

Сравнение жирнокислотного состава кладоцер и копепод из озер разных климатических зон

О. Н. МАХУТОВА¹, М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1,2}, Н. Н. СУЩИК^{1,2}, О. П. ДУБОВСКАЯ^{1,2}, Ж. Ф. БУСЕВА³,
Е. Б. ФЕФИЛОВА⁴, В. П. СЕМЕНЧЕНКО³, Г. С. КАЛАЧЕВА¹, О. Н. КОНОНОВА⁴, М. А. БАТУРИНА⁴

¹ Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50, стр. 50
E-mail: makhutova@ibp.krasn.ru

² Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

³ Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам
220072, Минск, ул. Академическая, 27

⁴ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

Статья поступила 20.11.2013

АННОТАЦИЯ

Изучены состав и содержание жирных кислот (ЖК) кладоцер и копепод из тепловодного и холодноводных озер, расположенных в зоне умеренного климата, а также в горах и в тундре. Достоверных различий в процентном содержании ЖК и в содержании ЖК на единицу массы углерода как между кладоцерами, так и между копеподами из тепловодного и холодноводных озер не обнаружено. На основании дискриминантного анализа показано, что кладоцеры отличаются от копепод главным образом содержанием докозагексаеновой кислоты. Кроме того, в копеподах процентное содержание всех С22 полиненасыщенных жирных кислот значительно выше, чем в кладоцерах. Кладоцеры и копеподы, обитающие при разных температурах, имеют сравнительно постоянный таксон-специфичный состав и содержание длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот. По содержанию полиненасыщенных жирных кислот все исследованные копеподы могут рассматриваться как ценная пища для рыб.

Ключевые слова: кладоцеры, копеподы, жирные кислоты, холодноводные озера, тепловодные озера.

В последние десятилетия в водной экологии все больше внимания уделяется изучению биохимического состава гидробионтов разных трофических уровней для оценки их питательной ценности. Известно, что длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейства n-3, а именно эйкозапентаеновая (20:5(n-3), ЭПК) и доко-

загексаеновая (22:6(n-3), ДГК) кислоты являются незаменимыми физиологически ценными компонентами для всех животных, включая человека [Muller-Navarra, 1995; Arts et al., 2001; Wacker et al., 2001; Copeman et al., 2002; Garg et al., 2006; Gladyshev et al., 2006, 2008]. Животные способны синтезировать ЭПК и ДГК из альфа-линоленовой кислоты

(18:3(n-3) АЛК). Однако скорость синтеза у большинства животных очень низкая и может обеспечить лишь около 5 % их физиологических потребностей [Goulden, Place, 1990; Plourde, Cunnane, 2007]. Следовательно, основную часть ЭПК и ДГК животные должны получать из пищи [Lands, 2009; Wall et al., 2010]. Эффективно синтезировать ЭПК и ДГК в больших количествах способны лишь некоторые микроводоросли [Harwood, 1996; Tocher et al., 1998]. От водрослей жирные кислоты (ЖК) передаются по пищевым цепям к организмам высших трофических уровней. Таким образом, водные экосистемы являются главным источником незаменимых ПНЖК для большинства животных, включая всеядных и хищных обитателей наземных экосистем [Gladyshev et al., 2009].

В настоящее время рассматривается несколько глобальных факторов, которые потенциально могут уменьшать продукцию ПНЖК в природных водоемах. Один из этих факторов – потепление климата. Согласно гипотезе о гомеовискозной адаптации, ПНЖК синтезируются или накапливаются организмом в ответ на понижение температуры для оптимизации текучести клеточных мембран [Farkas, 1979; Schlechtriem et al., 2006; Brett et al., 2009; Guschina, Harwood, 2009]. Поэтому можно предположить, что в холодноводных водоемах продуценты и консументы имеют более высокое содержание ПНЖК.

В пелагических экосистемах зоопланктон является главным звеном в переносе ПНЖК от микроводорослей к высшим трофическим уровням. Вариабельность содержания ПНЖК в зоопланктоне, вызванная изменением факторов окружающей среды, особенно температуры воды, в последнее время стала объектом ряда исследований. Некоторые работы подтверждают гипотезу гомеовискозной адаптации, демонстрируя уменьшение содержания ПНЖК в зоопланктоне при повышении температуры [Schlechtriem et al., 2006; Mazouzi et al., 2008; Masclaux et al., 2009, 2012]. Однако есть ряд работ, опровергающих влияние гомеовискозной адаптации на содержание ПНЖК у животных. Показано, что жирные кислоты с одной и двумя двойными свя-

зями значительно увеличивают текучесть мембран по сравнению с насыщенными ЖК. Однако дальнейшее увеличение ненасыщенности ЖК (до шести двойных связей) не приводит к увеличению текучести мембран [Stillwell, Wassall, 2003]. С. Таипале с коллегами [Taipale et al., 2009] не обнаружили связи между составом жирных кислот фосфолипидов *Daphnia* и температурой воды. Кроме того, в полевых исследованиях морского зоопланктона не было обнаружено различий между содержанием ЭПК и ДГК в копеподах из тепловодных и холодноводных областей океанов [Kattner, Hagen, 2009]. Однако из наших предыдущих исследований пресных водоемов следует, что зоопланктон из холодноводных озер содержит больше ДГК, чем зоопланктон из тепловодных озер [Gladyshev et al., 2011]. Обнаруженный более высокий уровень ДГК в сообществах зоопланктона из холодноводных озер в большей степени связан с увеличением доли копепод в составе сообщества, чем с увеличением содержания ПНЖК во всех организмах [Gladyshev et al., 2011]. Известно, что процентное содержание ДГК в копеподах гораздо выше, чем в кладоцерах [Farkas, 1979; Persson, Vrede, 2006; Smyntek et al., 2008; Brett et al., 2009; Kainz et al., 2009; Burns et al., 2011]. Некоторые авторы отмечают, что потепление климата приводит к увеличению доли кладоцер в пресноводном зоопланктоне [Hampton et al., 2008; Thompson et al., 2008; Visconti et al., 2008]. Возникает вопрос, чем именно могут быть вызваны изменения содержания ПНЖК в пресноводном зоопланктоне при изменении климата: сменой таксономического состава сообщества или индивидуальной адаптацией животных к изменению температуры воды?

