

Сравнение состава жирных кислот у птиц, добывающих пищу в воде и на суше

М. И. ГЛАДЫШЕВ^{1,2}, О. Н. ПОПОВА³, О. Н. МАХУТОВА¹, Т. Д. ЗИНЧЕНКО⁴, Л. В. ГОЛОВАТЮК⁴,
Ю. А. ЮРЧЕНКО³, Г. С. КАЛАЧЁВА¹, А. В. КРЫЛОВ⁵, Н. Н. СУЩИК^{1,2}

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

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

³ *Институт систематики и экологии животных СО РАН*
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

⁴ *Институт экологии Волжского бассейна РАН*
445003, Тольятти, ул. Комзина, 10

⁵ *Институт биологии внутренних вод РАН*
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок

Статья поступила 05.10.15

Принята к печати 02.11.15

АННОТАЦИЯ

Изучены состав и содержание жирных кислот (ЖК) в грудных мышцах 18 видов птиц Новосибирской, Волгоградской и Ярославской областей. В результате многомерного статистического анализа выделено три группы птиц, достоверно отличающихся по составу ЖК: представители отрядов Passeriformes, Columbiformes и группа водоплавающих и околоводных птиц (отряды Charadriiformes, Anseriformes, Podicipediformes и Ciconiiformes). Содержание физиологически важной докозагексаеновой кислоты (22:6n-3, ДГК), считающейся маркером пищи водного происхождения, оказалось максимальным не в биомассе водоплавающих и околоводных птиц, а в биомассе представителей Passeriformes, питающихся на суше. Выдвинуто предположение, что птицы этого отряда имеют достаточно редкую среди животных способность к синтезу больших количеств ДГК из короткоцепочечных ω-3 кислот.

Ключевые слова: полиненасыщенные жирные кислоты, птицы, водные экосистемы, наземные экосистемы.

Известно, что одной из ключевых задач экологии является изучение потоков вещества и энергии в природных экосистемах. В последнее десятилетие, наряду с традиционным изучением этих потоков в трофических сетях отдельных экосистем, существенно воз-

росло внимание экологов к процессам переноса органического углерода между экосистемами, в том числе между водными и наземными [Baxter et al., 2005; Ballinger, Lake, 2006; Gratton, Vander Zanden, 2009]. Количество органического вещества, поступающего с биогенными потоками из воды на сушу, может быть значительным. Например, доля биомассы пресноводных организмов в годовом рационе лесной орнитофауны в Японии превышает 25 % [Nakano, Murakami, 2001]. Более того, продукция водных экосистем может давать не только большой количественный, но и важный качественный вклад в питание наземных консументов. В водных экосистемах диатомовыми, перидиниевыми и криптофитовыми микроводорослями синтезируется *de novo* большое количество длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот семейства ω -3 (ПНЖК), а именно эйкозапентаеновой ($20:5n-3$, ЭПК) и докозагексаеновой ($22:6n-3$, ДГК) кислот, которые являются необходимыми компонентами питания большинства животных, как водных, так и наземных, включая человека [Arts et al., 2001]. Поскольку наземные организмы (некоторые бактерии, грибы и животные, но не высшие растения) способны производить ЭПК и ДГК в ограниченных количествах, водные экосистемы играют роль основного источника этих физиологически важных веществ в биосфере [Gladyshev et al., 2009, 2013, 2015]. ПНЖК, синтезированные микроводорослями, передаются по пищевой цепи к беспозвоночным и рыбам и выносятся на сушу в основном через водоплавающих и околоводных птиц и вылет амфибионтных насекомых. Согласно имеющимся расчетам, в глобальном масштабе амфибионтные насекомые поставляют на сушу $240 \cdot 10^6$ кг в год ЭПК + ДГК, а птицы выносят $432 \cdot 10^6$ кг в год (для сравнения: человек за счет рыболовства изымает из водных экосистем $180 \cdot 10^6$ кг в год ЭПК + ДГК) [Gladyshev et al., 2009].

Таким образом, водоплавающие и околоводные птицы являются важнейшим вектором переноса органического вещества из водных экосистем в наземные не только в количественном, но и в качественном отношении. Однако сведения о жирнокислотном (ЖК) составе биомассы водоплавающих и околоводных птиц в литературе малочислен-

ны и разрозненны. Сравнение ЖК состава водоплавающих и околоводных птиц с наземными до сих пор не проводилось. Таким образом, цель нашей работы – сравнение ЖК состава различных видов водоплавающих и околоводных птиц с птицами, добывающими корм на суше. Проверялась следующая гипотеза: у водоплавающих и околоводных птиц, непосредственно потребляющих продукцию водных экосистем, содержание ЭПК и ДГК в биомассе выше, чем у птиц, питающихся на суше.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Районы исследования. Различные виды птиц добывались в разные годы в следующих районах. Озеро Чистое (бассейн Горьковского водохранилища, Ярославская обл.), июнь – август 2008 г.: цапля серая (*Ardea cinerea* Linnaeus, число особей, взятых на анализ, – $n = 9$). Барабинская лесостепь (Новосибирская обл.), июль – август 2009 г.: трясогузка желтая (*Motacilla flava* Linnaeus, $n = 1$), крачка речная (*Sterna hirundo* Linnaeus, $n = 1$), ласточка деревенская (*Hirundo rustica* Linnaeus, $n = 1$), цапля (*A. cinerea*, $n = 1$), трясогузка белая (*Motacilla alba* Linnaeus, $n = 1$) и горлица большая (*Streptopelia orientalis* Latham, $n = 1$). Реки Ланцуг и Чернавка (бассейн оз. Эльтон, Волгоградская обл.), август 2010 и 2014 гг.: улит большой (*Tringa nebularia* Gunnerus, $n = 1$), плавунчик круглоносый (*Phalaropus lobatus* Linnaeus, $n = 1$), чомга (*Podiceps cristatus* Linnaeus, $n = 1$), кулик шилоклювка (*Recurvirostra avosetta* Linnaeus, $n = 1$), пеганка (*Tadorna tadorna* Linnaeus, $n = 1$) и зуек морской (*Charadrius alexandrinus* Linnaeus, $n = 1$). Кулундинская степь (Новосибирская обл.), июль – сентябрь 2012 г.: воробей полевой (*Passer montanus* Linnaeus, $n = 8$), овсянка тростниковая (*Emberiza schoeniclus* Linnaeus, $n = 3$), камышовка барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus* Linnaeus, $n = 2$), скворец обыкновенный (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, $n = 2$), голубь сизый (*Columba livia* Gmelin, $n = 2$), трясогузка белая (*M. alba*, $n = 1$) и чайка озерная (*Larus ridibundus* Linnaeus, $n = 1$).

Отбор проб. Для последующих анализов жирных кислот брались грудные мышцы, т. е. ткань, составляющая основу съедобной биомассы птиц. Пробы мышц массой 0,5–1,0 г

сразу после отбора фиксировали смесью хлороформ : метанол (2 : 1 по объему), далее хранили при $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ до дальнейшей обработки, не более 1 мес. Биохимический анализ ЖК проводили по методике и при условиях, описанных ранее [Gladyshev et al., 2014].

