

УДК 577.115.3.597.552.3.597.54

СОДЕРЖАНИЕ ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В МЫШЦАХ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Ю. Ю. Дгебуадзе^{1, 2, *}, Н. Н. Сущик^{3, 4},
Ю. В. Герасимов⁵, Ю. И. Соломатин⁵, М. И. Гладышев^{3, 4}

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Московский государственный университет, Москва, Россия

³Институт биофизики Федерального исследовательского центра
“Красноярский научный центр” СО РАН – ИБФ СО РАН, Красноярск, Россия

⁴Сибирский федеральный университет – СФУ, Красноярск, Россия

⁵Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН,
пос. Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: yudgeb@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.

После доработки 29.04.2022 г.

Принята к публикации 05.05.2022 г.

Исследование биохимического состава двух видов рыб – корюшки *Osmerus eperlanus* и черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris*, последовательно вселившихся и натурализовавшихся в Рыбинском водохранилище во второй половине XX века, показало существенные различия в содержании в их мышцах жирных кислот. Установлено, что в мышечной ткани тюльки суммарное содержание эйкозапентаеновой (20:5n-3) и докозагексаеновой (22:6n-3) полиненасыщенных жирных кислот почти в четыре раза выше, чем у корюшки. Учитывая, что корюшка и тюлька по своим экоморфологическим параметрам схожи и не имеют существенных различий в составе потребляемых пищевых организмов в Рыбинском водохранилище, очевидно, что наблюдаемые различия в содержании вышеупомянутых кислот обусловлены прежде всего наследственной составляющей. Полученные данные по составу жирных кислот вселенцев показали, что замена одного чужеродного вида на другой (корюшки на тюльку) существенно изменила качество продукции важного звена трофической сети водохранилища.

Ключевые слова: корюшка *Osmerus eperlanus*, тюлька *Clupeonella cultriventris*, чужеродные виды, полиненасыщенные жирные кислоты, Рыбинское водохранилище.

DOI: 10.31857/S0042875223010058, **EDN:** СУХКОJ

Со второй половины прошлого века биологические инвазии чужеродных видов стали глобальной проблемой человечества. При этом постоянно и повсеместно наблюдается интенсификация инвазионного процесса, растёт и его воздействие на аборигенные виды и экосистемы.

Основными причинами интенсификации инвазионного процесса являются климатические изменения и антропогенные воздействия. Так, в случае климатических флуктуаций в крупных речных бассейнах Евразии за последние 50 лет наблюдалось по крайней мере два последовательных изменения направления инвазий гидробионтов: в начале с севера на юг, а затем с юга на север (Slynko et al., 2002; Слынько и др., 2010; Попов, 2012). Одним из таких случаев является инвазия рыб в водоёмы северного европейского инвазионного коридора –

водохранилища бассейна Волги. Здесь после строительства каналов и водохранилищ (образования лентических экосистем) во второй половине XX в. наблюдалась инвазия с севера на юг двух пелагических озёрных видов – корюшки *Osmerus eperlanus* и ряпушки *Coregonus albula*, которые уже к концу 1970-х гг. достигли Саратовского и Волгоградского водохранилищ, сформировав (особенно в Рыбинском водохранилище) крупные самовоспроизводящиеся популяции (Яковлев и др., 2001). К началу XXI в. численность этих видов резко упала, и их в пелагиали заменил южный вселенец – черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris*, что было наглядно показано на примере Рыбинского водохранилища (Dgebuadze et al., 2008; Слынько, Кияшко, 2012; Кияшко и др., 2012) (рис. 1).

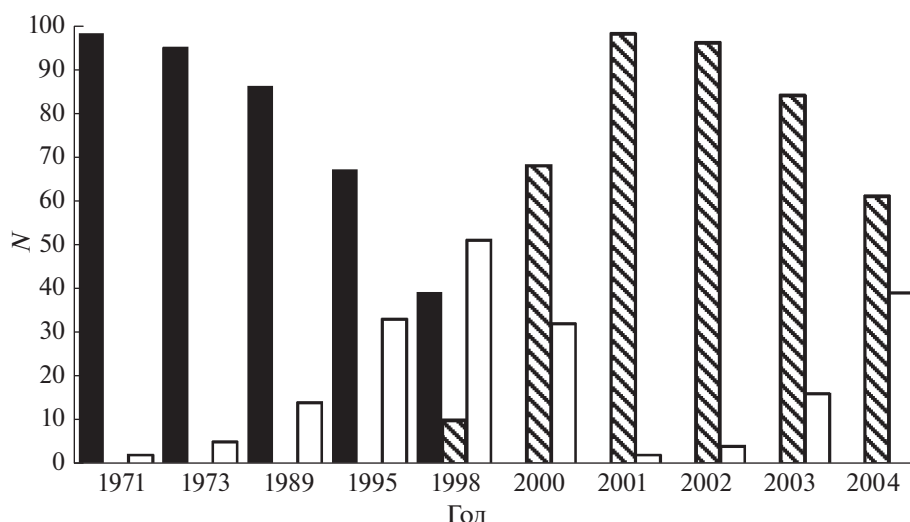


Рис. 1. Динамика рыбного населения (N , % общей биомассы) пелагиали Рыбинского водохранилища в конце XX—начале XXI вв., по данным контрольных уловов пелагическим тралом Института биологии внутренних вод РАН (по: Dgebuadze et al., 2008): (■) — корюшка *Osmerus eperlanus*, (▨) — туюлька *Clupeonella cultriventris*, (□) — прочие виды.