Для ответа на данный вопрос мы изучили жирнокислотный состав кладоцер и копепод из тепловодного и холодноводных озер. Сформулированы две альтернативные гипотезы: 1) у кладоцер и копепод независимо от температуры воды относительно постоянный таксон-специфичный ЖК состав, включая ПНЖК; 2) у кладоцер и копепод из тепловодных водоемов иной жирнокислотный состав, чем у кладоцер и копепод из холодноводных водоемов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы зоопланктона отбирались в четырех озерах, расположенных в разных климатических зонах (рис. 1). Озеро Обстерно (55°37' с. ш., 27°27' в. д., Республика Беларусь) находится в зоне умеренного климата средних широт, оз. Ойское (52°50' с. ш., 93°15' в. д.) – в горном массиве Ергаки Западного Саяна (1418 м над ур. м. БС), оз. Большой Харбей и оз. Головка (67°33' с. ш., 62°53' в. д. и 67°36' с. ш., 62°55' в. д., соответственно) – в Большеземельской Тундре, зоне субарктического климата. Озера имеют площадь поверхности от 0,6 км² (оз. Ойское) до 21,3 км² (оз. Большой Харбей) и с максимальной глубиной от 12 м (оз. Обстерно и оз. Головка) до 25 м (оз. Ойское). Детальное описание озер приведено в работе М. И. Гладышева [Gladyshev et al., 2011]. Пробы отбирались в течение вегетационных периодов 2010 и 2011 гг. (табл. 1). Во время отбора проб оз. Обстерно было тепловодным, тогда как другие озера – сравнительно холодноводные (см. табл. 1).

Полевой отбор проб. Из каждого озера отбирали по 1–3 пробы зоопланктона в течение лета и ранней осени методом, описанным в работах [Persson, Vrede, 2006; Burns et al., 2011; Lau et al., 2012].

Зоопланктон для анализа отбирался вертикальным тралением планктонной сети с

размером ячеи 130 мкм. В мелководных озерах пробы отбирались ведром и фильтровались через планктонные сети. Объем профильтрованной воды для каждой пробы был не менее 300 л. Сконцентрированные пробы зоопланктона в небольшом объеме озерной воды транспортировались в лабораторию в течение одного-двух часов. Далее, из проб зоопланктона выбирались особи массовых видов кладоцер и копепод. Из особей одного вида или рода формировали пробы для биохимического анализа. Список видов проб приведен в табл. 1.

После сортировки животные помещались в отстоянную водопроводную воду на несколько часов для опорожнения кишечника. Далее животных отфильтровывали на планктонную сеть и подсушивали на фильтровальной бумаге. Одну часть пробы (3–20 мг) использовали для анализа ЖК, а другую часть (2–10 мг) – для измерения влажности и органического углерода. Пробы взвешивались на аналитических весах ($\pm 0,1$ мг). Животные для ЖК анализа помещались в смесь хлороформ : метанол (2 : 1 по объему) и хранились при $t = -20$ °С до дальнейшего анализа. Пробы для измерения влажности и органического углерода высушивались до постоянного веса и снова взвешивались. Значения сырой и сухой массы использовались для расчета влажности. Высушенные пробы храни-



Рис. 1. Карта района работ

Описание района работ и объектов исследования

Озеро	Период	<i>t</i> , °С	Виды	<i>n</i>
Обстерно	Июнь–июль 2010 г.	22,1–29,6	<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg	3
			<i>Cyclops</i> sp.	4
			<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin	6
			<i>Simocephalus vetulus</i> Muller	1
Ойское	Сентябрь 2010 г., июнь – август 2011 г.	7,6–16,5	<i>Arctodiaptomus</i> sp.	3
			<i>Cyclops abyssorum</i> Sars	1
			Копеподы ¹	1
			<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	2
Головка	Июль – август 2010 г.	8,0–10,2	<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars	1
			Копеподы ²	3
			<i>Daphnia galeata</i>	1
Б. Харбей	Июль – август 2010 г.	8,5–11,2	<i>Moraria duthiei</i> Scott	1
			Копеподы ³	2

П р и м е ч а н и е. *t*, °С – температура воды (минимум – максимум), *n* – количество проб; ¹ *Arctodiaptomus* sp. и *C. abyssorum*; ² *E. gracilis*, *Megacyclops* sp. и *Cyclops scutifer* Sars; ³ *M. duthiei*, *Moraria schmeili* VanDouwe, *Paracampton schmeili* Mrazek, *Bryocampton (Rheocampton) zschokkei komi* Borutzky и *Megacyclops* sp.

лись в эксикаторе до дальнейшего анализа органического углерода.

Анализ жирных кислот и органического углерода. Процедура жирнокислотного анализа биомассы гидробионтов подробно описана в работах [Sushchik et al., 2006, 2007; Makhutova et al., 2011, 2012]. Для количественной оценки ЖК перед экстракцией липидов в пробы добавляли фиксированный объем внутреннего стандартного раствора нонадекановой кислоты (0,5 мг/мл). Липиды экстрагировали из проб хлороформом-метанолом. Затем общий липидный экстракт метилировали. Анализ метиловых эфиров ЖК проводили на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, “Agilent Technologies”, США). Условия анализа подробно описаны в работе О. Н. Махутовой с соавт. [Makhutova et al., 2012].

Идентификацию пиков жирных кислот осуществляли по полученным масс-спектрам, сравнением их с имеющимися в базах данных Agilent (Wiley, NIST), а также сравнением времен удерживания с таковыми стандартов (Sigma, США). Количественную оценку проводили по площади пика внутреннего стандартного раствора. Аналитическая погрешность составляла <0,6 %.

Измерения органического углерода в биомассе планктона проводили на элементном

анализаторе Flash EA 1112 NC Soil/MAS 200 (ThermoQuest, Италия). Калибровочные кривые для элементного анализатора построены с использованием аспарагиновой кислоты и стандартных эталонных образцов почв (ThermoQuest, Италия).

Статистический анализ. Расчет средних и стандартных ошибок, LSD-тест Фишера, канонический анализ соответствий и дискриминантный анализ проводили с использованием пакета STATISTICA (версия 9; StatSoft Inc., Tulsa, OK, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пробах кладоцер и копепоид обнаружено и идентифицировано более 60 жирных кислот. Процентные содержания 27 количественно значимых и физиологически важных ЖК приведены в табл. 2 и 3.

В копеподах по сравнению с кладоцерами обнаружено более высокое процентное содержание длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот, таких как 22:4(n-6), 22:5(n-6), 22:5(n-3) и особенно 22:6(n-3) (см. табл. 2, 3). Вариабельность этих ЖК в копеподах была высокая. Максимальные значения обнаружены в *Eudiaptomus graciloides* и *Cyclops* sp., а минимальные – в *Arctodiaptomus* sp. Для выявления различий между

Среднее содержание количественно значимых жирных кислот (% от суммы ЖК \pm стандартная ошибка) и суммарная концентрация ЖК на единицу массы углерода (ЖК, мг/г С) в копеподах: *Arctodiaptomus* sp. ($n = 3$), *Eudiaptomus graciloides* ($n = 3$), *Cyclops* sp. ($n = 4$) и кладоцерах: *Diaphanosoma brachyurum* ($n = 6$), *Holopedium gibberum* ($n = 2$)