Липиды из проб экстрагировали хлороформом и метанолом в соотношении 2 : 1. Метаноллиз ЖК общих липидов (т. е. образование метиловых эфиров) проводился на водяной бане при температуре $85\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 2 ч. Анализ метиловых эфиров ЖК выполняли на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 6890/5975С, Agilent Technologies, США). Условия анализа: несущий газ – гелий, ввод с делением потока, капиллярная колонка HP-FFAP длиной 30 м и внутренним диаметром 0,25 мм, температура ввода – $250\text{ }^{\circ}\text{C}$, интерфейса – $280\text{ }^{\circ}\text{C}$; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45–450 атомных единиц. Хроматографические пики жирных кислот идентифицировали по полученным масс-спектрам путем сравнения с имеющимися в базе данных NIST-2005 (Agilent Technologies), а также сравнением времен удерживания с таковыми стандартов (Sigma, США). Количественное содержание ЖК в биомассе определяли по величине пика внутреннего стандарта, нонадекановой кислоты 19 : 0, фиксированное количество которой добавляли в пробы перед выполнением экстракции липидов.

При дальнейших расчетах сумма $n-3$ ЖК состояла из следующих кислот: $18:3n-3 + 18:4n-3 + 20:3n-3 + 20:5n-3 + 22:5n-3 + 22:6n-3$; сумма $n-6$ ЖК: $18:2n-6 + 18:3n-6 + 20:2n-6 + 20:3n-6 + 20:4n-6 + 22:4n-6 + 22:5n-6$.

Статистический анализ. Величины стандартных ошибок средних вычислялись общепринятым способом. Для определения достоверности различий между средними применялся дисперсионный анализ (ANOVA), сопровождаемый post-hoc вычислением критерия Фишера для наименьших значимых различий (LSD). Для обработки данных применялся канонический анализ соответствия – метод многомерной классификации, позволяющий свести многомерные данные (таблицы) к меньшему числу измерений (факторов), при котором расстояния (дисперсия) между индивидуальными ячейками (рядами и столб-

цами) представлены в величинах χ^2 , определяемых как аналог инерции [Legendre P., Legendre L., 1998]. Все вычисления проводились с использованием стандартного пакета программ Statistica (версия 9, StatSoft Inc., Tulsa, OK, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во всей совокупности проб обнаружено 79 жирных кислот. Уровни (процент от общей суммы) количественно значимых ЖК приведены в табл. 1, 2. Уровни короткоцепочечных насыщенных ЖК, 12:0 и 14:0, в исследованных видах варьировали незначительно. Однако в представителях отряда Columbiformes, *S. orientalis* и *C. livia*, 12:0 не обнаружена, а 14:0 и 16:0 имели минимальный уровень. Жирные кислоты с разветвленной цепью (изо-кислоты) и с нечетным числом атомов (*i15:0*, *ai15:0*, 15:0, *i17:0*, *ai17:0*, 17:0 и 17:1), имели максимальные (в сумме от 1,9 до 4,8 %) уровни в *A. cinerea*, *P. cristatus*, *T. tadorna* и представителях отряда Charadriiformes (*P. lobatus*, *R. avosetta*, *S. hirundo*, *T. nebularia* и *L. ridibundus*). Из ненасыщенных кислот следует отметить отсутствие $16:2n-4$ и $18:4n-3$ у всех представителей Passeriformes (*P. montanus*, *E. schoenichus*, *A. schoenobaenus*, *S. vulgaris*, *M. alba*, *M. flava* и *H. rustica*) и Columbiformes (*S. orientalis* и *C. livia*). Незаменимая линолевая кислота ($18:2n-6$, ЛК) имела максимальный уровень, $>20\%$, в птицах отряда Columbiformes (*S. orientalis* и *C. livia*). Другая незаменимая кислота, альфа-линоленовая ($18:3n-3$, АЛК), также имела максимальный уровень в *S. orientalis*, при этом ее минимальный уровень отмечен для *C. livia*. Уровень физиологически важной докозагексаеновой кислоты оказался максимальным у представителей отряда Passeriformes: от 8,8 % у *H. rustica* до 19,0 % у *A. schoenobaenus*, тогда как у представителей других отрядов он составил всего от 0,7 % (*P. lobatus*) до 3,7 % (*S. hirundo*). Уровни остальных кислот, включая олеиновую ($18:1n-9$, ОК), арахидоновую ($20:4n-6$, АРК) и эйкозапентаеновую, варьировали без каких-либо очевидных закономерностей как внутри изученных отрядов, так и между ними (см. табл. 1 и 2).

В результате многомерного канонического анализа соответствия в пространстве двух

Среднее содержание количественно значимых жирных кислот (% от суммы ЖК ± стандартная ошибка) в грудных мышцах птиц

