

Состав и содержание жирных кислот доминирующих видов хирономид соленого сибирского озера на разных стадиях развития

О. Н. МАХУТОВА^{1,2}, Е. В. БОРИСОВА², С. П. ШУЛЕПИНА², А. А. КОЛМАКОВА¹, 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

Статья поступила 17.11.2016

Принята к печати 25.11.2016

АННОТАЦИЯ

Исследованы состав жирных кислот и содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) личинок и имаго хирономид из соленого оз. Ши́ра. Личинки разных родов достоверно отличались по жирнокислотному составу и содержанию незаменимых ПНЖК и при этом занимали разные экологические ниши: виды рода *Chironomus* с низким содержанием ПНЖК ($0,2\text{--}0,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) населяли глубоководную часть озера, а более богатые ПНЖК ($2,3 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) *Glyptotendipes barbipes* обитали на литорали. Различия, вероятно, обуславливались разными спектрами питания этих видов, а также филогенетическим фактором. Сравнение моновидовых проб *G. barbipes* не выявило различий в содержании ПНЖК у личинок и имаго, т. е. мы не подтвердили сведения об увеличении содержания этих кислот при метаморфозе хирономид. Таким образом, в расчетах потоков ПНЖК, связанных с вылетом хирономид из водоемов, могут использоваться данные о содержании ПНЖК в личинках, однако следует учитывать их видовую принадлежность вследствие высокой вариабельности содержания ПНЖК у Chironomidae.

Ключевые слова: жирные кислоты, Chironomidae, соленое озеро, стадии развития, вылет амфибионтных насекомых.

Одно из ключевых направлений развития современной экологии – исследование потоков вещества и энергии между водными и наземными экосистемами [Дгебуадзе, Гладышев, 2016]. Для порций вещества, поступающих в экосистему извне, в англоязычной литературе предложен и используется термин “subsidies”, при этом учитывают не только

их количество, но и качество [Marcarelli et al., 2011; Bartels et al., 2012]. Согласно некоторым обобщенным оценкам, поток вещества из наземных экосистем в водные значительно превышает обратный [Bartels et al., 2012]. В свою очередь, поток вещества из водных экосистем на сушу отличается более высоким качеством и содержит некоторые эле-

менты и органические вещества, которые могут лимитировать рост и развитие наземных консументов [Bartels et al., 2012; Gladyshev et al., 2013].

Такими незаменимыми биохимическими компонентами питания наземных животных являются длинноцепочечные полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) семейства омега-3: эйкозапентаеновая (ЭПК, 20:5n-3) и докозагексаеновая (ДГК, 22:6n-3) [Lands, 2009]. Эти ПНЖК, выступая в качестве предшественников нескольких серий липидных медиаторов, регулируют многие важнейшие физиолого-биохимические функции организма, включая развитие мозга и нервной ткани, а также функционирование сердечно-сосудистой системы. Поэтому подавляющее большинство животных, включая человека, должны получать необходимые количества ПНЖК с пищей [Gladyshev et al., 2013].

Однако в наземных экосистемах организмы, производящие ЭПК и ДГК в значительных количествах, практически отсутствуют: ключевые продуценты суши – высшие растения, синтезируют лишь относительно короткоцепочечные ПНЖК (C18), а эффективность их превращения в длинноцепочечные ЭПК и ДГК у многих всеядных животных низка и недостаточна для обеспечения их физиологических потребностей [Gladyshev et al., 2013]. В биосфере наиболее эффективно синтезируют длинноцепочечные ПНЖК только некоторые таксоны микроводорослей [Nixson et al., 2015; Twining et al., 2016]. Синтезированные на нижних уровнях водных экосистем ПНЖК по трофическим цепям передаются к водным консументам – беспозвоночным и рыбам, и накапливаются в их биомассе. Потоки ПНЖК из водных экосистем на сушу разнообразны, при этом одним из основных является вылет амфибионтных насекомых [Gladyshev et al., 2009].

Потоки общего органического углерода и незаменимых ПНЖК, выносимые с биомассой вылетающих насекомых, могут оказаться особенно важны для аридных ландшафтов, где величины первичной продукции суши невелики [Millan et al., 2011]. В таких ландшафтах часто встречаются высокоминерализованные внутренние воды, отличающиеся специфическим составом галофильных

видов. В соленых водоемах наиболее продуктивными таксонами зообентоса являются в основном личинки хирономид [Hart, Lovvorn, 2005; Zinchenko et al., 2014].

Следует отметить, что во многих работах для расчетов потока ЭПК и ДГК на сушу за счет вылета насекомых использованы данные измерений биохимического состава их водных личинок [Gladyshev et al., 2009; Zinchenko et al., 2014], тогда как прямые измерения содержания ПНЖК в вылетающих имаго насекомых малочисленны [Гладышев и др., 2011; Борисова и др., 2016], а для некоторых таксонов полностью отсутствуют. Вместе с тем биохимический состав, включая состав жирных кислот, насекомых на разных стадиях развития может значительно различаться, особенно у таксонов с полным превращением при переходе из личинки в имаго [Stanley-Samuelson et al., 1988; Nor Aliza et al., 1999; Mustonen et al., 2015]. Очевидно, что имеющиеся расчеты потоков незаменимых веществ на сушу должны уточняться за счет дополнительных измерений содержания ПНЖК на единицу биомассы имаго водных насекомых.

Немногочисленные сравнительные исследования состава и количества жирных кислот (ЖК) у личинок и имаго водных насекомых обнаружили, что имаго семейства *Culicidae* (отряд *Diptera*) содержали такое же количество ЭПК + ДГК на единицу массы, как и их личинки [Sushchik et al., 2013], тогда как содержание ПНЖК в биомассе имаго семейства *Chironomidae* (отряд *Diptera*) оказалось значительно выше по сравнению с таковым в их водных личинках [Борисова и др., 2016]. Биохимические различия двух семейств отряда *Diptera* могут объясняться разным пищевым поведением имаго этих групп. Хирономиды, имаго которых практически не питаются [The Chironomidae..., 1995], вероятно, могут создавать дополнительные запасы ПНЖК в тканях при метаморфозе, для обеспечения физиологических потребностей взрослой особи.

