pm 0,33$ мг/г сырой массы.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ СОКРАЩЕНИЙ

АЛК- α -линоленовая кислота

АРК- арахидоновая кислота

ВОЗ- Всемирная Ассоциация Здравоохранения

ГМ- геометрическая морфология

ДГК- докозогексаеновая кислота

ЖК- жирные кислоты

ЛК- линолевая кислота

МНЖК- мононенасыщенные жирные кислоты

НЖК- насыщенные жирные кислоты

ПНЖК- полиненасыщенные жирные кислоты

ЭПК-эйкозапентаеновая кислота

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алексеев С. С. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири/ С. С. Алексеев //Дисс. на соиск. уч. степени доктора биол. наук. М.: ФГБНУ ИБР им. НК Кольцова РАН. – 2016.
2. Алексеев, С. С. Три симпатрические формы арктического гольца *Salvelinus alpinus complex* (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Камканда, северное Забайкалье / С. С. Алексеев, Н. В. Гордеева, А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, А. И. Вокин, А. Л. Юрьев.// Вопросы ихтиологии. – 2014. Т. 54. – №. 4. – 387-387.
3. Артамонова В. С. Связь содержания полиненасыщенных жирных кислот в мышечной ткани с длительностью эмбриогенеза лососевидных рыб (Salmonoidei) / В. С.Артамонова, А. А. Махров, Н. Н. Сущик, М. И. Гладышев, Ю. Ю. Дгебуадзе //Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. – 2020. Т. 491. – №. 1. – 113-116.
4. Афанасьев П. К. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной организации различных видов рыб/ П. К. Афанасьев, А. М. Орлов, А. Ю. Рольский //Зоологический журнал. – 2017. Т. 96. – №. 2. – 192-200.
5. Боровикова Е. А. Молекулярно-генетические исследования в решении проблем филогении и филогеографии сиговых рыб (Coregonidae) / Е. А. Боровикова //Труды Института биологии внутренних вод РАН. – 2016. – №. 73 (76).
6. Васильев А. Г. Геометрическая морфометрия: от теории к практике / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, А. О. Шкурихин// Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК, 2018.
7. Васильковский В. Е. Липиды / В. Е. Васильковский // Соросовский образовательный журнал. – 1997. Т. 3. – 32-37.

8. Гладышев М. И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М. И. Гладышев //Журнал сибирского федерального университета. Биология. – 2012. Т. 5. – №. 4.
9. 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, Н. Н. Сущик //Сибирский экологический журнал. – 2018. – Т. 25. – №. 3. – С. 325-339.
10. 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. Заделёнов, А. Е. Рудченко, Ю. Ю. Дгебуадзе //Доклады Академии наук. – Федеральное государственное бюджетное учреждение" Российская академия наук", 2017. Т. 474. – №. 4. – 513-516.
11. Гордеева Н. В. Применение геометрической морфометрии для анализа внутривидовой изменчивости мезопелагических рыб семейств Sternoptychidae и Mucrophidae/ Н. В. Гордеева, О. Г. Нанова //Вопросы ихтиологии. – 2017. Т. 57. – №. 1. – 24-31.
12. Есин Е. В. Эволюция гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae). 1. Формирование и расселение видов/ Е. В. Есин, Г. Н. Маркевич //Вопросы ихтиологии. – 2018. Т. 58. – №. 2. –161-178.
13. Олейник А. Г. Филогения гольцов рода *Salvelinus* по данным анализа митохондриальной ДНК/ А. Г. Олейник, Л. А. Скурихина, В. А. Брыков //Генетика. – 2015. Т. 51. – №. 1. – 63-63.
14. Осипов В. В. Методика определения возраста черноморскокаспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeiformes, Clupeoidei) по чешуе и отолитам / В. В. Осипов, В. И. Кияшко // Вопросы ихтиологии. – 2008. – № 5. – С. 668-674.