ЖК	<i>Arctodiaptom.</i> sp.	<i>E. graciloides</i>	<i>Cyclops</i> sp.	<i>D. brachyurum</i>	<i>H. gibberum</i>
12:0	0,73 \pm 0,19 ^{ab}	0,34 \pm 0,06 ^a	0,64 \pm 0,06 ^a	0,77 \pm 0,12 ^a	1,58 \pm 0,93 ^b
i14:0	0,16 \pm 0,01 ^a	0,13 \pm 0,01 ^a	0,30 \pm 0,04 ^b	0,47 \pm 0,03 ^c	0,21 \pm 0,07 ^{ab}
14:0	6,75 \pm 0,85 ^a	4,51 \pm 0,14 ^b	2,83 \pm 0,33 ^c	4,19 \pm 0,34 ^{bc}	7,57 \pm 1,25 ^a
Σ 14:1	0,35 \pm 0,14 ^{ab}	0,02 \pm 0,01 ^a	0,08 \pm 0,02 ^a	0,29 \pm 0,02 ^a	0,74 \pm 0,54 ^b
i15:0	1,18 \pm 0,07 ^{ac}	0,60 \pm 0,03 ^b	1,04 \pm 0,19 ^a	1,28 \pm 0,04 ^{ac}	1,50 \pm 0,04 ^c
ai15:0	0,48 \pm 0,13 ^{ac}	0,25 \pm 0,02 ^a	0,41 \pm 0,04 ^{ac}	0,72 \pm 0,04 ^b	0,63 \pm 0,19 ^{bc}
15:0	1,08 \pm 0,13 ^a	0,52 \pm 0,02 ^b	1,04 \pm 0,09 ^a	1,03 \pm 0,05 ^a	1,17 \pm 0,31 ^a
16:0	14,32 \pm 0,86 ^a	17,11 \pm 0,11 ^{bc}	16,00 \pm 0,40 ^{ac}	18,32 \pm 0,55 ^b	14,69 \pm 2,24 ^{ac}
16:1n-9	1,57 \pm 0,59 ^{ac}	0,51 \pm 0,01 ^b	1,07 \pm 0,07 ^{ab}	2,17 \pm 0,14 ^c	2,24 \pm 0,94 ^c
16:1n-7	5,92 \pm 0,16 ^a	2,82 \pm 0,14 ^b	3,92 \pm 0,65 ^b	6,17 \pm 0,32 ^a	6,56 \pm 1,34 ^a
i17:0+ai17:0	1,41 \pm 0,13 ^a	1,08 \pm 0,03 ^a	1,41 \pm 0,12 ^a	1,88 \pm 0,10 ^b	1,45 \pm 0,57 ^{ab}
16:2(n-4)	0,53 \pm 0,04 ^{ac}	0,26 \pm 0,01 ^{ab}	0,10 \pm 0,02 ^b	0,17 \pm 0,03 ^b	0,72 \pm 0,55 ^c
17:0	0,81 \pm 0,14 ^a	1,61 \pm 0,04 ^b	2,06 \pm 0,20 ^c	1,12 \pm 0,03 ^a	0,76 \pm 0,16 ^a
18:0	3,42 \pm 0,57 ^a	5,78 \pm 0,17 ^b	8,86 \pm 0,37 ^c	6,48 \pm 0,13 ^b	5,54 \pm 0,02 ^b
18:1(n-9)	8,66 \pm 0,55 ^a	5,53 \pm 0,07 ^b	4,36 \pm 0,41 ^b	7,86 \pm 0,15 ^a	7,23 \pm 1,12 ^a
18:1(n-7)	1,76 \pm 0,14 ^a	1,84 \pm 0,05 ^a	3,47 \pm 0,23 ^b	6,36 \pm 0,32 ^c	3,20 \pm 0,36 ^b
18:2(n-6)	5,51 \pm 0,45 ^a	5,02 \pm 0,09 ^a	5,24 \pm 0,59 ^a	7,46 \pm 0,21 ^b	4,10 \pm 0,65 ^a
18:3(n-3)	5,93 \pm 1,01 ^{ab}	6,70 \pm 0,14 ^b	4,40 \pm 0,83 ^{ac}	3,80 \pm 0,18 ^c	4,73 \pm 1,22 ^{abc}
18:4(n-3)	7,66 \pm 1,82 ^a	5,29 \pm 0,06 ^a	1,47 \pm 0,13 ^b	2,33 \pm 0,15 ^b	7,01 \pm 2,29 ^a
20:4(n-6)	1,78 \pm 0,31 ^a	3,49 \pm 0,06 ^b	4,32 \pm 0,55 ^{bd}	7,35 \pm 0,38 ^c	5,31 \pm 0,64 ^d
20:5(n-3)	7,09 \pm 0,29 ^a	9,71 \pm 0,21 ^b	7,01 \pm 0,59 ^a	10,06 \pm 0,26 ^b	12,84 \pm 0,34 ^c
22:0	0,97 \pm 0,42 ^{ab}	0,68 \pm 0,05 ^b	1,08 \pm 0,12 ^{ab}	1,21 \pm 0,08 ^a	0,68 \pm 0,06 ^{ab}
22:4(n-6)	0,16 \pm 0,03 ^a	0,28 \pm 0,05 ^b	0,30 \pm 0,03 ^b	0,05 \pm 0,02 ^c	0,00 \pm 0,00 ^c
22:5(n-6)	2,08 \pm 0,11 ^a	3,41 \pm 0,10 ^b	2,26 \pm 0,20 ^a	0,50 \pm 0,03 ^c	0,29 \pm 0,02 ^c
22:5(n-3)	0,56 \pm 0,04 ^a	0,49 \pm 0,04 ^a	2,09 \pm 0,12 ^b	0,09 \pm 0,02 ^c	0,05 \pm 0,05 ^c
24:0	0,25 \pm 0,07 ^a	0,31 \pm 0,02 ^a	1,62 \pm 0,04 ^b	0,44 \pm 0,04 ^a	0,23 \pm 0,23 ^a
22:6(n-3)	6,99 \pm 0,45 ^a	13,33 \pm 0,28 ^b	12,77 \pm 0,34 ^b	1,01 \pm 0,07 ^c	1,19 \pm 0,18 ^c
ЖК, мг/г С	664,7 \pm 89,5 ^a	175,7 \pm 4,8 ^b	129,8 \pm 9,1 ^b	155,2 \pm 14,1 ^b	Н.д.

П р и м е ч а н и е. Средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам) не имеют достоверных различий по LSD-тесту Фишера Н. д. – нет данных; Σ 14:1 – сумма 14:1(n-7) и 14:1(n-5).