Исследования авторов показали, что жирнокислотный состав бентосных беспозвоночных в значительной степени определяется филогенетической принадлежностью, а разные виды большинства крупных таксонов

бентоса имеют близкие уровни ПНЖК [Махтотова et al., 2011, 2016]. Однако представители семейства Chironomidae, скорее всего, являются исключением из этого правила, и виды хирономид, обитающие в разных экосистемах, могут значительно различаться по составу ЖК и содержанию ПНЖК [Gladyshev et al., 2016]. Е. В. Борисова и соавт. [2016] определяли содержание ПНЖК в смешанных пробах нескольких видов, что затрудняет интерпретацию полученных различий между возрастными стадиями. Для выявления биохимических различий личинок и имаго хирономид измерения следует выполнять для отдельных видов.

Цель нашей работы – сравнение состава и содержания ЖК у водных личинок и вылетающих имаго у отдельных видов семейства Chironomidae. Исследованные виды являлись доминантами по биомассе зообентоса соленого оз. Ши́ра и потенциально представляли важный вектор переноса незаменимых биохимических веществ на сушу аридного ландшафта юга Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Ши́ра – крупный солоноватый мезомихтический водоем, расположенный в степной зоне Хакасии. Его площадь 35,9 км², максимальная глубина достигает 24 м, средняя глубина – 11,2 м. Минерализация колеблется в пределах 14–18 г/л, состав воды сульфатно-хлоридно-натриево-магниевый [Degermendzhy et al., 2010]. Озеро имеет важное рекреационное и бальнеологическое значение, на побережье расположен курорт с более чем 100-летней историей [Медико-биологические..., 1997]. Кроме того, озеро является одним из локальных центров биоразнообразия юга Сибири; часть прилегающей к нему наземной экосистемы находится на территории Хакасского государственного заповедника, где охраняются многие виды птиц.

Компоненты пелагической системы оз. Ши́ра изучены весьма подробно [Gulati, Degermendzhy, 2002; Gulati et al., 2010], тогда как сведения о состоянии зообентоса ограничены лишь одной работой, выполненной в 50-х гг. XX в. [Платонова, 1956]. В 2016 г. исследова-

но современное состояние зообентоса. В течение вегетационного сезона 2016 г. доминантами по биомассе являлись личинки хирономид *Glyptotendipes barbipes* (Staeger, 1839), *Chironomus nigrifrons* (Linevich, 1971) и *Chironomus halophilus* Kieffer, 1913, а среднесезонные величины биомассы семейства Chironomidae составили $6,8 \pm 3,11$ г/м². Первый из упомянутых видов приурочен в основном к литоральной части озера, тогда как два остальных вида – доминанты фауны более глубоководной части, 6 м.

Сборы личинок и имаго хирономид для биохимических анализов выполняли в течение летнего периода, 07–08.06.2016, 23.06.2016, 10.07.2016 и 01.08.2016. Личинки хирономид отбирали из качественных проб зообентоса, собранных на глубинах 1 и 6 м. Имаго насекомых отлавливали сачком в береговой полосе озера, на удалении от уреза воды не более 30 м.

Личинок, извлеченных из проб грунта, помещали в озерную отфильтрованную воду на одни сутки для освобождения их кишечника. Затем особей разделяли на пробы по видам под бинокулярным стереомикроскопом согласно определителям [Панкратова, 1977, 1983]. Пробы для определения биохимических показателей формировали из 5–15 особей четвертой стадии развития. Перед взвешиванием, избыток влаги с поверхности тел личинок удаляли с помощью фильтровальной бумаги. Взвешивание производили на весах HR-150AZ (A&D, Япония) с точностью до 0,1 мг. Далее биомассу помещали в смесь хлороформ – метанол и хранили при –20 °С до последующей обработки. Отловленных особей имаго усыпляли быстрым охлаждением, группировали по морфологически близким группам, учитывающим размер, пол и визуально различимые таксономические признаки, и взвешивали. Видовую принадлежность представителей выделенных групп устанавливали в лаборатории по препаратам генталий самцов [Определитель..., 1969; Определитель..., 1999]. Пробы имаго для определения биохимических показателей содержали по 15–20 особей, консервацию проводили тем же способом, что и для проб личинок. В целом, для ЖК анализа собрано 18 проб личинок: *C. nigrifrons* (количество проб, $n = 9$),

C. halophilus ($n = 5$), *G. barbipes* ($n = 3$) *Poly-pedilum bicrenatum* Kieffer, 1921 ($n = 1$), и 12 проб имаго – *G. barbipes* ($n = 11$) и *Chironomus* sp. ($n = 1$).

Кроме того, для измерения влажности и органического углерода и азота собрали 14 проб личинок, а именно: *C. nigrifrons* ($n = 9$), *C. halophilus* ($n = 5$), *G. barbipes* ($n = 1$) и 12 проб имаго – *G. barbipes* ($n = 10$) и *Chironomus* sp. ($n = 2$). Пробы биомассы личинок и имаго, предназначенные для измерения влажности и органического углерода, сразу после сборов высушивали до постоянного веса при 75 °С. Значения сырой и сухой массы использовались для расчета влажности. Высушенные пробы хранили в эксикаторе для дальнейшего анализа.