В настоящее время наука накопила большой объём знаний по изменению видами-вселенцами местообитаний, разнообразия и трофических сетей экосистем. В частности, с применением подходов продукционной гидробиологии показано, что вселение нового вида может или приводить к перестройке пищевых сетей (изменение направления потока вещества и энергии), или к тому, что вселенец безболезненно вписывается в новую для себя экосистему, выполняя роль аборигенного вида из той же функциональной группы (Crooks, 2002; Rodriguez, 2006; Gribben et al., 2013; Tassin, Kull, 2015). Гораздо меньше внимания уделено последствиям инвазий, связанных с непрямыми взаимодействиями, в частности с качественными биохимическими характеристиками видов-вселенцев. Такие взаимодействия могут оказывать существенное влияние не только на экосистему-реципиента, но и на смежные экосистемы.

В связи с этим представляет интерес рассмотреть ситуации, когда один вид-вселенец заменяет в пищевой сети аборигенного вида или другого вселенца того же трофического уровня, но они имеют качественные биохимические различия. Одним из таких различий является содержание в организмах этих видов важных в физиолого-биохимическом отношении веществ, в частности полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) семейства омега-3 ($n-3$), а именно эйкозапентаеновой (20:5 $n-3$, ЭПК) и докозагексаеновой (22:6 $n-3$, ДГК) кислот.

ЭПК и ДГК являются необходимыми компонентами питания многих позвоночных животных, включая рыб, а также человека. ЭПК является биохимическим предшественником синтеза эндогормонов (липидных медиаторов), а именно про-

стагландинов, тромбоксанов и лейкотриенов, которые регулируют воспалительные и аллергические реакции, болевой синдром и состояние сердечно-сосудистой системы. ДГК регулирует синтез эндогормонов, а также является основным компонентом фосфолипидов клеточных мембран нервных тканей, включая кору головного мозга и сетчатку глаз (SanGiovanni, Chew, 2005; McNamara, Carlson, 2006; Adkins, Kelley, 2010; Wall et al., 2010; Norris, Dennis, 2012; Calder, 2018). Таким образом, необходимое потребление ЭПК и ДГК с пищей ~1 г на человека в сутки обеспечивает предотвращение сердечно-сосудистых заболеваний и нервных расстройств (Plourde, Cunane, 2007; Harris et al., 2009; Kris-Etherton et al., 2009; Phang et al., 2011; Casula et al., 2013; Nagasaka et al., 2014; Calder, 2018; Bernasconi et al., 2021). Основным пищевым источником ЭПК и ДГК для человека является рыба (Robert, 2006; Adkins, Kelley, 2010; Tacon, Metian, 2013; Gladyshev et al., 2013, 2015b; Tocher et al., 2019).

Как известно, далеко не все виды рыб могут служить реальным пищевым источником ПНЖК, поскольку многие из них содержат слишком мало этих биологически активных веществ в съедобной биомассе (Kwetegyeka et al., 2008; Gladyshev, Sushchik, 2019). Действительно, содержание ПНЖК в мышечной ткани разных видов рыб может различаться более чем в 200 раз, и причины столь большой вариативности могут быть разными (Gladyshev et al., 2013, 2018). Считается, что содержание ЭПК и ДГК в рыбах контролируется генетическими (принадлежностью к разным таксонам) и экологическими факторами, включая характер питания (Ahlgren et al., 2009; Tacon, Metian, 2013;

Vasconi et al., 2015; Gladyshev et al., 2018). Что касается различий в содержании ПНЖК, вызванных разной таксономической принадлежностью, у упомянутых выше чужеродных видов, корюшки и тюльки, то сведений об их жирнокислотном составе в литературе обнаружить не удалось. Однако имеются данные о существенных различиях в содержании ЭПК и ДГК у других представителей семейств, к которым они относятся: *Osmeridae* (корюшка) и *Clupeidae* (тюлька) (Gladyshev et al., 2018).

Цель работы – сравнить состав (% общей суммы) и содержание (мг/г сырой массы) жирных кислот (ЖК) в мышечной ткани видов-вселенцев, обитающих в Рыбинском водохранилище – черноморско-каспийской тюльки и корюшки, а также рассчитать накопление ПНЖК (суммы ЭПК и ДГК), которые потенциально могут быть извлечены с продукцией пелагических рыб водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отбор проб

Материал собран в Рыбинском водохранилище (верховья р. Волга). Отлов рыб производили пелагическим тралом (вертикальное раскрытие при тралении 1.5 м, горизонтальное – 12 м, ячея в кутке 5 мм). Пробы взяты у 20 экз. черноморско-каспийской тюльки 19.10.2019 г. и у 12 экз. корюшки (октябрь 2020 г.). Методы полевого сбора образцов мышечной ткани рыб, пробоподготовки и выполнения хроматографического анализа состава жирных кислот подробно описаны ранее (Gladyshev et al., 2020). Для биохимического анализа брали высечки мышечной ткани массой 0.7–2.0 г под спинным плавником у каждого экземпляра рыб. Высечки помещали в смесь хлороформ : метанол (2 : 1 по объёму, 2–3 мл) и хранили при температуре -20°C . Пробы в термоизолированных контейнерах с хладагентом доставляли в лабораторию в течение 1–2 недель и анализировали в течение 3 мес.

Анализ жирных кислот

Экстракцию липидной фракции из мышц рыб проводили смесью хлороформа и метанола в соотношении 2 : 1, подробно методика описана ранее (Gladyshev et al., 2020). Кратко: экстрагирование проводили трижды из сырой массы, порциями смеси хлороформа и метанола по 5–7 мл, с одновременной механической гомогенизацией со стеклянными бусинами. Порции экстрагирующей смеси объединяли и фильтровали через слой безводного Na_2SO_4 , далее удаляли растворители на роторно-вакуумном испарителе. Липиды растворяли в 0.8 мл метанольного раствора NaOH концентрацией 8 г/л и помещали на 10 мин на водяную баню при 90°C , далее липиды этерифицировали при добавлении избытка 3%-ного раствора H_2SO_4 в течение

12 мин при той же температуре. Полученные метиловые эфиры жирных кислот (МЭЖК) экстрагировали из смеси дважды порциями гексана по 2.5 мл и промывали дважды 5 мл насыщенного раствора NaCl . Гексановый раствор, содержащий МЭЖК, осушали пропусканием через слой безводного Na_2SO_4 , гексан выпаривали на роторно-вакуумном испарителе. Перед хроматографическим анализом МЭЖК вновь растворяли в малом объёме гексана.