	<i>Passer montanus</i> , n = 8	<i>Emberiza schoeniclus</i> , n = 3	<i>Agrosophalus schoenobaenus</i> , n = 2	<i>Sturnus vulgaris</i> , n = 2	<i>Motacilla alba</i> , n = 2	<i>Ardea cinerea</i> , n = 10	<i>Columba livia</i> , n = 2
12:0	0,1 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^{AC}	0,7 ± 0,4 ^B	0,1 ± 0,0 ^{AC}	0,4 ± 0,3 ^C	0,1 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^{AC}
14:0	0,5 ± 0,1 ^A	1,4 ± 0,7 ^A	4,3 ± 0,9 ^B	1,2 ± 0,2 ^A	2,7 ± 2,4 ^B	1,4 ± 0,1 ^A	0,2 ± 0,0 ^A
15:0	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,1 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,0 ± 0,0 ^A
15:1	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,1 ^B	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^B	0,0 ± 0,0 ^A
15:2	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,1 ± 0,0 ^A
16:0	20,6 ± 0,6 ^A	19,3 ± 0,6 ^{AB}	16,7 ± 0,7 ^{BD}	17,8 ± 0,1 ^{ABD}	17,0 ± 0,5 ^{BD}	15,7 ± 0,8 ^D	12,5 ± 0,2 ^C
16:1n-9	0,1 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^{AB}	0,3 ± 0,0 ^{AB}	0,1 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,1 ^B	0,3 ± 0,1 ^{AB}
16:1n-7	1,1 ± 0,1 ^A	0,9 ± 0,1 ^A	3,6 ± 1,6 ^B	2,7 ± 0,0 ^{AB}	2,6 ± 1,6 ^{AB}	8,3 ± 0,5 ^C	1,9 ± 0,2 ^{AB}
17:0	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,6 ± 0,1 ^A	0,0 ± 0,0 ^A
17:1	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,1 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,1 ^B	0,0 ± 0,0 ^A
17:2	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^B	0,0 ± 0,0 ^A
17:3	0,1 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,1 ^{AB}	0,5 ± 0,0 ^C	0,3 ± 0,1 ^B	0,5 ± 0,1 ^C	0,6 ± 0,0 ^C	0,2 ± 0,0 ^{AB}
18:0	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,1 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,1 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	0,0 ± 0,0 ^A
18:1n-9	19,3 ± 0,5 ^A	20,6 ± 0,9 ^A	18,5 ± 2,2 ^A	19,2 ± 1,2 ^A	20,5 ± 1,9 ^A	15,1 ± 0,9 ^B	21,9 ± 1,4 ^A
18:1n-7	10,1 ± 0,4 ^A	8,4 ± 0,9 ^A	9,5 ± 0,3 ^A	18,4 ± 0,1 ^B	11,1 ± 1,7 ^{AC}	16,5 ± 0,5 ^{BD}	14,1 ± 2,3 ^{CD}
18:2n-6	1,7 ± 0,1 ^A	2,2 ± 0,1 ^{AB}	3,2 ± 0,5 ^C	2,0 ± 0,1 ^A	2,9 ± 0,0 ^{BC}	4,8 ± 0,2 ^D	2,4 ± 0,0 ^{AC}
18:3n-3	15,2 ± 0,7 ^A	15,1 ± 0,7 ^A	8,9 ± 2,0 ^{BC}	10,6 ± 1,3 ^B	10,4 ± 1,7 ^B	7,0 ± 0,4 ^C	23,0 ± 1,5 ^D
18:4n-3	1,3 ± 0,1 ^{AB}	0,9 ± 0,3 ^{AC}	2,5 ± 0,2 ^D	2,0 ± 0,4 ^{BD}	3,0 ± 1,0 ^D	2,7 ± 0,1 ^D	0,4 ± 0,2 ^C
20:0	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^B	0,0 ± 0,0 ^A
20:1n-9	0,5 ± 0,0 ^{AB}	0,5 ± 0,0 ^{AB}	0,4 ± 0,0 ^{AC}	0,4 ± 0,0 ^{CD}	0,6 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^D	0,6 ± 0,1 ^B
20:2n-6	0,3 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,1 ^A	0,2 ± 0,0 ^A	0,9 ± 0,1 ^B	0,2 ± 0,0 ^A
20:3n-6	0,3 ± 0,0 ^{AC}	0,3 ± 0,0 ^{AB}	0,2 ± 0,1 ^{AC}	0,2 ± 0,1 ^{AC}	0,1 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^{BC}
20:4n-6	0,3 ± 0,1 ^{AB}	0,1 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^{AB}	0,1 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^{AB}
20:5n-3	6,7 ± 0,2 ^{AB}	4,7 ± 0,2 ^A	4,9 ± 0,7 ^{AB}	8,6 ± 0,0 ^{BD}	7,4 ± 1,2 ^{AB}	9,8 ± 0,8 ^D	14,8 ± 1,0 ^C
22:0	0,0 ± 0,0 ^A	0,0 ± 0,0 ^{AC}	0,1 ± 0,0 ^B	0,0 ± 0,0 ^{AB}	0,1 ± 0,0 ^{BC}	0,2 ± 0,0 ^D	0,0 ± 0,0 ^A
22:1	0,3 ± 0,1 ^A	0,5 ± 0,1 ^{AB}	1,1 ± 0,1 ^{ABC}	1,6 ± 0,1 ^{BC}	1,8 ± 0,4 ^C	3,3 ± 0,3 ^D	0,4 ± 0,2 ^{AB}
22:2	0,2 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^{AB}	0,3 ± 0,0 ^{BC}	0,3 ± 0,0 ^{BC}	0,3 ± 0,0 ^B	0,2 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^{ABC}
22:3	0,5 ± 0,1 ^A	0,6 ± 0,1 ^{AB}	0,2 ± 0,0 ^A	0,4 ± 0,1 ^A	0,3 ± 0,1 ^A	1,0 ± 0,1 ^C	1,0 ± 0,1 ^{BC}
22:4	1,8 ± 0,2 ^A	2,5 ± 0,5 ^B	0,7 ± 0,2 ^C	0,3 ± 0,1 ^C	0,5 ± 0,2 ^C	0,6 ± 0,0 ^C	0,4 ± 0,0 ^C
22:5	1,1 ± 0,1 ^A	2,7 ± 0,7 ^B	2,7 ± 0,2 ^B	2,7 ± 0,0 ^B	3,5 ± 0,1 ^B	1,1 ± 0,1 ^A	2,9 ± 0,8 ^B
24:0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0
22:6n-3	17,3 ± 0,6 ^A	18,0 ± 0,6 ^A	19,0 ± 0,1 ^A	9,4 ± 0,0 ^B	12,5 ± 2,2 ^D	2,8 ± 0,3 ^C	1,5 ± 0,0 ^C

Примечание. Средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам) не имеют достоверных различий по LSD-тесту Фишера (post hoc для дисперсионного анализа ANOVA); при недостоверном ANOVA тест не проводился и буквенные обозначения отсутствуют.

Среднее содержание количественно значимых жирных кислот (% от суммы ЖК) в грудных мышцах птиц (единичные пробы)

	<i>Motacilla flava</i>	<i>Hirundo rustica</i>	<i>Phalaropus lobatus</i>	<i>Recurvirostra avosetta</i>	<i>Sterna hirundo</i>	<i>Tringa nebularia</i>	<i>Charadrius alexandrinus</i>	<i>Larus ridibundus</i>	<i>Podiceps cristatus</i>	<i>Tadorna tadorna</i>	<i>Streptopelia orientalis</i>
12:0	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0
14:0	1,2	0,6	1,7	1,7	0,6	1,2	0,9	0,8	1,0	1,3	0,1
i15:0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0
aa15:0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0
15:0	0,1	0,1	0,5	0,5	0,5	0,3	0,1	0,4	0,3	0,3	0,0
16:0	16,3	14,5	17,9	15,9	15,2	14,1	17,4	11,2	12,5	15,5	10,1
16:1n-9	0,0	0,3	0,2	0,2	0,0	0,2	0,3	0,3	0,3	0,1	0,2
16:1n-7	1,2	4,5	6,7	7,9	4,2	3,1	3,7	4,3	3,5	6,2	0,8
i17:0	0,1	0,1	0,1	0,2	0,5	0,2	0,1	0,1	0,3	0,2	0,0
aa17:0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,3	0,0	0,1	0,1	0,1	0,0
16:2n-4	0,0	0,0	0,6	1,0	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,9	0,0
17:0	0,5	0,4	0,9	0,7	0,9	0,9	0,3	0,7	1,0	0,9	0,1
17:1	0,2	0,2	0,3	0,7	0,6	0,3	0,2	0,6	0,4	0,3	0,0
18:0	21,0	16,2	18,1	14,8	20,9	21,2	14,8	20,6	21,4	17,9	20,3
18:1n-9	8,7	23,9	16,5	14,1	15,8	15,0	23,8	18,4	11,6	11,5	8,1
18:1n-7	3,5	2,7	3,2	4,4	3,5	3,4	3,0	3,3	5,8	5,7	1,9
18:2n-6	12,5	12,0	7,2	7,5	6,0	12,0	13,1	10,6	10,3	8,5	22,3
18:3n-3	2,8	2,9	2,9	1,8	2,8	2,5	4,5	2,1	3,7	1,4	14,8
18:4n-3	0,0	0,0	0,2	0,4	0,2	0,0	0,1	0,0	0,2	0,2	0,0
20:0	0,6	0,4	0,5	0,4	0,4	0,6	0,3	0,5	0,5	0,6	0,6
20:1n-9	0,2	0,2	0,1	0,6	0,5	0,0	0,3	0,6	0,5	0,4	0,3
20:2n-6	0,2	0,1	0,0	0,0	0,3	0,1	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1
20:3n-6	0,1	0,1	0,0	0,4	0,3	0,2	0,2	0,3	0,5	0,6	0,4
20:4n-6	6,8	5,9	9,2	7,7	14,7	13,9	8,0	14,4	12,2	4,2	10,8
20:3n-3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,4	0,1	0,0	0,0	0,2
20:5n-3	2,5	1,1	7,8	8,7	2,4	4,1	2,8	3,8	6,0	11,6	2,5
22:0	0,2	0,2	0,3	0,3	0,2	0,3	0,2	0,5	0,3	0,5	0,2
22:4n-6	0,4	0,3	0,5	1,0	1,0	0,6	0,5	0,9	1,3	0,6	0,2
22:5n-6	0,5	0,6	0,2	0,1	0,9	0,1	0,2	0,8	0,3	0,1	0,1
22:5n-3	5,2	2,4	1,5	3,5	1,0	2,4	1,3	0,9	2,5	5,5	2,4
24:0	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,2	0,2	0,4	0,2
22:6n-3	13,5	8,8	0,7	1,1	3,7	1,6	2,0	2,9	1,0	1,9	2,1