Анализ жирных кислот подробно описан в работе [Sushchik et al., 2013]. Липиды экстрагировали хлороформом и метанолом в соотношении 2 : 1, далее ЖК суммарных липидов метилировали на водяной бане при температуре 85 °С. Анализ метиловых эфиров ЖК выполнен на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (модель 7000 QQQ, “Agilent Technologies”, США), оснащенном капиллярной колонкой HP-FFAP длиной 30 м, внутренним диаметром 0,25 мм. Условия анализа следующие: скорость газоносителя гелия 1,2 мл/мин, температура инжекционного порта 250 °С, программирование температуры печи от 120 до 180 °С со скоростью 5 °С/мин, 10 мин изотермально, затем до 220 °С со скоростью 3 °С/мин, 5 мин изотермально, затем до 230 °С со скоростью 10 °С/мин и 20 мин изотермально; температура хромато/масс интерфейса 270 °С, источника ионов – 230 °С, квадруполя – 180 °С; энергия ионизации детектора 70 эВ, сканирование в диапазоне 45–500 атомных единиц со скоростью 0,5 с/скан. Данные анализировали и обсчитывали в программе MassHunter (“Agilent Technologies”, США).

Пики метиловых эфиров жирных кислот идентифицировали по полученным масс-спектрам. Количественное содержание жирных кислот в биомассе определяли по величине пика внутреннего стандарта нонадекановой кислоты (Sigma-Aldrich, США), фиксированное количество которой добавляли в пробы перед экстракцией липидов.

Измерения органического углерода и азота в биомассе хирономид 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).

Достоверность различий между средними значениями содержания ЖК в биомассе хирономид разных видов и стадий развития оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и HSD-теста Тьюки, различия считали достоверными при $p < 0,05$. Для выявления ЖК, вносящих основной вклад в видовые и возрастные различия хирономид, применен метод анализа главных компонент. Вычисления проводились с помощью стандартного пакета программ Statistica-9 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

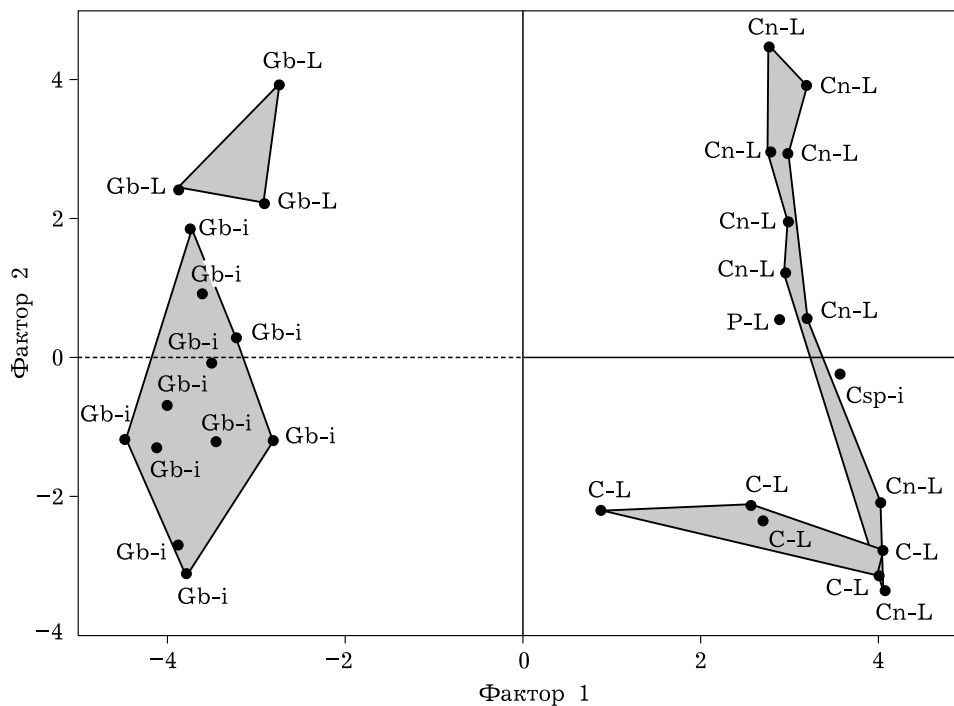
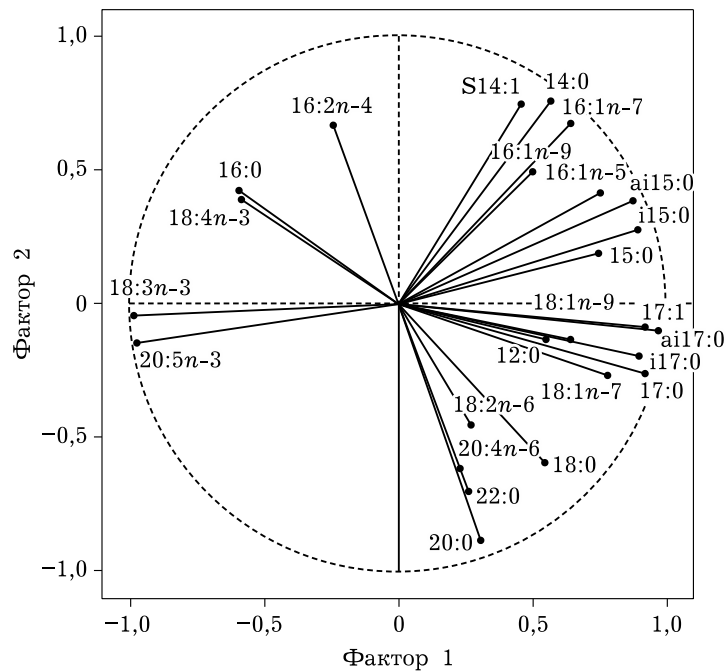
В пробах личинок и имаго хирономид обнаружено и идентифицировано более 50 жирных кислот. Содержание количественно значимых и физиологически ценных ЖК приведено в табл. 1.