Анализ МЭЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, “Agilent Technologies”, США). Для анализа применяли несущий газ – гелий, ввод с делением потока, капиллярную колонку HP-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0.25 мм. Использовали следующий температурный режим: изотермально 120°C в течение 3 мин, подъём до 180°C со скоростью $5^{\circ}\text{C}/\text{мин}$ и удерживание в течение 10 мин, второй подъём до 220°C со скоростью $3^{\circ}\text{C}/\text{мин}$ и 5 мин изотермально, финальный подъём до 230°C со скоростью $10^{\circ}\text{C}/\text{мин}$ и удерживание 30 мин, температура узла ввода и интерфейса 230°C ; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45–500 атомных единиц. Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли по полученным масс-спектрам сравнению их с имеющимися в базе данных NIST-2005 (“Agilent Technologies”, США), а также сравнением времён удерживания с таковыми стандартов (“Supelco”, США). Количественное содержание жирных кислот в образцах определяли по величине пика внутреннего стандарта, метилового эфира нонадекановой кислоты 19 : 0 (“Sigma-Aldrich”, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Расчёт продукции рыб и накопления ПНЖК

Расчёт продукции рассматриваемых видов (F , $\text{г м}^{-3} \text{год}^{-1}$) как для пелагических рыб-планктофагов проводили на основе данных литературы по продукции кормовых организмов зоопланктона за вегетационный период (Лазарева, Соколова, 2015) по общепринятой формуле¹: $F = P(1/k_2)k_3$, где P – продукция зоопланктона ($\text{г м}^{-3} \text{год}^{-1}$); k_2 – кормовой коэффициент; k_3 – показатель исполь-

¹ Методика определения последствий негативного воздействия при строительстве, реконструкции, капитальном ремонте объектов капитального строительства, внедрении новых технологических процессов и осуществлении иной деятельности на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания и разработки мероприятий по устранению последствий негативного воздействия на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания, направленных на восстановление их нарушенного состояния. Утверждена Приказом Росрыболовства от 06 мая 2020 г. № 238 (<https://legalacts.ru/doc/prikaz-rosrybolovstva-ot-06052020-n-238-ob-utverzhdenii-metodiki/>).

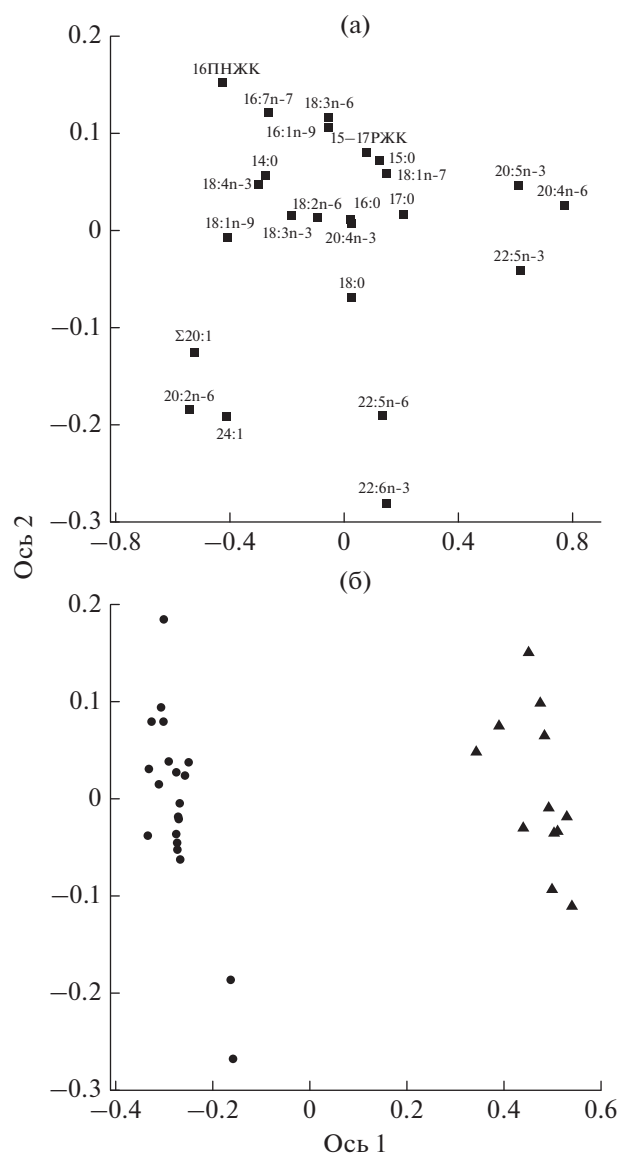


Рис. 2. Результаты канонического многомерного корреспондентного анализа уровней жирных кислот в биомассе (мышечной ткани) тюльки *Clupeonella cultriventris* и корюшки *Osmerus eperlanus* из Рыбинского водохранилища: а – жирные кислоты, б – рыбы: (●) – тюлька, (▲) – корюшка. Доля объяснённой дисперсии (инерции) по оси 1 – 89.3, по оси 2 – 5.3%; $\chi^2 = 458.3$, число степеней свободы – 713. РЖК – разветвлённые, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты.