животными проведен канонический анализ соответствий. Для анализа использовались только 27 количественно значимых ЖК. Пробы кладоцер и копепод представлены в двумерном пространстве в соответствии с содержанием ЖК в данных пробах (рис. 2, а). Первый фактор объясняет 39,8 % инерции, а второй 25,3 %. Значение χ^2 для общей инерции составляет 221,5. Первый фактор демонстрирует различия между кладоцерами и ко-

пеподами. Основной вклад в данные различия вносит процентное содержание 22:5(n-6), 22:4(n-6), 22:6(n-3) и 22:5(n-3) (рис. 2, б). Второй фактор отражает вариабельность внутри двух таксонов, вызванную в основном различиями в процентном содержании двух ЖК: 18:4(n-3) и 24:0 (см. рис. 2, б). Канонический анализ соответствий не выявил различий в процентном содержании ЖК ни между кладоцерами, ни между копеподами из тепло-

Содержание количественно значимых жирных кислот (% от суммы ЖК) и суммарная концентрация ЖК на единицу массы углерода (ЖК, мг/г С) в копеподах: *Moraria duthiei*, *Cyclops abyssorum*, *Eudiaptomus gracilis*, и кладоцерах: *Simocephalus vetulus*, *Daphnia galeata* (n = 1)

ЖК	<i>M. duthiei</i>	<i>C. abyssorum</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>S. vetulus</i>	<i>D. galeata</i>
12:0	4,49	1,55	1,13	0,38	1,52
i14:0	0,18	0,17	0,21	0,26	0,18
14:0	5,78	7,68	5,09	3,06	6,12
14:1	1,16	0,30	0,77	0,00	0,30
i15:0	0,54	1,17	0,80	0,23	1,00
ai15:0	0,63	0,46	0,63	0,55	0,44
15:0	1,91	0,93	1,75	1,42	1,00
16:0	25,04	19,12	20,06	19,29	19,78
16:1(n-9)	5,81	0,61	4,90	3,36	1,26
16:1(n-7)	7,85	4,19	3,44	6,72	8,67
i17:0	0,45	1,70	1,91	2,11	0,70
16:2(n-4)	0,00	0,15	0,18	0,68	0,64
17:0	0,88	1,00	1,12	1,47	1,27
18:0	9,07	7,85	7,74	7,28	8,08
18:1(n-9)	12,42	4,55	6,30	6,65	9,39
18:1(n-7)	2,47	2,29	1,46	4,47	3,61
18:2(n-6)	5,05	2,98	3,46	4,64	4,33
18:3(n-3)	1,65	4,65	3,03	12,04	5,84
18:4(n-3)	0,00	5,42	2,79	5,97	7,47
20:4(n-6)	1,88	2,26	1,70	2,75	3,08
20:5(n-3)	3,07	6,54	8,50	8,21	9,83
22:0	0,63	0,71	0,69	0,63	0,38
22:4(n-6)	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00
22:5(n-6)	0,71	2,44	2,51	0,25	0,12
22:5(n-3)	0,00	1,60	0,37	0,00	0,10
24:0	1,53	0,31	0,56	0,21	0,07
22:6(n-3)	3,61	9,85	12,14	0,56	0,44
ЖК, мг/г С	405,6	115,6	135,1	118,8	104,9

водного озера (*Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops* sp., *Diaphanosoma brachyurum*, *Simocephalus vetulus*) и холодноводных озер (*Arctodiaptomus* sp., *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops abyssorum*, *Moraria duthiei*, *Holopedium gibberum*, *Daphnia galeata*) (см. рис. 2).

Для обнаружения различий в процентном содержании и в содержании на единицу углерода физиологически важных жирных кислот ЭПК и ДГК между копеподами из тепловодного озера и холодноводных озер, и между кладоцерами из тепловодного озера и холодноводных озер проведен дискри-

минантный анализ (рис. 3). Первый канонический корень высокий и статистически достоверен ($r = 0,941$; $\chi^2 = 61,3$, при степени свободы $d.f. = 6$). Переменная, обеспечившая максимальный вклад в первый корень была ДГК: ее факторная нагрузка составила 0,510, в то время как факторная нагрузка ЭПК составила -0,178. Обнаруженные различия в содержании ДГК отражают различия между всеми кладоцерами и всеми копеподами, тогда как кладоцеры из тепловодного озера и холодноводных озер сформировали объединенный кластер, так же как

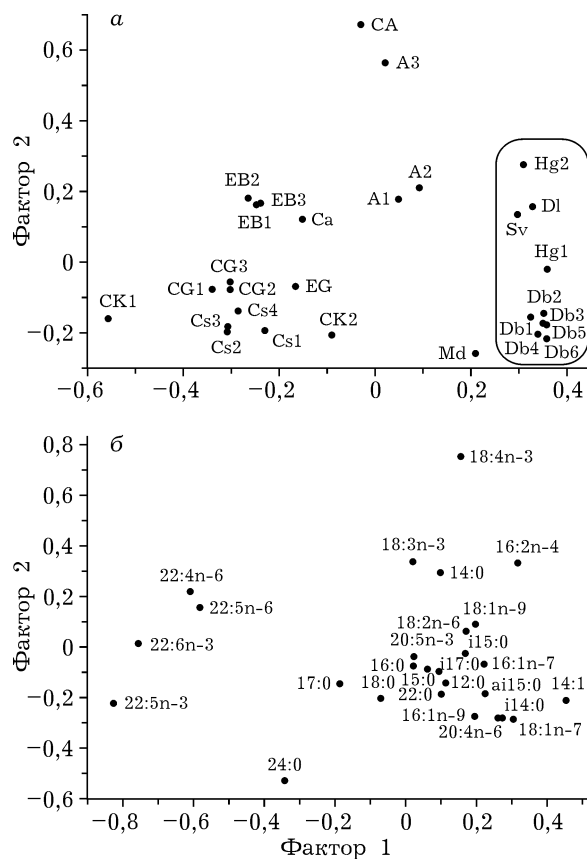


Рис. 2. Канонический анализ соответствия видов зоопланктона в зависимости от процентного содержания ЖК в данных видах. EB – *Eudiaptomus graciloides*, EG – *Eudiaptomus gracilis*, A – *Arctodiaptomus* sp., Cs – *Cyclops* sp., Ca – *Cyclops abyssorum*, Md – *Moraria duthiei*, CA – объединенные пробы *Arctodiaptomus* sp. и *C. abyssorum*, CG – объединенные пробы *E. gracilis*, *Megacyclops* sp. и *Cyclops scutifer* Sars, CK – объединенные пробы *M. duthiei*, *Moraria schmeili* VanDouwe, *Paracamptus schmeili* (Mrazek), *Bryocamptus (Rheocamptus) zschokkei komi* Borutzky и *Megacyclops* sp., Db – *Diaphanosoma brachyurum*, Hg – *Holopedium gibberum*, Dl – *Daphnia galeata*, Sv – *Simocephalus vetulus*

копеподы из тепловодного озера и холодноводных озер (см. рис. 3).