В личинках *G. barbipes* процентное содержание ЖК семейства ω -3, а именно: 18:3n-3, 18:4n-3 и 20:5n-3, а также 16:0, оказалось достоверно выше, чем таковое в личинках *C. nigrifrons* и *C. halophilus* (см. табл. 1). Личинки видов рода *Chironomus* имели достоверно более высокое процентное содержание нескольких бактериальных ЖК (i17:0, ai17:0, 17:0, 17:1 и 18:1n-7) и маркера зеленых водорослей и цианобактерий, 18:2n-6, чем личинки *G. barbipes* (см. табл. 1). Между видами рода *Chironomus* также обнаружены различия в процентном содержании некоторых ЖК. Личинки *C. nigrifrons* имели более высокое процентное содержание мононенасыщенных ЖК (суммы 14:1, 16:1n-9, 16:1n-7), маркеров бактерий (i15:0, ai15:0, 15:0) и 14:0, в то время как личинки *C. halophilus* имели более высокое процентное содержание насыщенных ЖК 18:0 и 20:0 (см. табл. 1). ЖК состав личинок *P. bicrenatum* характеризовался высоким содержанием 12:0, что превышало содержание данной кислоты в личинках

Содержание количественно значимых жирных кислот (% от суммы ЖК ± стандартная ошибка), концентрация физиологически ценных ЖК (20:5n-3 и 22:6n-3) и суммарная концентрация ЖК на сырую и сухую массу (мг · г⁻¹), содержание органического углерода (С, %) и азота (N, %), а также влажность (%) в личинках и имаго отдельных видов хирономид, n – количество проб

ЖК, %	<i>C. nigrifrons</i>	<i>C. halophilus</i>	<i>G. barbipes</i>	<i>G. barbipes</i>	<i>Chironomus</i>	<i>P. bicrenatum</i>
	личинки n = 9	личинки n = 5	личинки n = 3	имаго n = 11	sp. имаго n = 1	личинки n = 1
12:0	1,7 ± 0,3 ^A	2,3 ± 0,3 ^A	1,0 ± 0,1 ^{AB}	0,5 ± 0,0 ^B	2,5	9,3
14:0	2,5 ± 0,2 ^A	1,3 ± 0,0 ^{BC}	2,2 ± 0,1 ^{AC}	1,1 ± 0,1 ^B	3,0	2,9
Σ14:1	1,1 ± 0,1 ^A	0,2 ± 0,0 ^B	0,6 ± 0,2 ^{AB}	0,1 ± 0,0 ^B	0,0	0,0
i15:0	1,6 ± 0,1 ^A	1,2 ± 0,1 ^B	0,3 ± 0,0 ^C	0,2 ± 0,0 ^C	1,5	0,5
ai15:0	1,1 ± 0,1 ^A	0,6 ± 0,1 ^B	0,2 ± 0,0 ^C	0,1 ± 0,0 ^C	0,8	0,5
15:0	0,6 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^B	0,2 ± 0,0 ^C	1,7	0,8
16:0	12,5 ± 0,6 ^A	10,9 ± 0,6 ^A	15,9 ± 0,2 ^B	15,1 ± 0,4 ^B	17,9	15,8
16:1n-9	1,5 ± 0,1 ^A	0,8 ± 0,1 ^B	1,0 ± 0,1 ^{AB}	0,8 ± 0,1 ^B	1,1	1,2
16:1n-7	8,2 ± 0,7 ^A	6,2 ± 0,2 ^A	7,4 ± 0,3 ^A	3,7 ± 0,4 ^B	8,6	11,1
16:1n-5	3,5 ± 0,4 ^A	1,9 ± 0,3 ^B	0,5 ± 0,1 ^{BC}	0,3 ± 0,0 ^C	0,7	5,8
i17:0	0,6 ± 0,0 ^A	0,8 ± 0,0 ^B	0,3 ± 0,0 ^C	0,2 ± 0,0 ^C	0,8	0,4
ai17:0	0,5 ± 0,0 ^A	0,5 ± 0,0 ^A	0,1 ± 0,0 ^B	0,1 ± 0,0 ^B	0,4	0,5
16:2n-4	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,3	0,0
17:0	1,4 ± 0,1 ^A	1,6 ± 0,1 ^A	0,7 ± 0,1 ^B	0,8 ± 0,0 ^B	1,9	1,1
17:1	0,7 ± 0,0 ^A	0,8 ± 0,0 ^A	0,3 ± 0,0 ^B	0,2 ± 0,0 ^B	1,4	0,6
18:0	9,0 ± 0,8 ^A	13,1 ± 0,5 ^B	7,5 ± 0,9 ^A	8,1 ± 0,2 ^A	8,9	12,8
18:1n-9	9,1 ± 0,3 ^A	9,3 ± 0,3 ^{AB}	7,9 ± 0,5 ^{AB}	8,2 ± 0,2 ^B	9,1	9,1
18:1n-7	10,3 ± 0,4 ^A	11,3 ± 0,4 ^A	8,2 ± 0,2 ^B	7,5 ± 0,1 ^B	6,7	8,2
18:2n-6	16,8 ± 0,4 ^A	16,9 ± 1,2 ^A	8,9 ± 0,5 ^B	15,5 ± 0,8 ^A	15,7	6,7
18:3n-6	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,5	0,5
18:3n-3	1,3 ± 0,2 ^A	2,0 ± 1,0 ^A	9,6 ± 0,4 ^B	11,3 ± 0,1 ^B	2,1	0,7
18:4n-3	0,4 ± 0,1 ^A	0,5 ± 0,2 ^A	5,7 ± 1,0 ^B	1,6 ± 0,2 ^C	0,7	0,0
20:0	1,7 ± 0,2 ^A	3,0 ± 0,1 ^B	1,2 ± 0,1 ^A	1,8 ± 0,1 ^A	1,6	1,8
20:1	0,2 ± 0,0	0,4 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,0	0,0	0,0
20:4n-6	1,6 ± 0,2 ^{AB}	1,8 ± 0,1 ^B	0,9 ± 0,1 ^A	1,6 ± 0,0 ^{AB}	2,9	0,8
20:5n-3	5,5 ± 0,3 ^A	6,3 ± 0,9 ^A	14,3 ± 1,2 ^B	18,4 ± 0,5 ^C	4,2	2,5
22:0	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,0	0,1 ± 0,0	0,4 ± 0,0	0,7	0,8
22:6n-3	Н.о.	Н.о.	0,1 ± 0,0	Н.о.	Н.о.	Н.о.
мг · г ⁻¹ сырой массы						
20:5n-3	0,3 ± 0,0 ^A	0,2 ± 0,0 ^A	2,3 ± 0,2 ^B	2,9 ± 0,2 ^B	Н.д.	0,3
22:6n-3	Н.о.	Н.о.	0,0 ± 0,0	Н.о.	»	Н.д.
Сумма ЖК	4,5 ± 0,4 ^A	3,1 ± 0,2 ^A	16,4 ± 0,5 ^B	15,9 ± 1,2 ^B	»	11,1
мг · г ⁻¹ сухой массы						
20:5n-3	1,7 ± 0,2 ^A	1,6 ± 0,3 ^A	12,4 ± 1,2 ^B	10,1 ± 0,6 ^B	»	Н.д.
22:6n-3	Н.о.	Н.о.	0,1 ± 0,0	Н.о.	»	»
Сумма ЖК	30,1 ± 3,0 ^A	25,0 ± 1,6 ^A	86,4 ± 2,8 ^B	55,6 ± 4,1 ^C	»	»
N	8,8 ± 0,2	9,9 ± 0,1	8,0	10,6 ± 0,4	12,3 ± 0,3	»
C	40,1 ± 1,3	39,5 ± 1,3	46,9	46,8 ± 0,4	49,3 ± 0,0	»
Влажность	85,2 ± 0,5	87,6 ± 0,5	81,1	71,5 ± 0,8	66,9 ± 6,9	»