зования кормовой базы рыбами. Численные значения k_2 и k_3 для Рыбинского водохранилища² составляют соответственно 8.00 и 0.45.

Расчёт накопления ПНЖК в биомассе рыб (E , $\text{мг м}^{-3} \text{год}^{-1}$) проводили по формуле: $E = F(C_{\text{кор.}}N_{\text{кор.}} + C_{\text{тюл.}}N_{\text{тюл.}} + C_{\text{проч.}}N_{\text{проч.}})$, где $C_{\text{кор.}}$,

² Там же.

$C_{\text{тюл.}}$ и $C_{\text{проч.}}$ – содержание ПНЖК (суммы ЭПК + ДГК, мг г^{-1} сырой массы соответственно в корюшке, тюльке и прочих пелагических рыбах Рыбинского водохранилища); $N_{\text{кор.}}$, $N_{\text{тюл.}}$ и $N_{\text{проч.}}$ – доля соответственно корюшки, тюльки и прочих рыб в биомассе пелагических рыб Рыбинского водохранилища. Численные значения $C_{\text{кор.}}$ и $C_{\text{тюл.}}$ определяли в настоящей работе, значение $C_{\text{проч.}}$ (2.8 мг г^{-1}) взято из данных литературы как среднее для рыб отрядов Cypriniformes и Perciformes (Гладышев, 2021), поскольку представители этих отрядов составляли основную массу “прочих” рыб в период (1971–2004 гг.), для которого проводили расчёты (Dgebuadze et al., 2008). Численные значения $N_{\text{кор.}}$, $N_{\text{тюл.}}$ и $N_{\text{проч.}}$ для 1971–2004 гг. были взяты из литературных данных (Dgebuadze et al., 2008) (рис. 1).

Статистическая обработка

Критерий Колмогорова–Смирнова применяли для проверки нормальности распределения, критерий Стьюдента – для сравнения значений средних в независимых выборках. Канонический многомерный корреспондентный анализ (Legendre P., Legendre L., 1998) применяли для сравнения состава жирных кислот. Расчёты и визуализацию данных проводили с использованием программного пакета STATISTICA 9.0 (StatSoft, Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты анализа показали существенные различия состава жирных кислот в мышечных тканях тюльки и корюшки (рис. 2). По оси 1, отображающей основную долю дисперсии в многомерном пространстве между 24 ЖК, наибольшие различия прослеживаются между минорными кислотами 20:2n-6 и $\Sigma 20:1$, с одной стороны, и 20:4n-6 – с другой. Также достоверно различались уровни кислот, дающих значительный вклад в общую сумму ЖК, а именно 16:1n-7, 18:1n-9, 18:3n-3, 18:4n-3 и 20:5n-3 (таблица). Сумма ЖК у тюльки была достоверно выше, чем у корюшки (таблица). Содержание ЭПК + ДГК в мышцах тюльки было достоверно выше по критерию Стьюдента ($p < 0.001$), чем таковое у корюшки (7.67 ± 0.46 против $1.99 \pm 0.15 \text{ мг г}^{-1}$). Таким образом, для расчётов накопления ПНЖК в биомассе рыб были определены следующие величины: $C_{\text{тюл.}} = 7.67 \text{ мг г}^{-1}$ и $C_{\text{кор.}} = 1.99 \text{ мг г}^{-1}$.

Продукция рыб пелагиали водохранилища претерпевала двукратные изменения в 1970–1980-е гг. и оставалась почти неизменной в 1995–2004 гг. В то же время накопление ПНЖК в биомассе рыб в 2000-е гг. увеличилось почти в два раза по сравнению с предшествующим периодом (рис. 3).

Значения ($M \pm m$) уровня (% общей суммы) и сумма (мг/г сырой массы) жирных кислот в мышечной ткани тюльки *Clupeonella cultriventris* ($n = 20$) и корюшки *Osmerus eperlanus* ($n = 12$) из Рыбинского водохранилища, и достоверность различий средних (p) по критерию Стьюдента

Жирная кислота	Тюлька	Корюшка	p
14:0	2.61 ± 0.09	1.35 ± 0.06	<0.01
15:0	0.40 ± 0.01	0.51 ± 0.01	<0.01
16:0	19.79 ± 0.34	20.20 ± 0.42	>0.05
16:1n-9	0.52 ± 0.02	0.46 ± 0.03	>0.05
16:1n-7	6.49 ± 0.26	3.52 ± 0.20	<0.01
15-17РЖК*	1.47 ± 0.04	1.69 ± 0.06	<0.01
16ПНЖК**	1.16 ± 0.07	0.39 ± 0.04	<0.01
17:0	0.53 ± 0.01	0.78 ± 0.02	<0.01
18:0	4.06 ± 0.17	4.11 ± 0.12	>0.05
18:1n-9	31.88 ± 0.56	11.17 ± 0.31	<0.01
18:1n-7	3.73 ± 0.08	4.99 ± 0.15	<0.01
18:2n-6	1.60 ± 0.04	1.28 ± 0.03	<0.01
18:3n-6	0.16 ± 0.01	0.15 ± 0.01	>0.05
18:3n-3	4.09 ± 0.10	2.68 ± 0.11	<0.01
18:4n-3	2.50 ± 0.08	1.24 ± 0.08	<0.01
$\Sigma 20:1$	0.35 ± 0.01	0.07 ± 0.02	<0.01
20:2n-6	0.13 ± 0.01	0.02 ± 0.01	<0.01
20:4n-6	1.38 ± 0.04	6.57 ± 0.18	<0.01
20:4n-3	0.43 ± 0.01	0.43 ± 0.02	>0.05
20:5n-3	7.33 ± 0.15	23.93 ± 0.53	<0.01
22:5n-6	0.71 ± 0.04	0.87 ± 0.06	<0.05
22:5n-3	0.39 ± 0.02	1.28 ± 0.07	<0.01
22:6n-3	5.99 ± 0.49	7.38 ± 0.50	>0.05
24:1	0.29 ± 0.02	0.10 ± 0.02	<0.01
Сумма жирных кислот	60.3 ± 4.70	6.3 ± 0.50	<0.01

Примечание. $M \pm m$ – среднее значение и его ошибка, n – число проб, * разветвлённые жирные кислоты, ** полиненасыщенные жирные кислоты.