В дискриминантный анализ содержания жирных кислот на единицу углерода сумма всех жирных кислот, за исключением ЭПК и ДГК, была первоначально включена как переменная. Однако в процессе вычислений эта переменная была автоматически исключена из модели на основании недостоверной величины *F*-критерия, т. е. она не вносила индивидуального вклада в предсказание

членства в совокупности. Обнаружены достоверные различия между содержанием ПНЖК на единицу массы углерода в изучаемых группах организмов: канонический корень первой дискриминантной функции высок (0,890) и статистически достоверен ($\chi^2 = 37,8$, *d.f.* = 6). ДГК – переменная, внесшая основной вклад в первую дискриминантную функцию: ее факторная нагрузка составила 0,562, по сравнению с факторной нагрузкой ЭПК 0,034. Различия, обусловленные первым каноническим корнем, благодаря вкладу ДГК, наблюдались между всеми кладоцерами и всеми копеподами, тогда как достоверные различия между кладоцерами из тепловодного озера и холодноводных озер, и между копеподами из тепловодного озера и холодноводных озер отсутствовали (рис. 4).

Для выявления различий между кладоцерами и копеподами в содержании физиологически ценных ПНЖК рассчитаны средние значения процентного содержания ЭПК и ДГК, а также концентрации данных ПНЖК на единицу массы углерода исследуемых ракообразных (табл. 4). Полученные значения имеют нормальное распределение. Достоверных различий между кладоцерами и копепод-

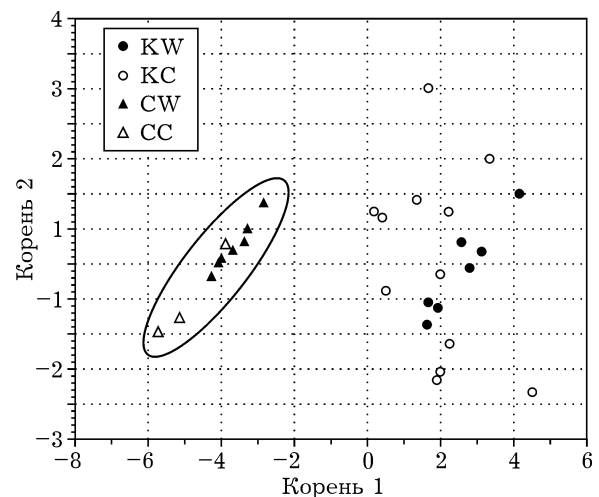


Рис. 3. Диаграмма рассеяния канонических значений для двух дискриминантных функций, относительно корня 1 и корня 2 согласно дискриминантному анализу уровней эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот (% от суммы ЖК) в зоопланктоне: KW – копеподы из тепловодного озера, KC – копеподы из холодноводных озер, CW – кладоцеры из тепловодного озера, CC – кладоцеры из холодноводных озер

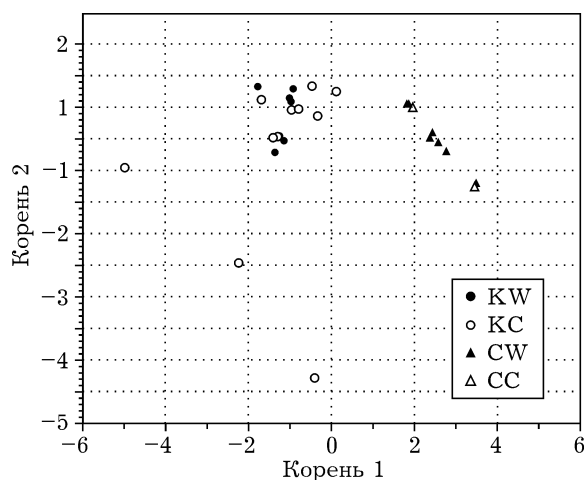


Рис. 4. Диаграмма рассеяния канонических значений для двух дискриминантных функций относительно корня 1 и корня 2 согласно дискриминантному анализу содержания эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот (мг/г С) в зоопланктоне: KW – копеподы из тепловодного озера, KC – копеподы из холодноводных озер, CW – клadoцеры из тепловодного озера, CC – клadoцеры из холодноводных озер

дами по содержанию ЭПК и концентрации общих ЖК на единицу массы углерода не обнаружено (см. табл. 4). Однако процентное содержание ДГК в копеподах более чем в 6 раз превышает таковое в клadoцерах, а концентрация ДГК на единицу массы углерода в копеподах более чем в 15 раз выше, чем в клadoцерах (см. табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Достоверных различий в процентном содержании и концентрации ЖК на единицу массы углерода как между клadoцерами, так и между копеподами из тепловодного озера

и из холодноводных озер не обнаружено. Следовательно, клadoцеры и копеподы, независимо от температуры воды их местообитания, имеют относительно постоянный таксон-специфичный ЖК состав. Однако у копепод состав ЖК более вариабельный, чем у клadoцер. Филогенетически таксон *Copepoda* находится на более высоком уровне, чем таксон *Cladocera*, следовательно, копеподы генетически, а значит и биохимически, более многообразны, чем клadoцеры. Кроме того, пищевые спектры копепод гораздо более разнообразны, чем клadoцер, что, вероятно, вносит вклад в более высокую вариабельность ЖК состава копепод. Полученные нами данные об относительно низкой вариабельности ЖК состава клadoцер хорошо согласуются с данными Х. Масклаукса с коллегами [Masclaux et al., 2012].

Многие авторы сравнивали ЖК составы клadoцер и копепод [Persson, Vrede, 2006; Smyntek et al., 2008; Ravet et al., 2010; Burns et al., 2011; Lau et al., 2012]. Однако все сравнения проводились на видах из одного озера или из водоемов, расположенных в одном регионе с одинаковыми экологическими условиями. Лишь в работе С. Бёрнса с соавт. [Bursn et al., 2011] исследовались ракообразные, обитающие в Северном и Южном полушариях.

В рамках данной работы не проводилось изучение ЖК состава сестона исследуемых озер, так как во многих работах других авторов не было обнаружено прямой связи между содержанием ЖК в сестоне и зоопланктоне [Bychek, Guschina, 2001; Hessen, Leu, 2006; Persson, Vrede, 2006; Caramujo et al., 2008; Smyntek et al., 2008; Ravet et al., 2010; Gladyshev et al., 2011, кроме Gladyshev et al.,

Т а б л и ц а 4

Среднее содержание (% от суммы ЖК ± стандартная ошибка) и средняя концентрация (мг/г С ± стандартная ошибка) ЭПК и ДГК в клadoцерах и копеподах из исследованных озер

Жирная кислота	Cladocera	n	D _{K-S}	Copepoda	n	D _{K-S}	t	p
ЭПК, %	8,83 ± 1,24	10	0,182	8,17 ± 0,54	19	0,128	0,49	>0,05
ДГК, %	1,96 ± 0,98	10	0,167	11,99 ± 0,96	19	0,128	7,29	<0,001
ЭПК, мг/г С	15,24 ± 1,65	9	0,174	16,51 ± 2,85	18	0,273	0,39	>0,05
ДГК, мг/г С	1,46 ± 0,23	9	0,171	23,01 ± 2,84	18	0,260	7,55	<0,001
ЖК, мг/г С	148,58 ± 11,86	9	0,168	228,01 ± 45,66	18	0,368	1,68	>0,05

П р и м е ч а н и е. n – число проб, D_{K-S} – одновыборочный критерий нормальности Колмогорова-Смирнова, t – критерий Стьюдента для сравнения средних, p – значимость различий.