П р и м е ч а н и е. Имаго *Chironomus* sp. и личинки *P. bicrenatum* не включались в дисперсионный анализ. Отсутствие букв – статистические показатели для данного параметра недостоверны ($p > 0,05$). Средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам) не имеют достоверных различий по HSD-тесту Тьюки; н.д. – нет данных, н.о. – не обнаружено, Σ14:1 – сумма изомеров 14:1.



Результаты многофакторного анализа методом главных компонент процентного содержания жирных кислот в биомассе видов личинок и имаго хирономид, собранных из оз. Ширы, июнь – август 2016 г. Gb-L – личинки *Glyptotendipes barbipes*, Gb-i – имаго *G. barbipes*, C-L – личинки *Chironomus halophilus*, Cn-L – личинки *C. nigrifrons*, P-L – личинки *Polypedilum bicrenatum*, Csp-i – имаго *Chironomus* sp. Пробы, относящиеся к одним и тем же виду и стадии развития, включены в многоугольники

остальных видов более чем в 3 раза. Кроме того, *P. bicrenatum* имел высокое содержание моноеновых кислот 16:1n-7 и 16:1n-5, и низкое содержание 20:5n-3, по сравнению с остальными личинками (см. табл. 1).

Имаго и личинки *G. barbipes* достоверно не различались по процентному содержанию большинства ЖК. Однако содержание 14:0, 15:0, 16:1n-7 и 18:4n-3 оказалось выше в личинках, а содержание 18:2n-6 и 20:5n-3 – выше в имаго (см. табл. 1). Процентное содержание ЖК в имаго и личинках рода *Chironomus* в целом схоже, за исключением более высокого содержания 16:0 и 20:4n-6 и более низкого содержания 18:1n-7 в имаго, по сравнению с личинками (см. табл. 1).

Для выявления ЖК, вносящих основной вклад в видовые и возрастные различия хирономид, применен метод анализа главных компонент. На рисунке все пробы хирономид представлены в двумерном пространстве признаков, согласно процентному содержанию ЖК в биомассе. Фактор 1 объяснял 47,6 % общей дисперсии и выявил таксономические различия между хирономидами рода *Chironomus* и *G. barbipes* (см. рисунок). *P. bicrenatum* оказался близок к группе видов *Chironomus*. Переменными, обеспечившими основной вклад в различия по первому фактору, являлись кислоты – бактериальные маркеры (ai17:0, 17:1, 17:0, i15:0, i17:0 и ai15:0), с одной стороны, и ПНЖК семейства ω -3 (18:3n-3 и 20:5n-3) – с другой стороны (см. рисунок). Фактор 2 объяснял 22,1 % общей дисперсии. Он выявил различия между личинками и имаго *G. barbipes*, а также обнаружил тенденцию к разделению личинок *C. nigrifrons* и *C. halophilus*. Переменными, обеспечившими основной вклад в различия по второму фактору, являлись 14:0, сумма 14:1, 16:2n-4 и 16:1n-7, с одной стороны, и 20:0, 22:0, 20:4n-6 и 18:0 – с другой (см. рисунок).

Содержание на единицу сырой и сухой массы для кислоты 20:5n-3 и суммарного содержания ЖК в личинках *G. barbipes* оказалось достоверно выше, чем в личинках рода *Chironomus* (см. табл. 1). Различий в содержании 20:5n-3 и суммы ЖК между личинками и имаго *G. barbipes* не обнаружено, за исключением более высокого суммарного содержания ЖК в личинках при расчете на сухую массу (см. табл. 1).