ОБСУЖДЕНИЕ

Корюшка вселилась в Рыбинское водохранилище в начале 1940-х годов, в самом начале формирования водохранилища (Поддубный, 1971), и быстро образовала многочисленную популяцию, численность которой стала снижаться лишь к концу 1990-х годов, что связывают с глобальным потеплением (Герасимов, Иванова, 2015). Тюлька впервые была обнаружена в Рыбинском водохранилище в 1993 г. и уже к началу 2000-х стала доминировать по численности в рыбном населении пелагиали водоёма (рис. 1). Численность обоих видов на протяжении всех лет после вселения сильно флуктуировала, но тюлька с конца 1990-х гг. сохраняет своё доминирование (Герасимов, Карabanов, 2015).

Оба вида обитают в пелагиали и являются планктофагами. Однако на основе данных о содер-

жании и соотношении жирных кислот можно предполагать, что они различаются по спектрам питания. Действительно, в биомассе тюльки обнаружены достоверно более высокие уровни жирных кислот $\Sigma 20:1$, которые присутствуют в sestоне Рыбинского водохранилища и могут рассматриваться как маркеры планктонных копепод (Махутова и др., 2008). Также в биомассе тюльки зарегистрированы достоверно более высокие уровни 18:3n-3, маркера зелёных водорослей и цианобактерий, и 18:4n-3, маркера хризофитовых и криптофитовых водорослей (Ahlgren et al., 1992; Desvillettes et al., 1997). Напротив, в биомассе корюшки отмечен достоверно более высокий уровень арахидоновой кислоты 20:4n-6, которая рассматривается как маркер аллохтонного органического вещества наземного происхождения (Gladyshev et al., 2015a).

В биомассе корюшки обнаружено также более высокое процентное содержание ЭПК, часто

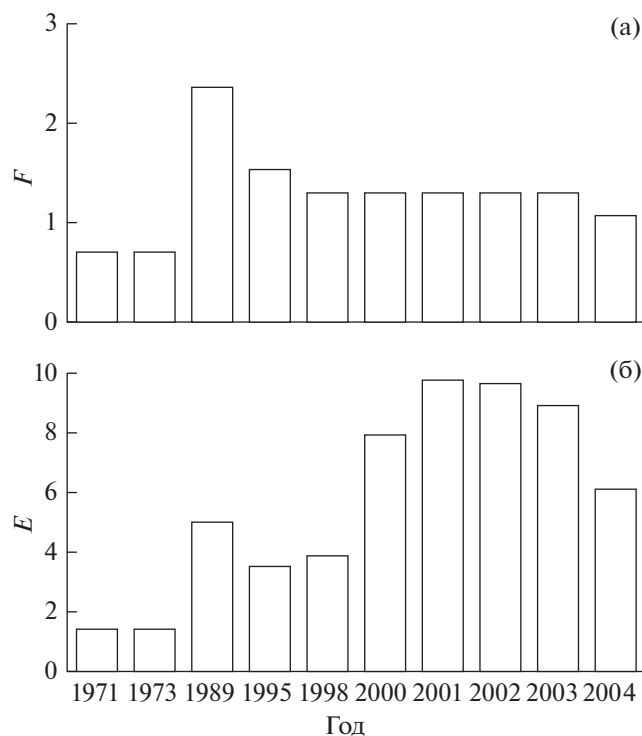


Рис. 3. Динамика продукции (F , г м⁻³ год⁻¹) рыбного населения пелагиали Рыбинского водохранилища (а) и накопление (E , мг м⁻³ год⁻¹) в биомассе рыб полиненасыщенных жирных кислот (ЭПК + ДГК) (б) в конце XX—начале XXI вв.

рассматриваемой как маркер диатомей (Dijkman, Kromkamp, 2006). Однако, во-первых, высокий уровень ЭПК в мышцах корюшки сопровождался относительно низкими величинами 16:1n7, 16ПНЖК, 14:0, также являющихся маркерами диатомовых водорослей (Dijkman, Kromkamp, 2006); во-вторых, важно отметить, что сумма ЖК тюльки, отражающая благоприятность пищевых условий (Ahlgren et al., 1996), была почти на порядок выше, чем у корюшки (таблица). Именно в связи с низким содержанием общих ЖК, несмотря на высокий процентный уровень ЭПК, её содержание (мг г⁻¹ сырой массы) в биомассе корюшки было достоверно ниже, чем у тюльки.

Вероятно, у корюшки при низком уровне суммы ЖК большинство ЖК использовались для получения энергии через процесс β -окисления, тогда как физиологически важная ЭПК сохранялась в фосфолипидах клеточных мембран и её доля (% суммы ЖК) соответственно увеличивалась. Более благоприятные пищевые условия для тюльки также подтверждаются достоверно более высоким уровнем в составе её ЖК олеиновой кислоты 18:1n-9 (таблица). Известно, что олеиновая кислота наиболее интенсивно используется для катаболизма среди прочих ЖК, являясь характерной составляющей запасных липидов (Tocher,

2003). Так, показана важная роль олеиновой кислоты в качестве энергетического топлива мышечных тканей рыб при плавании (McKenzie et al., 1998).