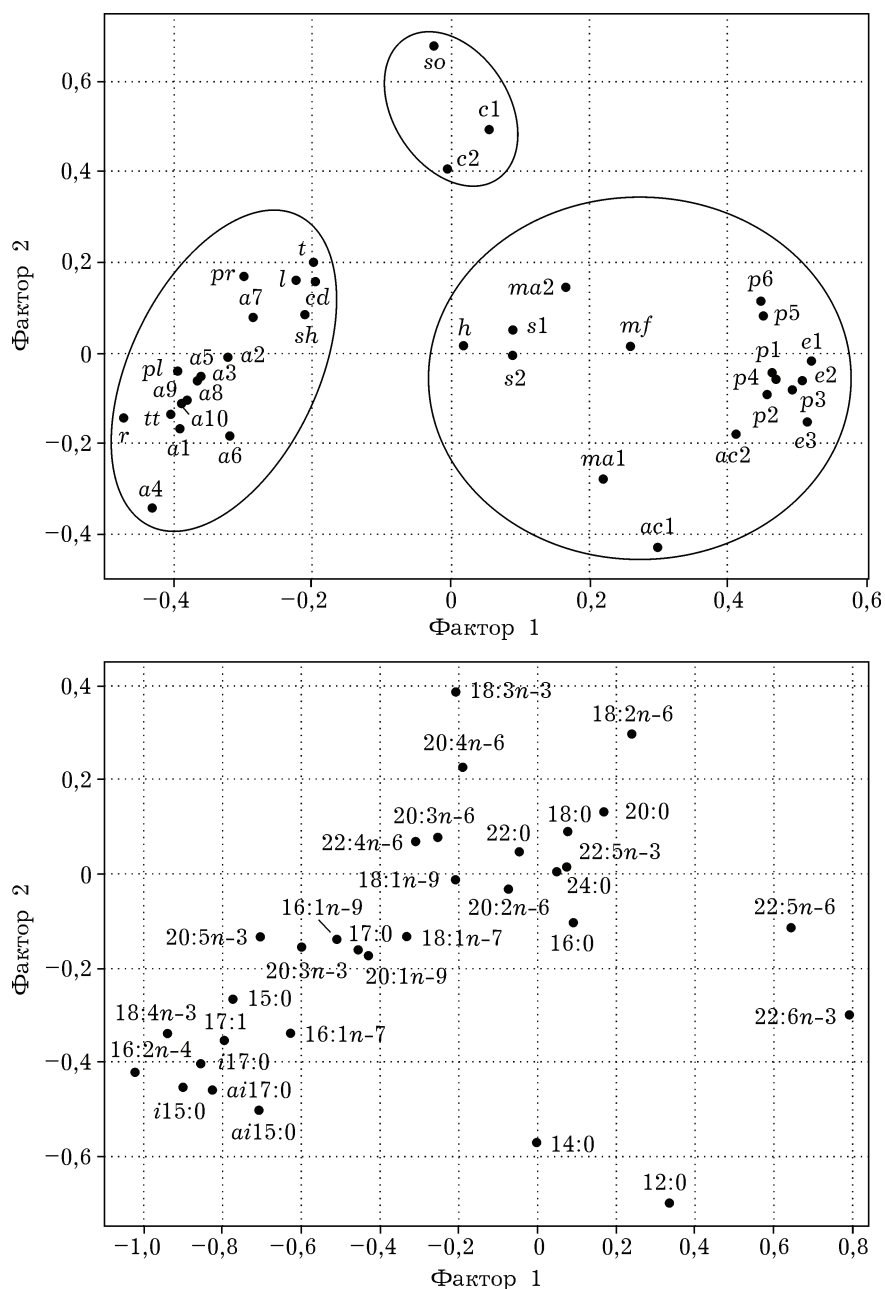


Рис. 1. Канонический анализ соответствия видов птиц и их жирнокислотного состава.

ас – камышовка барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*); р – воробей полевой (*Passer montanus*); h – ласточка деревенская (*Hirundo rustica*); mf – трясогузка желтая (*Motacilla flava*); ма – трясогузка белая (*Motacilla alba*); е – овсянка тростниковая (*Emberiza schoeniclus*); s – скворец обыкновенный (*Sturnus vulgaris*); pl – плавунчик круглоносый (*Phalaropus lobatus*); r – кулик шилоклювка (*Recurvirostra avosetta*); sh – крачка речная (*Sterna hirundo*); t – улит большой (*Tringa nebularia*); cd – зюк морской (*Charadrius alexandrinus*); l – чайка озерная (*Larus ridibundus*); pr – чомга (*Podiceps cristatus*); tt – пеганка (*Tadorna tadorna*); а – цапля серая (*Ardea cinerea*); so – горлица большая (*Streptopelia orientalis*); с – голубь сизый (*Columba livia*). Цифры обозначают номера проб, собранных в нескольких повторностях

канонических факторов выделен кластер, включающий виды отряда Passeriformes, кластер, образованный видами отряда Columbiformes, и кластер, содержащий все остальные изученные виды (см. рисунок). Первый

канонический фактор, отображающий 49,2 % общей дисперсии (инерции), обусловлен в первую очередь различиями между уровнями 16:2n-4, 18:4n-3, а также изо- и нечетных ЖК в околотовдных и водоплавающих

Т а б л и ц а 3

Содержание эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислот (мг/г сырой массы) в грудных мышцах птиц из природных местообитаний.