Содержание органического азота и углерода в личинках хирономид варьировало от 8,0 до 9,9 % и от 39,5 до 46,9 % сухой массы соответственно. Имаго содержали органического азота и углерода несколько больше, чем личинки (см. табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование, выполненное для популяций хирономид, обитающих в одном водоеме, выявило достоверные различия в жирнокислотном составе разных видов хирономид, тогда как различия между стадиями развития (личинки и имаго) внутри одного вида оказались незначительными. Вместе с тем обнаруженные биохимические различия присущи представителям разных таксономических групп родов *Chironomus* и *Glyptotendipes*. Эти таксоны, очевидно, занимали в водоеме разные экологические ниши: личинки рода *Chironomus* обитали в основном в черных иловых отложениях на больших глубинах, а личинки *Glyptotendipes* предпочитали грунты с большим содержанием глины и песка, находящиеся на литоральной части озера.

Известно, что жирнокислотный состав тканей животных может использоваться для определения их пищевых источников [Goedkoop et al., 1998; Napolitano, 1999; Sushchik et al., 2003]. Различия жирнокислотного состава изученных видов хирономид, вероятно, обусловлены различиями в спектрах питания на личиночных стадиях. Согласно кислотам-маркерам ai17:0, 17:1, 17:0, i15:0, i17:0, ai15:0, 20:0 [Napolitano, 1999], в рационе видов *Chironomus* доля бактериальной пищи и детрита, включая детрит высших растений, существенно выше, чем в рационе *G. barbipes*. Кроме того, они селективно потребляли зеленые микроводоросли и цианобактерии, имеющие высокое содержание 18:2n-6. В свою очередь, рацион личинок *Glyptotendipes* отличался большей долей и разнообразием водорослей, а именно: зеленых микроводорослей и цианобактерий, богатых 18:3n-3, криптофитовых и динофитовых водорослей, богатых 18:4n-3 и диатомовых водорослей, богатых 20:5n-3 и 16:2n-4 [Taipale et al., 2013].

Личинкам хирономид свойственны селективность и высокая вариабельность питания,

зависящая от сезона и стадии развития [The Chironomidae..., 1995; Goedkoop et al., 1998; 2000]. Личинки *G. barbipes* по способу питания – детритофаги-фильтраторы и собиратели [Дурнова, 2001; Зинченко, 2011]. В рационе питания близкородственных видов *Glyptotendipes paripes* и *G. glaucus* обнаруживают цианобактерий, зеленых и диатомовых водорослей, что подтверждает полученные нами данные [The Chironomidae..., 1995]. Отдельные представители этого рода (*G. pallens*) предпочитают детрит, а другие (*Glyptotendipes* sp.) потребляют мелких беспозвоночных, в частности олигохет [The Chironomidae..., 1995]. Рацион питания видов рода *Chironomus* изучен гораздо лучше, чем рацион представителей других родов. В нем могут присутствовать различные планктонные микроводоросли и цианобактерии, осевшие на дно водоема, детрит, обогащенный бактериями, фекалии беспозвоночных, псевдофекалии моллюсков и некоторые мелкие беспозвоночные, например олигохеты [The Chironomidae..., 1995]. Разнообразие возможных спектров питания хирономид и обнаруженные различия в биохимических маркерах трех исследованных видов позволяют сделать предположение о селективности питания этих видов. С другой стороны, *G. barbipes*, *C. nigrifrons* и *C. halophilus* собраны на разных глубинах 1 и 6 м, поэтому доступные им пищевые источники, имеющиеся в грунтах, могут различаться.

Вследствие трофических и филогенетических различий, вид рода *Glyptotendipes* отличается более высоким уровнем незаменимых длинноцепочечных ω -3 ПНЖК, ЭПК и ДГК, по сравнению с видами *Chironomus*, обитающими в том же водоеме.

Содержание ЭПК и ДГК в биомассе беспозвоночных используется в качестве индикатора их пищевой ценности для рыб или других представителей верхних звеньев трофических цепей, например насекомоядных птиц [Ahlgren et al., 2009; Arts, Kohler, 2009; Gladyshev et al., 2016; Twining et al., 2016]. Насекомые в значительных количествах содержат только одну из этих кислот – ЭПК, тогда как ДГК у подавляющего большинства таксонов содержится только в следовых количествах [Makhutova et al., 2011, 2016]. Такое распределение незаменимых ПНЖК ха-

рактерно и для исследованных хирономид оз. Ши́ра, поэтому далее мы будем рассматривать только содержание ЭПК в их биомассе.

Виды хирономид, доминирующие в оз. Ши́ра, существенно отличались не только по процентным уровням ЭПК от суммы ЖК, но и по содержанию этой кислоты на единицу сухой и сырой массы, и, следовательно, имели разную пищевую ценность для потребляющих их животных. Необходимо отметить, что личинки *G. barbipes* содержали в 7–10 раз больше ЭПК, по сравнению с представителями рода *Chironomus*.

Все известные литературные сведения для личинок рода *Chironomus* подтверждают результаты данного исследования о низком относительном и абсолютном содержании ЭПК в этом таксоне (табл. 2). Доля ЭПК в видах рода *Chironomus* составляет в среднем около 5 %, а максимальные значения не превышают 9,5 % от общих ЖК, в то время как большинство видов других родов содержат более 10 % этой кислоты (см. табл. 2). Согласно литературным данным, содержание ЭПК в видах рода *Chironomus* варьирует в пределах 0,2–1,2 мг · г⁻¹ сырой массы [Goedkoop et al., 1998; 2000; Makhutova et al., 2011; 2016; Zinchenko et al., 2014]. Следовательно, *C. nigrifrons* и *C. halophilus* из оз. Ши́ра содержали весьма мало ЭПК даже относительно других видов этого рода (см. табл. 2), характеризующихся низким биохимическим качеством в отношении содержания незаменимых ПНЖК.