15. Павлинов И. Я. Принципы и методы геометрической морфометрии / И. Я. Павлинов, Н. Г. Микешина //Журнал общей биологии. – 2002. Т. 63. – №. 6. – 473-493.
16. Павлов Д. А. Дифференциация трёх видов рода *Ureneus* (Mullidae) по форме отолитов/ Д. А. Павлов //Вопросы ихтиологии. – 2016. Т. 56. – №. 1. – 41-55.
17. Пармузин, Ю.П. Географическое положение и особенности гор Путорана / Ю.П. Пармузин // Путоранская озерная провинция. – Новосибирск: Наука, 1975. – 14–18.
18. 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. – 240-253.
19. Пичугин М. Ю. Особенности личиночного периода развития холодноводной озёрно-речной формы гольца Дрягина (род *Salvelinus*) из озера Лама (п-ов Таймыр)/ М. Ю. Пичугин, Ю. В. Чеботарева //Вопросы ихтиологии. – 2011. Т. 51. – №. 2. –260-274.
20. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). – 1966.
21. Романов В. И. Морфологические особенности массовых форм гольцов (род *Salvelinus*) озера Хантайского / В. И. Романов //Вестник Томского государственного педагогического университета. – 2003. – №. 4.
22. Романов, А.А. Ихтиофауна плато Путорана / в: Фауна позвоночных животных плато Путорана // под ред. А.А. Романова. - Москва, 2004. - 29-89.

23. Савваитова К. А. Арктические гольцы:(Структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). – Агропромиздат, 1989.
24. Савваитова К. А. Глубоководный голец (*Salvelinus*, Salmonidae, Salmoniformes) Норильских озёр / Е. Д. Медведева, В. А. Максимов //Вопросы ихтиологии. – 1977. Т. 16. – №. 6. – 992-1008.
25. Сущик Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) / Н. Н. Сущик //Журнал общей биологии. – 2008. Т. 69. – №. 4. – 299-316.
- 26.
27. Abedi E. Long- chain polyunsaturated fatty acid sources and evaluation of their nutritional and functional properties / E. Abedi, M. A. Sahari //Food science & nutrition. – 2014. Т. 2. – №. 5. – 443-463.
28. Ahlgren G. Fatty acid ratios in freshwater fish, zooplankton and zoobenthos– are there specific optima? / G. Ahlgren, T. Vrede, W. Goedkoop //Lipids in aquatic ecosystems. – Springer, New York, NY, 2009. – 147-178.
29. 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. Т. 58. – №. 1. – 122-137.
30. Baumann H. Reconstruction of environmental histories to investigate patterns of larval radiated shanny (*Ulvaria subbifurcata*) growth and selective survival in a large bay of Newfoundland/ H. Baumann, P. Pepin, F. J. Davidson, F. Mowbray, D. Schnack, J. F. Dower, J. F. //ICES Journal of Marine Science. – 2003. Т. 60. – №. 2. – 243-258.
31. Begg G. A. An holistic approach to fish stock identification / G. A. Begg, J. R. Waldman //Fisheries research. – 1999. Т. 43. – №. 1-3. – 35-44.

32. Brett M. T. Daphnia fatty acid composition reflects that of their diet / M. T. Brett, D. C. Muller-Navarra, A. P. Ballantyne, J. L. Ravet, C. R. Goldman // *Limnology and Oceanography*. – 2006. V. 51. – 2428-2437.
33. Campana S. E. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods / S. E. Campana // *Journal of fish biology*. – 2001. T. 59. – №. 2. – 197-242.
34. Gladyshev M. I. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? / M. I. Gladyshev, O. V. Kolmakova, A. P. Tolomeev, O. V. Anishchenko, O. N. Makhutova, A. A. Kolmakova, N. N. Sushchik // *Limnology and Oceanography*. – 2015. T. 60. – №. 4. – 1314-1331.
35. 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. T. 28. – №. 2. – 277-299.
36. Gladyshev M. I. Comparison of polyunsaturated fatty acids content in fillets 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. T. 77. – №. 12. – 1307-C1310.
37. Gonzalez M. J. Size related changes in sagitta otoliths of *Australoheros facetus* (Pisces; Cichlidae) from South America / M. J. Gonzalez, A. Tombari, A. Volpedo, S. E. Gomez // *Journal of Applied Ichthyology*. – 2012. T. 28. – №. 5. – 752-755.
38. Huynh M. D. Evaluating nutritional quality of Pacific fish species from fatty acid signatures / M. D. Huynh, D. D. Kitts // *Food Chemistry*. – 2009. T. 114. – №. 3. – 912-918.