Вид	ЭПК	ДГК	Сумма	$n-6/n-3$
Отряд Воробьинообразные (Passeriformes)				
Камышовка барсучок (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>)	0,2	3,5	3,7	0,6
Воробей полевой (<i>Passer montanus</i>)	0,0	2,8	2,8	1,3
Ласточка деревенская (<i>Hirundo rustica</i>)	0,3	2,4	2,7	1,3
Трясогузка желтая (<i>Motacilla flava</i>)	0,4	2,3	2,7	0,9
Трясогузка белая (<i>Motacilla alba</i>)	0,3	1,8	2,5	0,9
Овсянка тростниковая (<i>Emberiza schoeniclus</i>)	0,1	2,4	2,5	1,1
Скворец обыкновенный (<i>Sturnus vulgaris</i>)	0,3	1,5	1,8	1,3
Отряд Ржанкообразные (Charadriiformes)				
Плавунчик круглоносый (<i>Phalaropus lobatus</i>)	2,1	0,2	2,3	1,3
Кулик шилоклювка (<i>Recurvirostra avosetta</i>)	2,0	0,2	2,2	1,1
Крчка речная (<i>Sterna hirundo</i>)	0,4	0,7	1,1	2,2
Улит большой (<i>Tringa nebularia</i>)	0,8	0,3	1,1	2,5
Зуек морской (<i>Charadrius alexandrinus</i>)	0,5	0,4	0,9	2,0
Чайка озёрная (<i>Larus ridibundus</i>)	0,5	0,4	0,9	2,8
Отряд Гусеобразные (Anseriformes)				
Пеганка (<i>Tadorna tadorna</i>)	1,6	0,3	1,9	0,7
Отряд Поганкообразные (Podicipediformes)				
Чомга (<i>Podiceps cristatus</i>)	1,3	0,2	1,5	1,9
Отряд Аистообразные (Ciconiiformes)				
Цапля серая (<i>Ardea cinerea</i>)	0,6	0,6	1,2	1,9
Отряд Голубеобразные (Columbiformes)				
Горлица большая (<i>Streptopelia orientalis</i>)	0,3	0,2	0,5	1,5
Голубь сизый (<i>Columba livia</i>)	0,1	0,2	0,3	8,2

Примечание. Ранжировано по максимальным значениям суммы ЭПК+ДГК в отрядах.

птицах, и уровнем $22:6n-3$ в видах отряда Passeriformes и в других видах (см. рисунок). Второй канонический фактор, отображающий 17,5 % инерции, обусловлен в основном различиями в уровнях $18:3n-3$ и $18:2n-6$ и уровнем $12:0$ у видов отряда Columbiformes и прочих птиц (см. рисунок).

Содержание в сырой массе двух физиологически значимых полиненасыщенных жирных кислот, ЭПК и ДГК, приведено в табл. 3. Максимальные значения содержания ЭПК обнаружены в отряде Charadriiformes. Также высокие (>1 мг/г) значения содержания ЭПК оказались у *T. tadorna* (Anseriformes) и *P. cristatus* (Podicipediformes). Максимальные значения содержания ДГК стали отличительной чертой птиц отряда Passeriformes. У всех изученных видов обнаружены низкие значения соотношения сумм ЖК $n-6/n-3$, за исключением *C. livia* (см. табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенного исследования изучен состав и содержание ЖК у двух основных групп птиц, а именно питающихся в воде и на суше. В первую группу вошли представители водоплавающих и околоводных птиц, основную пищу которых составляют водные беспозвоночные, амфибии и рыбы: плавунчик *P. lobatus* [Rubega, Inouye, 1994], кулик *R. avosetta* [Goutner, 1985], крчка *S. hirundo* [Bugoni, Vooren, 2004; Danhardt et al., 2011], улит *T. nebularia* [Kalejta, 1993], зуек *C. alexandrinus* [Castro et al., 2009; Pedro, Ramos, 2009], чайка *L. ridibundus* [Moreira, 1995; Kubetzki, Garthe, 2003], пеганка *T. tadorna* [Anders et al., 2009; Ferns, Reed, 2009], чомга *P. cristatus* [Gwiazda, 1997; Gagliardi et al., 2007] и цапля *A. cinerea* [Fasola, Cardarelli, 2015]. Вторую группу составляли птицы, в питании

которых в различных соотношениях присутствует животная и растительная пища, добываемая на суше: камышовка *A. schoenobaenus* [Bibby et al., 1976; Schaub, Jenni, 2001; Zając, Solarz, 2004; Surmacki, 2005], воробей *P. montanus* [Sakurai, 2011], ласточка *H. rustica* [Orłowski, Karg, 2013; Orłowski et al., 2014], трясогузка желтая *M. flava* [Gilroy et al., 2009], овсянка *E. schoenichlus* [Orłowski et al., 2013], скворец *S. vulgaris* [Rhymer et al., 2012], горлица *S. orientalis* [Nakamura, Matsuoka, 1987] и голубь *C. livia* [Baldaccini et al., 2000]. Трясогузка белая *M. alba* способна питаться как взрослыми наземными насекомыми, в том числе летающими, так и водными личинками и куколками насекомых, добывая их у кромки воды [Davies, 1976], поэтому данный вид, вероятно, следует рассматривать как промежуточный между двумя обсуждаемыми группами птиц.

В результате многомерного канонического анализа соответствия группа водоплавающих и околоводных птиц отделилась от “сухопутных”. Однако, вопреки исходной гипотезе, основными факторами этого разделения видов в многомерном пространстве оказались не ЭПК и ДГК, а маркер диатомовых водорослей $16:2n-4$ и бактериальные кислоты с нечетным числом атомов углерода и разветвленной углеродной цепью. Более того, группу птиц с наземными объектами питания, представителей отряда Passeriformes, отделял от остальных видов высокий уровень ДГК.

Высокий (>20 %) уровень ДГК у представителей Passeriformes ранее отмечен в некоторых работах [Klaiman et al., 2009; Rodríguez-Turiénzo et al., 2010], однако сравнение с другими группами птиц не проводилось, и количественное содержание в биомассе не определялось. Количественное содержание ДГК в биомассе птиц отряда Passeriformes измерено нами впервые, и обнаруженные высокие значения оказались полной неожиданностью. Как отмечалось, большинство изученных видов данного отряда являются в основном насекомоядными, из них только трясогузка белая *M. alba* добывает часть пищи (личинки и куколки насекомых) из воды (прибрежного ила). При этом содержание ДГК в биомассе обсуждаемых видов отряда Passeriformes составляло от 1,5 до 3,5 мг/г сырой массы, т. е. существенно пре-

вышало это значение не только у водоплавающих и околоводных птиц отрядов Charadriiformes, Anseriformes, Podicipediformes и Ciconiiformes, но и у многих видов рыб [Gladyshev et al., 2013].

Каков источник ДГК в биомассе птиц отряда Passeriformes? Отмечалось, что основу их пищи составляют насекомые. Однако наземные насекомые, как известно, не содержат ДГК, как и ЭПК [Ryan et al., 1982; Buckner, Hagen, 2003; Wang et al., 2006]. Наряду с наземными насекомыми, исследованные виды отряда Passeriformes потребляют также имаго амфибионтных насекомых [Карпенко, Чернышов, 1981; Чернышов, 1981; Прокофьева, 2004; Zając, Solarz, 2004; Gilroy et al., 2009], среди которых особенная роль отводится стрекозам. Например, в рационе желтой трясогузки Odonata (в основном *Sympetrum* spp.) составляют 64,2 % от объема всего корма [Карпенко, Чернышов, 1981; Чернышов, 1981]; всего в питании воробьиных птиц обнаружены представители девяти родов, шести семейств и двух подотрядов (Zygoptera и Anisoptera) стрекоз [Прокофьева, 2004]. Тем не менее амфибионтные насекомые содержат очень мало ДГК [Gladyshev et al., 2011; Sushchik et al., 2013]. Остается предположить, что виды отряда Passeriformes имеют достаточно редкую среди животных способность к синтезу больших количеств ДГК из незаменимой альфа-линоленовой кислоты ($18:3n-3$, АЛК) и из ЭПК. АЛК в большом количестве содержится в некоторых наземных насекомых, которыми питаются Passeriformes, например, в бабочках [Wang et al., 2006; Sakurai, 2011]. В свою очередь, имаго амфибионтных насекомых (включая стрекоз), которые также входят в рацион Passeriformes, содержат достаточно много ЭПК [Gladyshev et al., 2011; Sushchik et al., 2013].