Среди представителей других родов встречаются виды с такими же низкими концентрациями ЭПК, как у рода *Chironomus*, например *Orthocladius thienemanni* и *Stictochironomus crassiforceps* [Makhutova et al., 2016]. Однако это скорее исключение, чем правило. В большинстве других таксонов семейства Chironomidae содержание незаменимой ЭПК заметно выше, чем у рода *Chironomus*. А некоторые виды хирономид, такие как *Cricotopus salinophilus* и *Prodiamesa olivacea*, отличались особенно высоким содержанием ЭПК (см. табл. 2), которое достигало 5,2 мг · г⁻¹ сырой массы [Gladyshev et al., 2016]. Содержание ЭПК на единицу сырой массы у *G. barbipes* из соленого оз. Ши́ра составляло 2,3 мг · г⁻¹, что несколько выше средней величины, рассчитанной для всех изученных видов хирономид, без учета рода *Chironomus*,

Относительное (% от суммы ЖК) и абсолютное (мг · г⁻¹ сырой массы) содержание ЭПК в биомассе таксонов сем. Chironomidae по литературным данным

Вид	ЭПК, %	ЭПК, мг · г ⁻¹	Место обитания	Источник
Личинки				
<i>Chironomus plumosus</i>		0,3–1,1*	оз. Эркен, Швеция	[Goedkoop et al., 1998]
То же		0,2–1,1*	То же	[Goedkoop et al., 2000]
»	8,0 ± 0,6	1,0 ± 0,1	вдхр. Бугач, Россия	[Makhutova et al., 2011]
»	3,5 ± 0,5	0,3 ± 0,0	оз. Чистое, Россия	То же
»	9,3 ± 0,6	0,9 ± 0,1	оз. Аникино, Россия	[Makhutova et al., 2016]
<i>Chironomus piger</i>	7,0 ± 0,5	0,5 ± 0,1	То же	То же
<i>C. anthracinus</i>		0,3–1,2*	оз. Эркен, Швеция	[Goedkoop et al., 1998]
<i>C. salinarus</i> + <i>C. aprilius</i>	5,9 ± 0,9	0,8 ± 0,2	р. Ланцуг, Россия	[Zinchenko et al., 2014]
<i>C. spp.</i>	4,6 ± 1,1		Коммерческое производ- ство	[Happel et al., 2016]
<i>C. halophilus</i>	6,3 ± 0,9	0,2 ± 0,0	оз. Ши́ра, Россия	Наши данные
<i>C. nigrifrons</i>	5,5 ± 0,3	0,3 ± 0,0	То же	То же
<i>Cricotopus salinophilus</i>	17,3 ± 0,5	4,0 ± 0,5	р. Чернавка, Россия	[Zinchenko et al., 2014]
<i>Diamesa spp.</i>	9,5 ± 2,5	1,7 ± 0,6	р. Енисей, Россия	[Sushchik et al., 2003]
<i>Dicrotendipes nervosus</i>	11,1 ± 3,9	1,8 ± 1,0	оз. Ойское, Россия	[Makhutova et al., 2016]
<i>Microtendipes pedellus</i>	11,5 ± 0,5	1,6 ± 0,3	То же	»
<i>Orthocladius thienemanni</i>	6,9	0,4	оз. Ойское, Россия	»
<i>Procladius sp.</i>		0,7–1,2*	оз. Эркен, Швеция	[Goedkoop et al., 1998]
То же		0,5–1,3*	То же	Goedkoop et al., 2000]
<i>Prodiamesa olivacea</i>	13,7 ± 1,1	3,6 ± 0,1	р. Енисей, Россия	[Makhutova et al., 2011]
То же	18,1 ± 1,3	5,1 ± 0,6	То же	[Makhutova et al., 2016]
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>	6,5 ± 0,9	0,6 ± 0,4	оз. Ойское, Россия	То же
<i>S. pictulus</i>	1,9–5,8		оз. Бива, Япония	[Kiyashko et al., 2004]
<i>Glyptotendipes barbipes</i>	14,3 ± 1,2	2,3 ± 0,2	оз. Ши́ра, Россия	Наши данные
<i>Polypedilum bicrenatum</i>	2,5	0,3	То же	То же
Chironomidae		1,1–3,2	руч. Бузук, Турция	[Kara et al., 2012]
То же	19,4 ± 1,1	5,2 ± 0,5	р. Енисей, Россия	[Gladyshev et al., 2016]
»	13,4 ± 1,9	2,3 ± 0,4	р. Кача, р. Мана, Россия	То же
»	11,6 ± 5,9		р. Аллан и пруд, Шот- ландия	[Bell et al., 1994]
»	7,8 ± 0,1	0,6 ± 0,1	оз. Ойское	[Борисова и др., 2016]
»	0,4–1,3		Пруды, Сербия	[Zivic et al., 2013]
Имаго				
<i>Chironomus sp.</i>	4,2		оз. Ши́ра, Россия	Наши данные
<i>Glyptotendipes barbipes</i>	18,4 ± 0,5	2,9 ± 0,2	То же	То же
Chironomidae	17,2 ± 0,8	4,2 ± 1,0	оз. Ойское, Россия	[Борисова и др., 2016]
Chironomidae		5,0	Бассейн р. Енисей, Россия	[Gladyshev et al., 2009]

* Пересчитано из мг/г сухой массы с учетом влажности, приведенной авторами.

которое составляло 1,9 мг · г⁻¹ сырой массы (см. табл. 2).

Интересно отметить, что как в соленых, так и в пресноводных местообитаниях присутствуют таксоны хирономид с высокими и низкими значениями содержания ЭПК. Так,

максимальные величины ЭПК зафиксированы у *Cr. salinophilus* и *P. olivacea*, из соленой р. Чернавка и пресной р. Енисей соответственно (см. табл. 2), а минимальные значения наблюдались у *C. halophilus* из соленого оз. Ши́ра и *C. plumosus* из пресного оз. Эр-

кен (см. табл. 2). Таким образом, совместный анализ полученных и литературных данных позволяет заключить, что содержание незаменимых ПНЖК в биомассе повсеместно распространённой группы бентосных беспозвоночных – хирономид, не связано с уровнем минерализации вод.