2010, Ravet et al., 2010]. Однако, как известно, адаптация состава ЖК мембран у животных может происходить не только вследствие регуляции собственного синтеза, но и за счет регуляции анаболизма и катаболизма пищевых кислот. Таким образом, в данной работе, говоря о различиях в составе ЖК зоопланктона, происходящих под воздействием температуры, мы имеем в виду оба вида воздействия: непосредственное влияние температуры на собственный синтез ЖК животным, и опосредованное, возникающее за счет меняющегося ЖК состава корма. Тем не менее на данном этапе для последующих выводов о влиянии температуры именно как экологического фактора на ЖК состав зоопланктона оба эти фактора вполне могут быть рассмотрены в совокупности.

Известно, что содержание липидов на единицу массы пресноводных копепод значительно выше, чем у пресноводных кладоцер [Vanderploeg et al., 1992]. Нами обнаружено, что содержание ЖК на единицу массы углерода в двух видах копепод, *Arctodiaptomus* sp. и *Morararia duthiei*, значительно выше, чем в остальных видах копепод и кладоцер (см. табл. 2 и 3). Подобные результаты были получены на Шведских северных озерах, где у *Arctodiaptomus* обнаружено значительно более высокое содержание ЖК на единицу массы углерода по сравнению с несколькими таксонами кладоцер [Persson, Vrede, 2006]. Однако в нашей работе достоверных различий между копеподами и кладоцерами по содержанию ЖК на единицу массы углерода не обнаружено.

Процентное содержание ЭПК и ДГК в изученных нами кладоцерах сходное с результатами исследований других авторов [Hessen, Leu, 2006; Schlechtriem et al., 2006]. Полученные нами минимальные процентные содержания ЭПК и ДГК в кладоцерах (8,21 % в *Simocephalus vetulus* и 0,44 % в *Daphnia galeata* соответственно) ниже, чем таковые в кладоцерах бореальных и субальпийских озер, исследованных в работе Дж. Персена и Т. Вреде [Persson, Vrede, 2006]. Исследованные нами *D. galeata* и *Holopedium gibberum* имеют более высокое процентное содержание ЭПК, но более низкое ДГК по сравнению с видами тех же родов, населяющими бореальные озера [Lau et al., 2012].

Среднее содержание суммы ЖК на единицу массы углерода в *Arctodiaptomus* sp. значительно выше по сравнению с данными Дж. Персена и Т. Вреде [Persson, Vrede, 2006]. У *Arctodiaptomus* было самое высокое содержание ЖК на единицу массы углерода среди изученных видов зоопланктона. Впрочем, содержание суммы ЖК на единицу массы углерода каляноидных копепод, *Arctodiaptomus* sp., *Eudiaptomus graciloides* и *E. gracilis*, исследованных в нашей работе, укладываются в диапазон значений, опубликованных П. Сминтек с коллегами [Smyntek et al., 2008] для калянид, обитающих в Великих Озерах. Однако, в отличие от результатов, полученных П. Сминтек с коллегами, мы не обнаружили достоверных различий в содержании ЖК на единицу массы углерода между каляноидными и циклопоидными копеподами.

Среди изученных каляноидных копепод в *Arctodiaptomus* sp. обнаружено самое низкое содержание ДГК, 6,99 %, что значительно ниже, чем в *A. laticeps* [Persson, Vrede, 2006]. Кроме того, содержание ЭПК и ДГК в *Arctodiaptomus* sp. также значительно ниже, чем в *Arctodiaptomus salinus* из соленого оз. Шунет, но подобно содержанию этих кислот в другой популяции *A. salinus*, обитающей в соленом оз. Шира [Tolomeev et al., 2010].

Состав ЖК циклопоидных копепод изучен недостаточно, хотя зачастую эта таксономическая группа доминирует в пресноводных водоемах. Процентные содержания ЭПК и ДГК в *Cyclops* sp. и *C. abyssorum* сходны или немного выше, чем в *Diacyclops thomasi* из оз. Вашингтон [Ravet et al., 2010]. В целом содержание ЭПК и ДГК в исследованных нами копеподах ниже, чем в пресноводных копеподах, описанных в обзоре М. Бретта с коллегами [Brett et al., 2009].

Некоторые авторы, используя методы многомерного анализа, обнаружили, что кладоцеры и каляноидные копеподы различаются преимущественно по содержанию ЭПК и ДГК [Persson, Vrede, 2006; Ravet et al., 2010]. В нашей работе, охватившей каляноидных, циклопоидных и гарпактикоидных копепод, с помощью дискриминантного анализа показано, что различия между копеподами и кладоцерами прежде всего связаны с различиями в содержании С22 ПНЖК. В копеподах, в отличие от кладоцер, кроме высокого про-

центного содержания ДГК, также обнаружено высокое содержание 22:5(n-6), что согласуется с данными Дж. Персена и Т. Вреде [Persson, Vrede, 2006].

Среди всех исследованных нами ракообразных гарпактикоидные копеподы (*Morararia duthiei*) имеют самое низкое содержание ЭПК и ДГК (см. табл. 2 и 3). М.-Дж. Карамуйо с коллегами [Caramujo et al., 2008] также обнаружили сравнительно низкое процентное содержание ДГК (около 5 %) в гарпактикоидных копеподах *Attheyella trispinosa*, выращенных в лабораторной культуре при 20 °С и питающихся диатомеями. Тем не менее некоторые виды гарпактикоидных копепод имеют высокое содержание физиологически ценных ПНЖК и рассматриваются как ценный корм для рыб [Nanton, Castell, 1998]. Несмотря на низкое процентное содержание ЭПК и ДГК в *M. duthiei*, суммарное содержание ЖК на единицу массы углерода было очень высокое (см. табл. 3). Этот вид, безусловно, может рассматриваться как ценный корм для рыб.