Физиолого-биохимическое значение высокого содержания ДГК в грудных мышцах представителей отряда Passeriformes не вполне понятно. Как известно, ДГК является основным компонентом фосфолипидов мембран сетчатки глаз и клеток коры головного мозга, т. е. она играет основную роль в функционировании органов зрения и нервной системы [Lauritzen et al., 2001; SanGiovanni, Chew, 2005; Bazan, 2009]. Действительно, экспериментально установлено, что способность птенцов к

обучению клевать полезную добычу и избежать вредную снижается при низком содержании $n-3$ ПНЖК в диете матери [Fronte et al., 2008]. Кроме того, хорошо известна гипотеза “мембранного управления скоростью метаболизма”, основанная на обратной аллометрической корреляции содержания ДГК в различных тканях позвоночных животных, включая мышцы, и размеров тела [Hulbert, 2007; Pierce, McWilliams, 2014]. Для позвоночных теплокровных животных с относительно небольшой массой тела, таких как большинство видов отряда Passeriformes, характерны высокие значения скорости метаболического обмена (т. е. количества кислорода, потребляемого в единицу времени на единицу массы тела) [Londono et al., 2015]. В свою очередь, показано, что высокое содержание ДГК в метаболически активных мембранах мелких теплокровных животных обеспечивает высокую скорость работы “энергетических” ферментов – трансмембранных ионных насосов с АТФ-синтазной активностью [Wu et al., 2004; Hulbert, 2007]. Таким образом, содержание ДГК в мышечных тканях представителей Passeriformes может отражать относительно высокую скорость метаболического обмена этих животных. Следует отметить, что чрезвычайно высокое накопление ДГК в грудных мышцах птиц отряда Passeriformes по сравнению с другими отрядами для обеспечения требуемой скорости метаболического обмена происходит не за счет пищевых источников, а за счет собственного синтеза.

Наряду с семью представителями отряда Passeriformes, в нашем исследовании относительно большим числом видов (6) представлен другой отряд – Charadriiformes. У изученных представителей Charadriiformes уровни ЭПК и ДГК варьировали в пределах 2,4–8,7 % и 0,9–2,4 % соответственно. В то же время, по литературным данным, у морских арктических птиц отряда Charadriiformes уровни ЭПК в мышцах варьировали от 3,6 до 14,2 %, а уровни ДГК – от 2,5 до 9,0 % [Wold et al., 2011], т. е. в среднем значительно превышали эти значения у Charadriiformes, обитающих или откармливаемых в период перелета на пресноводных и соленых озерах и реках. Жирные кислоты семейства $n-6$, а именно незаменимая линолевая и ара-

хидоновая кислоты в изученных птицах отряда Charadriiformes составляли 6,0–13,1 % и 8,0–14,7 % соответственно, тогда как в морских птицах этого же отряда ЛК и АРК варьировали в пределах 3,3–4,8 % и 4,3–10,1 % соответственно [Wold et al., 2011]. Таким образом, озерные и речные Charadriiformes имели в среднем более высокие уровни ЛК и АРК, чем морские.

На примере пресноводных и морских околводных и водных млекопитающих показано, что у пресноводных видов выше уровень $n-6$ кислот в биомассе вследствие большего вклада наземных источников пищи [Koussoroplis et al., 2008]. Предложено для определения вклада наземных источников пищи использовать соотношение ДГК/ЛК, которое оказалось существенно выше у морских млекопитающих, чем у пресноводных [Koussoroplis et al., 2008]. Результаты наших исследований позволяют распространить упомянутые представления на птиц. Действительно, уровень $n-6$ кислот (ЛК и АРК) у пресноводных Charadriiformes оказался выше, чем у морских. Более того, соотношение ДГК/ЛК у исследованных видов Charadriiformes варьировало в пределах 0,10–0,61, тогда как у морских видов оно составило 0,69–2,57 (рассчитано по данным A. Wold et al. [2011]). Однако следует также отметить, что более высокий уровень АРК у птиц может быть связан не только с вкладом наземных пищевых источников, но и с более высокой долей в диете животной пищи [Ramirez et al., 2009]. Кроме того, уровень АРК в мышцах птиц может зависеть от особенностей процессов терморегуляции [Ven-Hamo et al., 2013].

Изложенные рассуждения и сравнения основывались на данных об уровнях отдельных ЖК в тканях птиц, выражаемых в процентах от их общего количества. Однако при анализе трофических взаимодействий в экосистемах важно знать не столько уровни ЖК, сколько их количественное содержание в биомассе. К сожалению, количественных данных о содержании ЖК на единицу биомассы диких птиц, требующих применения внутреннего стандарта при хроматографии, в литературе крайне мало. Поэтому мы можем сравнить установленные нами количественные значения содержания ЭПК и ДГК с данными только одной работы. Опубликован-

ное содержание ЭПК и ДГК в грудных мышцах фазана *Phasianus colchicus* (Galliformes) составило соответственно 0,023 и 0,437 мг/г, лысухи *Fulica atra* (Gruiformes) – 0,495 и 0,387 мг/г, кряквы *Anas platyrhynchos* (Anseriformes) – 0,258 мг/г и 0,261 мг/г сырой массы [Nuernberg et al., 2011]. В целом значения содержания ЭПК и ДГК, полученные в ходе нашего исследования, оказались сопоставимы с приведенными литературными данными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние годы при обсуждении вопроса о соотношении влияния диетических и генетических факторов на жирнокислотный состав животных исследователи приводят все больше доказательств в пользу ведущей роли генотипа (видовой принадлежности) [Makhutova et al., 2011; Gladyshev et al., 2012; Lau et al., 2012]. В нашей работе также показано, что состав ЖК отдельного таксона – отряда Passeriformes – достоверно отличается от такового у птиц всех других отрядов. Более того, вопреки изначально выдвинутой гипотезе, наивысшее содержание ДГК в биомассе имели виды Passeriformes, потребляющие пищу в основном наземного происхождения, практически лишенную этой жирной кислоты. Напротив, водоплавающие и околоводные птицы из других отрядов, потребляющие водную биоту, богатую ДГК, содержали в своей биомассе достоверно меньше ДГК, чем представители отряда Passeriformes.

Работа поддержана Государственным заданием Министерства образования и науки РФ Сибирскому федеральному университету на выполнение НИР № 6.1089.214/К, Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ, темы № 51.1.1 и № VI.51.1.9, грантами РФФИ №13-04-00860 и №13-04-00740.