Таким образом, согласно анализу маркерных ЖК, в основании трофической цепи тюльки находятся цианобактерии, зелёные, криптофитовые и хризифитовые водоросли, утилизируемые в значительной степени через копепод, тогда как в трофической цепи корюшки в сравнительно большей степени присутствует аллохтонное органическое вещество.

В отличие от анализа маркерных ЖК, отражающих ассимилированную пищу, исследования спектров питания тюльки и корюшки классическими методами (анализ содержания пищевого тракта, то есть не ассимилированной, а проглоченной пищи) показали, что по основным объектам питания эти виды в Рыбинском водохранилище практически не отличаются. Основу питания корюшки в летний период до 1970-х годов составляли *Bosmina* sp., *Leptodora kindtii*, *Daphnia* sp., *Bythotrephes longimanus*; весной в питании корюшки отмечены веслоногие рачки (Copepoda) и личинки хирономид (Chironomidae). Крупные особи старших возрастов (которые практически исчезли с 1970-х гг.) потребляли личинок и молодь рыб, включая особей своего вида (Иванова, 1982; Герасимов, Иванова, 2015). С 2000 по 2009 гг. состав пищи тюльки оставался почти неизменным. Основную пищу составляли кладоцеры (Cladocera: *Bosmina* sp., *Daphnia* sp., *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*), второстепенную — копеподы (*Heteros cope* sp., *Eudiaptomus* sp. и массовые виды Cyclopoidea) (Кияшко и др., 2012). Таким образом, согласно визуальному анализу содержимого пищевого тракта, существенных различий в питании корюшки и тюльки в Рыбинском водохранилище не отмечено. Очевидно, что в связи с имеющимися расхождениями в оценке спектры питания тюльки и корюшки в Рыбинском водохранилище требуют дальнейшего изучения.

Мы впервые измерили содержание суммы ЭПК + ДГК (мг г⁻¹) в мышечной ткани (съедобной биомассе) двух видов (*C. cultriventris* и *O. eperlanus*) и установили, что содержание этих ПНЖК в биомассе тюльки почти в четыре раза выше, чем таковое корюшки. Как было отмечено выше, согласно данным мета-анализа (Gladyshev et al., 2018), на содержание ЭПК и ДГК в биомассе рыб наибольшее влияние оказывают филогенетические (принадлежность к определенной таксономической группе) факторы, тогда как экоморфологические имеют лишь второстепенное значение. Учитывая, что корюшка и тюлька по своим экоморфологическим параметрам довольно схожи — мелкие пелагические рыбы, питающиеся в основном планктоном, — очевидно, что наблюдаемые различия в содержании ЭПК и ДГК обусловлены

прежде всего наследственной составляющей, что подтверждает выводы проведённого ранее мета-анализа. Следует также отметить, что у исследованных ранее близких видов представителей семейств, к которым принадлежат тюлька и корюшка, также имелись различия в содержании ЭПК + ДГК, совпадающие с тенденцией, установленной в нашей работе: для восточной сельди *Clupea harengus pallasii* опубликованы значения 4.68–16.8 мг г⁻¹ (Gladyshev et al., 2007; Huynh, Kitts, 2009), тогда как для азиатской корюшки *Osmeterus mordax* указано более низкое значение – 4.21 мг г⁻¹ (Cladis et al., 2014).

Неоднократно было отмечено, что создание водохранилищ ведёт к образованию новых местообитаний, в частности пелагиали, и формирование их сообществ часто не обеспечивается животным населением рек, на которых был создан водоём (Fernando, Holčík, 1982; Слынько, Кияшко, 2012). В данном случае появление видов-вселенцев выполняет важную роль для создания полноценной лентической системы на базе лотической (Кудерский, 1974). В случае Рыбинского водохранилища инвазии чужеродных видов в пелагиаль водоёма не привели к серьёзным деструктивным последствиям для аборигенных видов и экосистемы в целом даже при существенном доминировании вселенцев, вначале корюшки, а затем тюльки. Полученные данные по составу жирных кислот вселенцев показали, что замена одного чужеродного вида на другой (корюшки на тюльку) существенно изменило и качество продукции важного звена трофической сети водохранилища. Совершенно очевидно, что необходимо проведение работ по изучению влияния этих изменений на другие организмы водных и околотовных экосистем, в частности на потребителей тюльки.

В последние десятилетия при оценке биологической продукции водных экосистем, включая продукцию рыб, обращают внимание не только на её количество, но и на качество (Taipale et al., 2016; Gladyshev, 2018). Главным индикатором качества рыб является содержание в них ЭПК и ДГК (Taipale et al., 2016; Gladyshev, Sushchik, 2019). Разумеется, рыба, наряду с ПНЖК, является для человека источником и других ценных питательных веществ: белков (аминокислот), микроэлементов и витаминов. Однако вклад рыбы как источника белка в общее потребление растительных и животных белков человеком составляет всего лишь 6% (Tacon, Metian, 2013), тогда как доля рыбного ЭПК + ДГК в глобальном пищевом потреблении превышает 97% (Gladyshev et al., 2015b). Следовательно, качество рыбной продукции необходимо оценивать по содержанию в ней ПНЖК. С этой точки зрения тюлька является более ценным для питания человека объектом, чем корюшка.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”. Работа поддержана средствами государственного бюджета по государственным заданиям ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076, ИБФ СО РАН № FWES-2021-0019 и СФУ № FSRG-2020-0019.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П. 2015. Черноморско-каспийская тюлька // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 146–156.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н. 2015. Корюшка // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань. С. 169–183.
- Гладышев М.И. 2018. Качество и количество добываемой биологической продукции водоёмов при разной концентрации фосфора // ДАН. Т. 478. № 1. С. 100–102. <https://doi.org/10.7868/S0869565218010206>
- Гладышев М.И. 2021. Наземные источники полиненасыщенных жирных кислот для аквакультуры // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 4. С. 471–485. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030048>
- Иванова М.Н. 1982. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск: Изд-во ИБВВ АН СССР, 145 с.
- Кияшко В.И., Карабанов Д.П., Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. 2012. Становление и развитие популяции черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) в Рыбинском водохранилище // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 571–580.
- Кудерский Л.А. 1974. О путях развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах (озера, водохранилища, реки) // Изв. ГосНИОРХ. Т. 87. С. 94–120.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2015. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутр. вод. № 3. С. 30–38. <https://doi.org/10.7868/S0320965215030092>
- Махутова О.Н., Пряничникова Е.Г., Гладышев М.И., Сушиц Н.Н. 2008. Сезонная динамика спектра питания *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в Рыбинском водохранилище // ДАН. Т. 423. № 5. С. 710–713.
- Поддубный А.Г. 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 312 с.
- Попов П.А. 2012. Характеристика ихтиоценозов водохранилищ Сибири // География и природные ресурсы. № 3. С. 77–84.
- Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2012. Анализ эффективности инвазий пелагических видов рыб в водохранилищах Волги // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 73–87.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Христов О.А. 2010. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах крупнейших рек понто-каспийского бассейна: состав, векторы, инвазионные пути и темпы // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 74–89.

- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. 2001. Аннотированный каталог круглоротых и рыб водоемов бассейна Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. С. 52–69.
- Adkins Y., Kelley D.S. 2010. Mechanisms underlying the cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids // J. Nutr. Biochem. V. 21. № 9. P. 781–792. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2009.12.004>
- Ahlgren G., Gustafsson I.B., Boberg M. 1992. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae // J. Phycol. V. 28. № 1. P. 37–50. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1992.00037.x>
- Ahlgren G., Sonesten L., Boberg M., Gustafsson I.-B. 1996. Fatty acid content of some freshwater fish in lakes of different trophic levels – a bottom-up effect? // Ecol. Freshw. Fish. V. 5. № 1. P. 15–27. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1996.tb00033.x>
- Ahlgren G., Vrede T., Goedkoop W. 2009. Lipids in Aquatic Ecosystems. N.Y.: Springer. P. 147–178. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_7
- Bernasconi A.A., Wiest M.M., Lavie C.J. et al. 2021. Effect of omega-3 dosage on cardiovascular outcomes: an updated meta-analysis and meta-regression of interventional trials // Mayo Clin. Proc. V. 96. № 2. P. 304–313. <https://doi.org/10.1016/j.mayocp.2020.08.034>
- Calder P.C. 2018. Very long-chain n-3 fatty acids and human health: fact, fiction and the future // Proc. Nutr. Soc. V. 77. № 1. P. 52–72. <https://doi.org/10.1017/S0029665117003950>
- Casula M., Soranna D., Catapano A.L., Corrao G. 2013. Long-term effect of high dose omega-3 fatty acid supplementation for secondary prevention of cardiovascular outcomes: A meta-analysis of randomized, double blind, placebo controlled trials // Atheroscler. Suppl. V. 14. № 2. P. 243–251. [https://doi.org/10.1016/S1567-5688\(13\)70005-9](https://doi.org/10.1016/S1567-5688(13)70005-9)
- Cladis D.P., Kleiner A.C., Freiser H.H., Santerre C.R. 2014. Fatty acid profiles of commercially available finfish fillets in the United States // Lipids. V. 49. № 10. P. 1005–1018. <https://doi.org/10.1007/s11745-014-3932-5>
- Crooks J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // Oikos. V. 97. № 2. P. 153–166. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x>
- Desvillettes C., Bourdier G., Amblard C., Barth B. 1997. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae // Freshwat. Biol. V. 38. № 3. P. 629–637. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00241.x>
- Dgebuadze Yu. Yu., Kiyashko V.I., Osipov V.V. 2008. Life-history variation in invasive populations of Caspian Kilka, *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae, Pisces) in the Volga River Basin // Neobiota. V. 7. P. 153–159.
- Dijkman N.A., Kromkamp J.C. 2006. Phospholipid-derived fatty acids as chemotaxonomic markers for phytoplankton: Application for inferring phytoplankton composition // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 324. P. 113–125. <https://doi.org/10.3354/meps324113>
- Fernando C.H., Holčick J. 1982. The nature of fish communities: a factor influencing the fishery potential and yield of tropical lakes and reservoirs // Hydrobiologia. V. 97. № 2. P. 127–140. <https://doi.org/10.1007/BF00011966>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N. 2019. Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: assumptions and challenges // Biomolecules. V. 9. № 9. P. 485. <https://doi.org/10.3390/biom9090485>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Gubanenkov G.A. et al. 2007. Effect of boiling and frying on the content of essential polyunsaturated fatty acids in muscle tissue of four fish species // Food Chem. V. 101. № 4. P. 1694–1700. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.04.029>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. 2013. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // Prostaglandins Other Lipid Mediat. V. 107. P. 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.prostaglandins.2013.03.002>
- Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P. et al. 2015a. Differences in organic matter and bacterioplankton between sections of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? // Limnol. Oceanogr. V. 60. № 4. P. 1314–1331. <https://doi.org/10.1002/lno.10097>
- Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Gubanenkov G.A. et al. 2015b. Livers of terrestrial production animals as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids for humans: an alternative to fish? // Eur. J. Lipid Sci. Technol. V. 117. № 9. P. 1417–1421. <https://doi.org/10.1002/ejlt.201400449>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Tolomeev A.P., Dgebuadze Yu. Yu. 2018. Meta-analysis of factors associated with omega-3 fatty acid contents of wild fish // Rev. Fish Biol. Fish. V. 28. № 2. P. 277–299. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9511-0>
- Gladyshev M.I., Anishchenko O.V., Makhutova O.N. et al. 2020. The benefit-risk analysis of omega-3 polyunsaturated fatty acids and heavy metals in seven smoked fish species from Siberia // J. Food Compos. Anal. V. 90. Article 103489. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2020.103489>
- Gribben P.E., Byers J. E., Wright J.T., Glasby T.M. 2013. Positive versus negative effects of an invasive ecosystem engineer on different components of a marine ecosystem // Oikos. V. 122. № 6. P. 816–824. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20868.x>
- Harris W.S., Mozaffarian D., Lefevre M. et al. 2009. Towards establishing dietary reference intakes for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids // J. Nutr. V. 139. № 4. P. 804S–819S. <https://doi.org/10.3945/jn.108.101329>
- Huynh M.D., Kitts D.D. 2009. Evaluating nutritional quality of pacific fish species from fatty acid signatures // Food Chem. V. 114. № 3. P. 912–918. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.10.038>
- Kris-Etherton P.M., Grieger J.A., Etherton T.D. 2009. Dietary reference intakes for DHA and EPA // Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids. V. 81. № 2–3. P. 99–104. <https://doi.org/10.1016/j.plefa.2009.05.011>
- Kwetegyeka J., Mpango G., Grahl-Nielsen O. 2008. Variation in fatty acid composition in muscle and heart tissues among species and populations of tropical fish in lakes Victoria and Kyoga // Lipids. V. 43. № 11. P. 1017–1029. <https://doi.org/10.1007/s11745-008-3200-7>
- Legendre P., Legendre L. 1998. Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier Science, 853 p.