Содержание ПНЖК, особенно ДГК, в биомассе зоопланктона является важным показателем качества пищи для рыб [Sargent et al., 1999; Copeman et al., 2002; Vizcaino-Ochoa et al., 2010]. Необходимость достаточного потребления ДГК рыбами на ранних стадиях развития для обеспечения нормального развития нервной системы неоспорима [Sargent et al., 1999]. Именно копеподы, которые способны избирательно накапливать ПНЖК и/или синтезировать их, используются как ценный пищевой объект для рыб, с целью обеспечения оптимального роста, развития, высокой выживаемости, а также для снижения заболеваемости рыб [Caramujo et al., 2008]. Напротив, кладоцеры, имея низкое содержание ДГК, не являются кормом высокого качества. Следовательно, в случае замещения копепод кладоцерами в результате потепления климата [Hampton et al., 2008; Thompson et al., 2008; Visconti et al., 2008], запасы ДГК в зоопланктоне, вероятно, будут снижаться.

На основании литературных и наших данных мы сделали вывод, что процентное содержание ДГК в пресноводных копеподах будет варьировать в интервале от 3,6 % (наши данные) до 27,5 % [Brett et al., 2009], а в кладоцерах от 0,4 % (наши данные) до

3,2 % [Lau et al., 2012]. Широкий диапазон процентного содержания ДГК в копеподах, вероятно, в большей степени связан с их генетическим разнообразием, а следовательно, с более высоким разнообразием биохимических процессов и трофических позиций, чем с колебаниями температур во внешней среде.

Работа поддержана Совместным проектом СО РАН № 8 и УрО РАН № 12-4-1011; грантом Российского Фонда фундаментальных исследований № 11-05-002546-а; проектом Б-9 Сибирского федерального университета, выполняемого в рамках Государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации; и грантом Федеральной программы Министерства Образования “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России”, государственный контракт № 16.740.11.0484.

ЛИТЕРАТУРА

- Arts M. T., Ackman R. G., Holub B. J. “Essential fatty acids” in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. Vol. 58. P. 122–137.
- Brett M. T., Muller-Navarra D. C., Persson J. Crustacean zooplankton fatty acid composition // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. N.Y.: Springer, 2009. P. 115–146.
- Burns C. W., Brett M. T., Schallenberg M. A comparison of the trophic transfer of fatty acids in freshwater plankton by cladocerans and calanoid copepods // *Freshwater Biol.* 2011. Vol. 56. P. 889–903.
- Bychek E. A., Guschina I. A. The transfer of fatty acids in a freshwater planktonic foodweb of the Kuibyshevskoe reservoir (middle reaches of the Volga) // *Hydrobiologia.* 2001. Vol. 442. P. 261–268.
- Caramujo M.-J., Boschker H. T. S., Admiraal W. Fatty acid profiles of algae mark the development and composition of harpacticoid copepods // *Freshwater Biol.* 2008. Vol. 53. P. 77–90.
- Copeman L. A., Parrish C. C., Brown J. A., Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment // *Aquaculture.* 2002. Vol. 210. P. 285–304.
- Farkas T. Adaptation of fatty acid compositions to temperature – a study on planktonic crustaceans // *Comp. Biochem. Phys. B.* 1979. Vol. 64. P. 71–76.
- Garg M. L., Wood L. G., Singh H., Moughan P. J. Means of delivering recommended levels of long chain n-3 polyunsaturated fatty acids in human diets // *J. Food Sci.* 2006. Vol. 71. P. R66–R71.
- Gladyshev M. I., Arts M. T., Sushchik N. N. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds.

- M. T. Arts, M. Kainz, M.T. Brett. N.Y.: Springer, 2009. P. 179–209.
- Gladyshev M. I., Semenchenko V. P., Dubovskaya O. P., Fefilova E. B., Makhutova O. N., Buseva Z. F., Sushchik N.N., Razlutskiy V. I., Lepskaya E. V., Baturina M. A., Kalachova G. S., Kononova O. N. Effect of temperature on contents of essential highly unsaturated fatty acids in freshwater zooplankton // *Limnologica*. 2011. Vol. 41. P. 339–347.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Makhutova O. N., Kalachova G.S. Growth rate of *Daphnia* feeding on seston in a Siberian reservoir: the role of essential fatty acid // *Aquat. Ecol.* 2008. Vol. 42. P. 617–627.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Dubovskaya O. P., Makhutova O. N. Influence of sestonic elemental and essential fatty acid contents in a eutrophic reservoir in Siberia on population growth of *Daphnia (longispina group)* // *J. Plankton Res.* 2006. Vol. 28. P. 907–917.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Dubovskaya O. P., Kravchuk E. S., Kalachova G. S., Khromechek E. B. Correlations between fatty acid composition of seston and zooplankton and effects of environmental parameters in a eutrophic Siberian reservoir // *Limnologica*. 2010. Vol. 40. P. 343–357.
- Goulden C. E., Place A. R. Fatty acid synthesis and accumulation rates in daphniids // *J. Exp. Zool.* 1990. Vol. 256. P. 168–178.
- Guschina I. A., Harwood J. L. Algal lipids and effect of the environment on their biochemistry. // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. N.Y.: Springer, 2009. P. 1–24.
- Hampton S. E., Izmet'eva L. R., Moore M. V., Katz S. L., Dennis B., Silow E. A. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // *Global Change Biol.* 2008. Vol. 14. P. 1947–1958.
- Harwood J. L. Recent advances in the biosynthesis of plant fatty acids // *BBA-Lipids and Lipid Metabolism*. 1996. Vol. 1301. P. 7–56.
- Hessen D. O., Leu E. Trophic transfer and trophic modification of fatty acids in high Arctic lakes // *Freshwater Biol.* 2006. Vol. 51. P. 1987–1998.
- Kainz M., Perga M.-E., Arts M. T., Mazumder A. Essential fatty acid concentrations of different seston sizes and zooplankton: a field study of monomictic coastal lakes // *J. Plankton Res.* 2009. Vol. 31. P. 635–645.
- Kattner G., Hagen W. Lipids in marine copepods: latitudinal characteristics and perspectives to global warming // *Lipids in aquatic ecosystems* / eds. M. T. Arts, M. Kainz, M. T. Brett. N.Y.: Springer, 2009. P. 147–178.
- Lands W. E. M. Human life: caught in the food web // *Ibid.* N.Y.: Springer, 2009. P. 327–354.
- Lau D. C. P., Vrede T., Pickova J., Goedkoop W. Fatty acid composition of consumers in boreal lakes – variation across species, space and time // *Freshwater Biol.* 2012. Vol. 57. P. 24–38.
- Maazouzi C., Masson G., Izquierdo M. S., Pihan J.-C. Midsummer heat wave effects on lacustrine plankton: Variation of assemblage structure and fatty acid composition // *J. Therm. Biol.* 2008. Vol. 33. P. 287–296.
- Makhutova O. N., Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Ageev A. V., Pryanichnikova E. G., Kalachova G. S. Is the fatty acid composition of freshwater zoobenthic invertebrates controlled by phylogenetic or trophic factors? // *Lipids*. 2011. Vol. 46. P. 709–721.
- Makhutova O. N., Pryanichnikova E. G., Lebedeva I. M. Comparison of nutrition range in *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* mussels by biochemical markers // *Contemp. Probl. of Ecol.* 2012. Vol. 5, N 4. P. 459–469.
- Masclaux H., Bec A., Kainz M. J., Desvillettes C., Jouve L., Bourdier G. Combined effects of food quality and temperature on somatic growth and reproduction of two freshwater cladocerans // *Limnol. Oceanogr.* 2009. Vol. 54. P. 1323–1332.
- Masclaux H., Bec A., Kainz M. J., Perriere F., Desvillettes C., Bourdier G. Accumulation of polyunsaturated fatty acids by cladocerans: effects of taxonomy, temperature and food // *Freshwater Biol.* 2012. Vol. 57. P. 696–703.
- Muller-Navarra D. Evidence that a highly unsaturated fatty acid limits *Daphnia* growth in nature // *Archiv für Hydrobiologie*. 1995. Vol. 132. P. 297–307.
- Nanton D. A., Castell J. D. The effects of dietary fatty acids on the fatty acid composition of the harpacticoid copepod, *Tisbe* sp., for use as a live food for marine fish larvae // *Aquaculture*. 1998. Vol. 163. P. 251–261.
- Persson J., Vrede T. Polyunsaturated fatty acids in zooplankton: variation due to taxonomy and trophic position // *Freshwater Biol.* 2006. Vol. 51. P. 887–900.
- Plourde M., Cunnane S. C. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: Implications for their dietary essentiality and use as supplements // *Appl. Physiol. Nutr. Me.* 2007. Vol. 32. P. 619–634.
- Ravet J. L., Brett M. T., Arhonditsis G. B. The effects of seston lipids on zooplankton fatty acid composition in Lake Washington, Washington, USA // *Ecology*. 2010. Vol. 91. P. 180–190.
- Sargent J., Bell G., McEvoy L., Tocher D., Estevez A. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture*. 1999. Vol. 177. P. 191–199.
- Schlechtriem C., Arts M. T., Zellmer I. D. Effect of temperature on the fatty acid composition and temporal trajectories of fatty acids in fasting *Daphnia pulex* (Crustacea, Cladocera) // *Lipids*. 2006. Vol. 41. P. 397–400.
- Smyntek P. M., Teece M. A., Schulz K. L., Storch A. J. Taxonomic differences in the essential fatty acid composition of groups of freshwater zooplankton relate to reproductive demands and generation time // *Freshwater Biol.* 2008. Vol. 53. P. 1768–1782.
- Stillwell W., Wassall S. R. Docosahexaenoic acid: membrane properties of a unique fatty acid // *Chem. Phys. Lipids*. 2003. Vol. 126. P. 1–27.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kalachova G. S., Makhutova O. N., Ageev A. V. Comparison of seasonal dynamics of the essential PUFA contents in benthic invertebrates and grayling *Thymallus arcticus* in the Yenisei river // *Comp. Biochem. Phys. B*. 2006. Vol. 145. P. 278–287.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Ageev A. V., Kalachova G. S. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids

- in littoral benthos in the upper Yenisei River // *Aquat. Ecol.* 2007. Vol. 41. P. 349–365.
- Taipale S., Kankaala P., Hamalainen H., Jones R.I. Seasonal shifts in the diet of lake zooplankton revealed by phospholipid fatty acid analysis // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 90–104.
- Thompson P. L., St-Jacques M.-C., Vinebrooke R. D. Impacts of climate warming and nitrogen deposition on alpine plankton in lake and pond habitats: an in vitro experiment // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2008. Vol. 40. P. 192–198.
- Tocher D. R., Leaver M. J., Hodson P. A. Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturase // *Prog. Lipid Res.* 1998. Vol. 37. P. 73–117.
- Tolomeev A. P., Sushchik N. N., Gulati R. D., Makhutova O. N., Kalacheva G. S., Zotina T. A. Feeding spectra of *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) using fatty acid trophic markers in seston food in two salt lakes in South Siberia (Khakasia, Russia) // *Aquat. Ecol.* 2010. Vol. 44. P. 513–530.
- Vanderploeg H. A., Gardner W. S., Parrish C. C., Liebig J. R., Cavaletto J. F. Lipids and life-cycle strategy of a hypolimnetic copepod in Lake Michigan // *Limnol. Oceanogr.* 1992. Vol. 37. P. 413–424.
- Vizcaino-Ochoa V., Lazo J. P., Baron-Sevilla B., Drawbridge M. A. The effect of dietary docosahexaenoic acid (DHA) on growth, survival and pigmentation of California halibut *Paralichthys californicus* larvae (Ayres, 1810) // *Aquaculture.* 2010. Vol. 302. P. 228–234.
- Visconti A., Manca M., de Bernardi R. Eutrophication-like response to climate warming, an analysis of Lago Maggiore (N. Italy) zooplankton in contrasting years // *J. Limnol.* 2008. Vol. 67. P. 87–92.
- Wacker A., Von Elert E. Polyunsaturated fatty acids: evidence for non-substitutable biochemical resources in *Daphnia galeata* // *Ecology.* 2001. Vol. 82. P. 2507–2520.
- Wall R., Ross R. P., Fitzgerald G. F., Stanton C. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // *Nutr. Rev.* 2010. Vol. 68. P. 280–289.

The Comparison of Fatty Acid Composition of Cladocerans and Copepods From Lakes of Different Climatic Zones

O. N. MAKHUTOVA¹, M. I. GLADYSHEV^{1,2}, N. N. SUSHCHIK^{1,2}, O. P. DUBOVSKAYA^{1,2},
Z. F. BUSEVA³, E. B. FEFILOVA⁴, V. P. SEMENCHENKO³, G. S. KALACHOVA¹,
O. N. KONONOVA⁴, M. A. BATURINA⁴

¹ *Institute of Biophysics SB RAS*
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok

² *Siberian Federal University*
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79

³ *Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources,*
220072, Minsk, Akademicheskaya str., 27

⁴ *Institute of Biology of Komi Scientific Center of Ural Division of RAS*
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str. 28
E-mail: makhutova@ibp.krasn.ru

We studied fatty acid (FA) contents and composition of cladocerans and copepods from warm and cold lakes. We found no significant differences in FA percent levels and FA per carbon contents among cladocerans from the warm lake and the cold lakes, as well as among copepods. Discriminant analysis showed that all cladocerans differed from copepods mainly by the content of docosahexaenoic acid (DHA). Besides, the copepods compared to the cladocerans had significantly higher levels of C22 polyunsaturated FA. Thus, we concluded that cladocerans and copepods in all environments had comparatively invariant taxon-specific composition and content of long-chain highly unsaturated fatty acids (HUFA). According to HUFA content all studied copepods can be regarded as a valuable food for fish.

Key words: cladocerans, copepods, fatty acids, cold lakes, warm lakes.