ЛИТЕРАТУРА

- Карпенко С. В., Чернышов В. М. Характеристика зараженности гельминтами желтой и желтоголовой трясогузок в связи с особенностями их экологии // Экология и биоценоотические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 240–244.
- Прокофьева И. В. Роль стрекоз Odonata в питании птиц // Рус. орнитол. журн. 2004. Т. 13. Экспресс-выпуск 257. С. 299–303.
- Чернышов В. М. К сравнительной экологии желтой и желтоголовой трясогузок в условиях совместного обитания в Северном Казахстане и Барабе // Экология и биоценоотические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 138–160.
- Anders N. R., Churchyard T., Hiddink J. G. Predation of the shelduck *Tadorna tadorna* on the mud snail *Hydrobia ulvae* // Aquat. Ecol. 2009. Vol. 43. P. 1193–1199.
- 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. Journ. Fish. Aquat. Sci. 2001. Vol. 58. P. 122–137.
- Baldaccini N. E., Giunchi D., Mongini E., Ragionieri L. Foraging flights of wild rock doves (*Columba l. livia*): a spatio-temporal analysis // Ital. Journ. Zool. 2000. Vol. 67. P. 371–377.
- Ballinger A., Lake P. S. Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // Mar. Freshwater Res. 2006. Vol. 57. P. 15–28.
- Baxter C. V., Fausch K. D., Saunders W. C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // Freshwater Biol. 2005. Vol. 50. P. 201–220.
- Bazan N. G. Cellular and molecular events mediated by docosahexaenoic acid-derived neuroprotectin D1 signaling in photoreceptor cell survival and brain protection // Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids. 2009. Vol. 81. P. 205–211.
- Ben-Hamo M., McCue M. D., Khozin-Goldberg I., McWilliams S. R., Pinshow B. Ambient temperature and nutritional stress influence fatty acid composition of structural and fuel lipids in Japanese quail (*Coturnix japonica*) tissues // Comp. Biochem. Physiol. A. 2013. Vol. 166. P. 244–250.
- Bibby C. J., Green R. E., Pepler G. R. M., Pepler P. A. Sedge Warbler migration and reed aphids // Brit. Birds. 1976. Vol. 69. P. 384–399.
- Buckner J. S., Hagen M. M. Triacylglycerol and phospholipid fatty acids of the silverleaf whitefly: Composition and biosynthesis // Arch. Insect Biochem. Physiol. 2003. Vol. 53. P. 66–79.
- Bugoni L., Vooren C. M. Feeding ecology of the Common Tern *Sterna hirundo* in a wintering area in southern Brazil // Ibis. 2004. Vol. 146. P. 438–453.
- Castro M., Masero J. A., Pérez-Hurtado A., Amat J. A., Megina C. Sex-related seasonal differences in the foraging strategy of the Kentish Plover // The Condor. 2009. Vol. 111. P. 624–632.
- Danhardt A., Fresemann T., Becker P. H. To eat or to feed? Prey utilization of Common Terns *Sterna hirundo* in the Wadden Sea // J. Ornithol. 2011. Vol. 152. P. 347–357.
- Davies N. B. Food, flocking and territorial behaviour of the pied wagtail (*Motacilla alba yarrellii* Gould) in winter // J. Anim. Ecol. 1976. Vol. 45. P. 235–253.
- Fasola M., Cardarelli E. Long-term changes in the food resources of a guild of breeding Ardeinae (Aves) in Italy // Ital. Journ. Zool. 2015. Vol. 82, N 2. P. 238–250.
- Ferns P. N., Reed J. P. Effects of the Cardiff Bay tidal barrage on the abundance, ecology and behaviour of shelducks *Tadorna tadorna* // Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 2009. Vol. 19. P. 466–473.
- Fronte B., Paci G., Montanari G., Bagliacca M. Learning ability of 1-d-old partridges (*Alectoris rufa*) from eggs laid by hens fed with different n-3 fatty acid concentrations // Br. Poult. Sci. 2008. Vol. 49. P. 776–780.

- Gagliardi A., Martinoli A., Preatoni D., Wauters L. A., Tosi G. From mass of body elements to fish biomass: a direct method to quantify food intake of fish eating birds // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 583. P. 213–222.
- Gilroy J. J., Anderson G. Q. A., Grice P. V., Vickery J. A., Watts P. N., Sutherland W. J. Foraging habitat selection, diet and nesting condition in Yellow Wagtails *Motacilla flava* breeding on arable farmland // *Bird Study*. 2009. Vol. 56. P. 221–232.
- Gladyshev M. I., Arts M. T., Sushchik N. N. Preliminary estimates of the export of ω -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. New York: Springer, 2009. P. 179–209.
- Gladyshev M. I., Kharitonov A. Y., Popova O. N., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalacheva G. S. Quantitative estimation of dragonfly role in transfer of essential polyunsaturated fatty acids from aquatic to terrestrial ecosystems // *Dokl. Biochem. Biophys.* 2011. Vol. 438. P. 141–143.
- Gladyshev M. I., Lepskaya E. V., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Malyshevskaya K. K., Markevich G. N. Comparison of polyunsaturated fatty acids content in filets of anadromous and landlocked sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* // *J. Food Sci.* 2012. Vol. 77. P. C1306–C1310.
- Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Gubanenko G. A., Rechkina E. A., Kalachova G. S., Sushchik N. N. Livers of terrestrial production animals as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids for humans: an alternative to fish? // *Eur. Journ. Lipid Sci. Technol.* 2015. Vol. 117. P. 1417–1421.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // *Prostaglandins Other Lipid Mediators*. 2013. Vol. 107. P. 117–126.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Gubanenko G. A., Kalachova G. S., Rechkina E. A., Malyshevskaya K. K. Effect of the way of cooking on contents of essential polyunsaturated fatty acids in filets of zander // *Czech Journ. Food Sci.* 2014. Vol. 32. P. 226–231.
- Goutner V. Breeding ecology of the avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) in the Evros delta (Greece) // *Bonn. Zool. Beitr.* 1985. Vol. 36. P. 37–50.
- Gratton C., Vander Zanden M. J. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems // *Ecology*. 2009. Vol. 90. P. 2689–2699.
- Gwiazda R. Foraging ecology of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus* L.) at a mesotrophic-eutrophic reservoir // *Hydrobiologia*. 1997. Vol. 353. P. 39–43.
- Hulbert A. J. Membrane fatty acids as pacemakers of animal metabolism // *Lipids*. 2007. Vol. 42. P. 811–819.
- Kalejta B. Diets of shorebirds at the Berg River estuary, South Africa: spatial and temporal variation // *Ostrich: Journ. African Ornithol.* 1993. Vol. 64. P. 123–133.
- Klaiman J. M., Price E. R., Guglielmo C. G. Fatty acid composition of pectoralis muscle membrane, intramuscular fat stores and adipose tissue of migrant and wintering white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*) // *J. Exp. Biol.* 2009. Vol. 212. P. 3865–3872.
- Koussoroplis A. M., Lemarchand C., Bec A., Desvillettes C., Amblard C., Fournier C., Berny P., Bourdier G. From aquatic to terrestrial food webs: decrease of the docosahexaenoic acid/linoleic acid ratio // *Lipids*. 2008. Vol. 43. P. 461–466.
- Kubetzki U., Garthe S. Distribution, diet and habitat selection by four sympatrically breeding gull species in the south-eastern North Sea // *Mar. Biol.* 2003. Vol. 143. P. 199–207.
- 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.
- Lauritzen L., Hansen H. S., Jorgensen M. H., Michaelsen K. F. The essentiality of long chain n -3 fatty acids in relation to development and function of the brain and retina // *Prog. Lipid Res.* 2001. Vol. 40. P. 1–94.
- Legendre P., Legendre L. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Science, 1998. 854 p.
- Londono G. A., Chappell M. A., Castaneda M. R., Jankowski J. E., Robinson S. K. Basal metabolism in tropical birds: latitude, altitude, and the “pace of life” // *Funct. Ecol.* 2015. Vol. 29. P. 338–346.
- 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.
- Moreira F. Diet of black-headed gulls *Larus ridibundus* on emerged intertidal areas in the Tagus Estuary (Portugal): predation or grazing? // *J. Avian Biol.* 1995. Vol. 26. P. 277–282.
- Nakamura K., Matsuoka S. The feeding from edge towards inner part in soybean plot in rufous turtle dove, *Streptopelia orientalis* (Latham) and the estimation of passing rate of the flock // *Res. Popul. Ecol.* 1987. Vol. 20. P. 45–55.
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2001. Vol. 98. P. 166–170.
- Nuernberg K., Slamecka J., Mojto J., Gasparik J., Nuernberg G. Muscle fat composition of pheasants (*Phasianus colchicus*), wild ducks (*Anas platyrhynchos*) and black coots (*Fulica atra*) // *Eur. Journ. Wildl. Res.* 2011. Vol. 57. P. 795–803.
- Orłowski G., Karg J. Diet breadth and overlap in three sympatric aerial insectivorous birds at the same location // *Bird Study*. 2013. Vol. 60. P. 475–483.
- Orłowski G., Karg J., Czarnecka J. Substantial contribution of invertebrates to the diet of a winter seed-eater, the reed bunting *Emberiza schoeniclus*, wintering in a sewage farm in south-western Poland // *Biol. Journ. Linn. Soc.* 2013. Vol. 108. P. 429–433.
- Orłowski G., Karg J., Karg G. Functional invertebrate prey groups reflect dietary responses to phenology and farming activity and pest control services in three sympatric species of aerially foraging insectivorous birds // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, N 12. P. e114906. doi:10.1371/journal.pone.0114906.
- Pedro P., Ramos J. A. Diet and prey selection of shorebirds on salt pans in the Mondego Estuary, Western Portugal // *Ardeola*. 2009. Vol. 56. P. 1–11.
- Pierce B. J., McWilliams S. R. The fat of the matter: How dietary fatty acids can affect exercise performance // *Integr. Comp. Biol.* 2014. Vol. 54. P. 903–912.
- Ramirez F., Jover L., Sanpera C., Ruiz X., Pique E., Guitart R. Combined measurements of egg fatty acids and stable isotopes as indicators of feeding ecology in lake-dwelling birds // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 1832–1842.