- McKenzie D.J., Higgs D.A., Dosanjh B.S. et al. 1998. Dietary fatty acid composition influences swimming performance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in seawater // *Fish Physiol. Biochem.* V. 19. № 2. P. 111–122.
<https://doi.org/10.1023/A:1007779619087>
- McNamara R.K., Carlson S.E. 2006. Role of omega-3 fatty acids in brain development and function: Potential implications for the pathogenesis and prevention of psychopathology // *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids.* V. 75. № 4–5. P. 329–349.
<https://doi.org/10.1016/j.plefa.2006.07.010>
- Nagasaka R., Gagnon C., Swist E. et al. 2014. EPA and DHA status of South Asian and white Canadians living in the National Capital Region of Canada // *Lipids.* V. 49. № 10. P. 1057–1069.
<https://doi.org/10.1007/s11745-014-3942-3>
- Norris P.C., Dennis E.A. 2012. Omega-3 fatty acids cause dramatic changes in TLR4 and purinergic eicosanoid signaling // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 109. № 22. P. 8517–8522.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1200189109>
- Phang M., Lazarus S., Wood L.G., Garg M. 2011. Diet and thrombosis risk: nutrients for prevention of thrombotic disease // *Semin. Thromb. Hemost.* V. 37. № 3. P. 199–208.
<https://doi.org/10.1055/s-0031-1273084>
- Plourde M., Cunane S.C. 2007. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: implications for their dietary essentiality and use as supplements // *Appl. Physiol. Nutr. Metab.* V. 32. № 4. P. 619–634.
<https://doi.org/10.1139/H07-034>
- Rodriguez L.F. 2006. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur // *Biol. Invasions.* V. 8. № 4. P. 927–939.
<https://doi.org/10.1007/s10530-005-5103-3>
- Robert S.S. 2006. Production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid-containing oils in transgenic land plants for human and aquaculture nutrition // *Mar. Biotechnol.* V. 8. № 2. P. 103–109.
<https://doi.org/10.1007/s10126-005-5142-x>
- SanGiovanni J.P., Chew E.Y. 2005. The role of omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids in health and disease of the retina // *Prog. Retin. Eye Res.* V. 24. № 1. P. 87–138.
<https://doi.org/10.1016/j.preteyeres.2004.06.002>
- Slynko Y.V., Korneva L.G., Rivier I.K. et al. 2002. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management.* Dordrecht: Springer. P. 399–411.
https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_40
- Tacon A.G.J., Metian M. 2013. Fish matters: importance of aquatic foods in human nutrition and global food supply // *Rev. Fish. Sci.* V. 21. № 1. P. 22–38.
<https://doi.org/10.1080/10641262.2012.753405>
- Taipale S.J., Vuorioc K., Strandberg U. et al. 2016. Lake eutrophication and brownification downgrade availability and transfer of essential fatty acids for human consumption // *Environ. Int.* V. 96. P. 156–166.
<https://doi.org/10.1016/j.envint.2016.08.018>
- Tassin J., Kull C.A. 2015. Facing the broader dimensions of biological invasions // *Land Use Policy.* V. 42. P. 165–169.
<https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2014.07.014>
- Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Rev. Fish. Sci.* V. 11. № 2. P. 107–184.
<https://doi.org/10.1080/713610925>
- Tocher D.R., Betancor M.B., Sprague M. et al. 2019. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids, EPA and DHA: bridging the gap between supply and demand // *Nutrients.* V. 11. № 1. P. 89.
<https://doi.org/10.3390/nu11010089>
- Vasconi M., Caprino F., Bellagamba F. et al. 2015. Fatty acid composition of freshwater wild fish in subalpine lakes: a comparative study // *Lipids.* V. 50. № 3. P. 283–302.
<https://doi.org/10.1007/s11745-014-3978-4>
- Wall R., Ross R.P., Fitzgerald G.F., Stanton C. 2010. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // *Nutr. Rev.* V. 68. № 5. P. 280–289.
<https://doi.org/10.1111/j.1753-4887.2010.00287.x>