39. Kerr L. A. Chemical composition of fish hard parts as a natural marker of fish stocks / L. A. Kerr, S. E. Campana // Stock identification methods. – Academic Press, 2014. – 205-234.
40. Kwategyeka J. Variation in fatty acid composition in muscle and heart tissues among species and populations of tropical fish in Lakes Victoria and Kyoga / J. Kwategyeka, G. Mpango, O. Grahl- Nielsen // Lipids. – 2008. T. 43. – №. 11. – 1017-1029.
41. Leveille J. C. Fatty acids as specific algal markers in a natural lacustrine phytoplankton / J. C. Leveille, C. Amblard, G. Bourdier // Journal of Plankton Research. – 1997. V. 19, №. 4. – 469-490
42. Morat, F. What can otolith examination tell us about the level of perturbations of Salmonid fish from the Kerguelen Islands? / F. Morat, S. Batoulle, M. Robert, A. F. Thailly, S. Biagianti- Risbourg, R. Lecomte- Finiger // Ecology of Freshwater Fish. – 2008. T. 17. – №. 4. – 617-627.
43. Napolitano, G. E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // Lipids in freshwater ecosystems / eds. M.T. Arts, B.C. Wainman. – New York: Springer, 1999. – 21-44.
44. Nemova, N. N. Comparative characteristics of the lipid and fatty acid status of eyed-stage atlantic salmon embryos reared in natural and artificial environments / N. N. Nemova, Z. A. Nefedova, S. A. Murzina, A. E. Veselov, P. O. Ripatti // Biology Bulletin. – 2015. T. 42. – №. 6. – 493-499.
45. Steffens W. Effects of variation in essential fatty acids in fish feeds on nutritive value of freshwater fish for humans // Aquaculture. – 1997. T. 151. – №. 1-4. – 97-119.
46. Sushchik N. N. Comparison of fatty acid contents in major lipid classes of seven salmonid species from Siberian Arctic Lakes / N. N. Sushchik, O. N. Makhutova, A. E. Rudchenko, L. A. Glushchenko, S. P. Shulepina, A. A. Kolmakova, M. I. Gladyshev // Biomolecules. – 2020. T. 10. – №. 3. – 419.

47. 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: Biochemistry and Molecular Biology. – 2006. T. 145. – №. 3-4. – 278-287.
48. 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 Chem. – 2007 – V. 104 –1353–1358.
49. 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. T. 96. – 156-166.
50. Taylor E. B. Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy, and conservation //Reviews in Fish Biology and Fisheries. – 1999. T. 9. – №. 4. – 299-324.
51. Tocher D. R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish //Aquaculture research. – 2010. T. 41. – №. 5. – 717-732.
52. Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish //Reviews in fisheries science. – 2003. T. 11. – №. 2. – 107-184.
53. Vasconi M. Fatty acid composition of freshwater wild fish in subalpine lakes: a comparative study / M. Vasconi, F. Caprino, F. Bellagamba, M. L. Busatto, C. Bernardi, C. Puzzi, V. M. Morati //Lipids. – 2015. T. 50. – №. 3. – 283-302.
54. Wijekoon M. P. A. Effect of dietary substitution of fish oil with flaxseed or sunflower oil on muscle fatty acid composition in juvenile steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) reared at varying temperatures / M. P. A. Wijekoon, C. C. Parrish, A. Mansour //Aquaculture. – 2014. T. 433. – 74-81.
55. Xie S. Growth and morphological development of sagittal otoliths of larval and early juvenile *Trachurus japonicas* / S. Xie, Y. Watanabe, T. Saruwatari, R.

Masuda, Y. Yamashita, C. Sassa, Y. Konishi // Journal of Fish Biology. – 2005.
– 66. – 1704-1719.

Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт

Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

подпись инициалы, фамилия

« ____ » _____ 20 __ г

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

06.03.01 - Биология

Состав и содержание жирных кислот в гольцах
р. *Salvelinus* из оз. Собачье и оз. Кета.

Тема

Руководитель


подпись, дата

доцент, к.б.н.
должность, ученая степень

И. В. Зуев
инициалы, фамилия

Руководитель


подпись, дата

доцент, к.б.н.
должность, ученая степень

А. Е. Рудченко
инициалы, фамилия

Выпускник


подпись, дата

В. А Карпов
инициалы, фамилия

Красноярск, 2021