- Ryan R. O., De Renobales M., Dillwith J. W., Heisler C. R., Blomquist G. J. Biosynthesis of myristate in an aphid: involvement of a specific acyithioesterase // Arch. Biochem. Biophys. 1982. Vol. 213. P. 26–36.
- Rodríguez-Turiénzo L., Díaz O., Sanmartín B., Cobos A. Characterization of meat from two game birds: thrush (*Turdus philomelos*) and turtle dove (*Streptopelia turtur*) // CyTA – Journ. Food. 2010. Vol. 8. P. 209–215.
- Rubega M., Inouye C. Prey switching in red-necked phalaropes *Phalaropus lobatus*: feeding limitations, the functional response and water management at Mono Lake, California, USA // Biol. Conserv. 1994. Vol. 70. P. 205–210.
- Rhymer C. M., Devereux C. L., Denny M. J. H., Whittingham Mark J. Diet of Starling *Sturnus vulgaris* nestlings on farmland: the importance of *Tipulidae* larvae // Bird Study. 2012. Vol. 59. P. 426–436.
- Sakurai R. Field observation of predation on adult lepidoptera by the tree sparrow *Passer montanus saturatus* // Entomol. Sci. 2011. Vol. 14. P. 162–165.
- SanGiovanni J. P., Chew E. Y. The role of ω -3 long-chain polyunsaturated fatty acids in health and disease of the retina // Prog. Retin. Eye Res. 2005. Vol. 24. P. 87–138.
- Schaub M., Jenni L. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route // Oecologia. 2001. Vol. 128. P. 217–227.
- Surmacki A. Do dense and fast growing crops provide foraging habitats for insectivorous birds? // Pol. Journ. Ecol. 2005. Vol. 53. P. 129–133.
- Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Gladyshev M. I., Belevich O. E., Kalachova G. S., Kolmakova A. A. Comparison of fatty acid contents and composition in major lipid classes of larvae and adults of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from a steppe region // Insect Sci. 2013. Vol. 20. P. 585–600.
- Wang Y., Lin D. S., Bolewicz L., Connor W. E. The predominance of polyunsaturated fatty acids in the butterfly *Morpho peleides* before and after metamorphosis // J. Lipid Res. 2006. Vol. 47. P. 530–536.
- Wold A., Jæger I., Hop H., Gabrielsen G. W., Falk-Petersen S. Arctic seabird food chains explored by fatty acid composition and stable isotopes in Kongsfjorden, Svalbard // Polar Biol. 2011. Vol. 34. P. 1147–1155.
- Wu B. J., Hulbert A. J., Storlien L. H., Else P. L., Membrane lipids and sodium pumps of cattle and crocodiles: an experimental test of the membrane pacemaker theory of metabolism // Amer. Journ. Physiol. 2004. Vol. 287. P. R633–R641.
- Zajac T., Solarz W. Low incidence of polygyny revealed in a long term study of The Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* in natural wetlands of the S. Poland // Acta Ornithologica. 2004. Vol. 39. P. 83–86

Comparison of Fatty Acid Compositions in Birds Feeding in Aquatic and Terrestrial Ecosystems

M. I. GLADYSHEV^{1,2}, O. N. POPOVA³, O. N. MAKHUTOVA¹, T. D. ZINCHENKO⁴, L. V. GOLOVATYUK⁴, Yu. A. YURCHENKO³, G. S. KALACHEVA¹, A. V. KRYLOV⁵, N. N. SUSHCHIK^{1,2}

¹ Institute of Biophysics, SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50

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

³ Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11

⁴ Institute of Ecology of the Volga River Basin, RAS
445003, Togliatti, Komzina str., 10

⁵ I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
152742, Yaroslavl Oblast, Borok
E-mail: makhutova@ibp.krasn.ru

Fatty acid (FA) contents and compositions in pectoral muscles of 18 species of birds from Novosibirsk, Volgograd, and Yaroslavl oblasts were studied. Three groups of birds that had significantly different FA compositions were distinguished based on multivariate statistical analysis: Passeriformes, Columbiformes, and a group of waterfowl and waterbird species (Charadriiformes, Anseriformes, Podicipediformes, and Ciconiiformes). The highest content of physiologically important docosahexaenoic fatty acid (22:6n-3, DHA), which is considered as a marker of aquatic food, was surprisingly found in the biomass of Passeriformes which are terrestrial feeders, rather than in the biomass of waterfowls and waterbirds. It was suggested that Passeriformes species have an ability to synthesize large quantities of DHA from short-chain ω -3 fatty acids, which is rare among animals.

Key words: polyunsaturated fatty acids, birds, aquatic ecosystems, terrestrial ecosystems.