Вторая часть нашей работы – оценка влияния метаморфоза на содержание незаменимых ПНЖК в биомассе имаго хирономид, вылетающих в наземные биотопы и составляющих одну из ключевых частей потока ПНЖК из воды на сушу [Gladyshev et al., 2009]. Имеющийся материал позволил оценить достоверность различий между имаго и личинками только для одного вида, *G. barbipes*. Хотя процентные уровни ЭПК и некоторых других ЖК варьировали на разных стадиях развития (см. рисунок), личинки и имаго данного вида не различались по содержанию ЭПК на единицу массы. Следовательно, в процессе метаморфоза биохимическое качество биомассы хирономид как источников питания наземных консументов не меняется. Напротив, в литературе имеются сведения, демонстрирующие существенное увеличение концентрации ЭПК в биомассе имаго хирономид по сравнению с личинками [Борисова и др., 2016]. Предполагается, что результаты цитированной работы связаны с неоднородным таксономическим составом проб, а не с истинными различиями между личинками и имаго. Следует отметить, что единичное измерение для имаго *Chironomus* sp. в настоящей работе также обнаружило близкий ЖК состав личинок и имаго этого рода (см. рисунок). Можно заключить, что в связи с высокой вариабельностью ЖК состава и содержания ПНЖК внутри семейства Chironomidae необходимы дополнительные исследования, уточняющие биохимические различия их личинок и имаго, с учетом видовой принадлежности и местообитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Доминирующие в соленом оз. Ши́ра таксоны хирономид значительно различались по ЖК составу и содержанию незаменимых ПНЖК, и при этом занимали разные экологические ниши: виды рода *Chironomus* с относительно малым содержанием ПНЖК на-

селяли глубоководную часть озера, а *G. barbipes*, богатые ПНЖК обитали в основном на литорали. Выявленные различия, вероятно, обусловлены разными спектрами питания этих видов. Вместе с тем метаанализ полученных и литературных данных показал высокую вариабельность содержания незаменимой ПНЖК (эйкозапентаеновой кислоты) у бентосных беспозвоночных семейства Chironomidae и наличие таксонов как с высоким, так и с низким содержанием этой кислоты. Следовательно, различия в пищевой ценности (содержании ЭПК) доминирующих видов хирономид в изученном озере могли объясняться и филогенетическим фактором. Проведя исследование на моновидовых пробах, авторы не подтвердили сведения об увеличении содержания ЭПК в биомассе имаго хирономид, предположительно происходящее при метаморфозе. Таким образом, при анализе потоков ПНЖК, связанных с вылетом хирономид из водоемов, возможно использовать данные о содержании ПНЖК в личинках, однако следует учитывать их видовую принадлежность вследствие высокой вариабельности ПНЖК у разных таксонов этого семейства.

Работа поддержана совместным грантом РФФИ-ККФПНИНТД 16-44-240421, грантом НШ-9249.2016.5 Совета по грантам Президента Российской Федерации по государственной поддержке ведущих научных школ, а также Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ, тема № 51.1.1.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова Е. В., Махутова О. Н., Гладышев М. И., Сущик Н. Н. Поток биомассы и незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из воды на сушу при вылете хирономид из горного озера // Сиб. экол. журн. 2016. № 4. С. 543–556 [Borisova E. V., Makhutova O. N., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. Fluxes of biomass and essential polyunsaturated fatty acids from water to land via chironomid emergence from a mountain lake // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 4. P. 446–457].
- Гладышев М. И., Харитонов А. Ю., Попова О. Н., Сущик Н. Н., Махутова О. Н., Калачева Г. С. Количественное определение роли стрекоз в переносе незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водных экосистем в наземные // ДАН. 2011. Т. 438, № 5. С. 708–710 [Gladyshev M. I., Kharitonov A. Yu., 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].
- Дгебуадзе Ю. Ю., Гладышев М. И. Биотические потоки вещества и энергии между водными и наземными экосистемами // Сиб. экол. журн. 2016. № 4. С. 479–484 [Dgebuadze Yu. Yu., Gladyshev M. I. Biotic fluxes of matter and energy between aquatic and terrestrial ecosystems // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 4. P. 391–395].
- Дурнова Н. А. Эколого-морфологические особенности личинок *Glyptotendipes* Kieffer, 1913 (Diptera, Chironomidae) // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье: сб. науч. тр. Вып. 1. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2001. С. 52–57.
- Зинченко Т. Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги: (атлас). Волгоград: Кассандра, 2011. 258 с.
- Медико-биологические и экологические проблемы курортного комплекса “Шира”: мат-лы науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию организации курорта “Озеро Шира”. Томск: ЦНТИ, 1997. 146 с.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1999. Т. VI, ч. 1: Двукрылые и блохи. 665 с.
- Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1969. Т. V., ч. 1: Двукрылые, блохи. 810 с.
- Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров п/сем. Chironominae. Фауна СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 295 с.
- Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров п/сем. Podonominae и Tanipodinae. Фауна СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 153 с.
- Платонова Л. В. Донная фауна озера Шира (сообщение 3) // Учен. зап. Краснояр. гос. пед. ин-та. 1956. Т. 5. С. 219–227.
- Ahlgren G., Vrede T., Goedkoop W. Fatty acid ratios in freshwater fish, zooplankton and zoobenthos – are there specific optima? // Lipids in Aquatic Ecosystems / eds. M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz. N.Y.: Springer, 2009. P. 147–178.
- Arts M. T., Kohler C. C. Health and condition in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response // Ibid. P. 237–255.
- Bartels P., Cucherousset J., Steger K., Eklov P., Tranvik L. J., Hillebrand H. Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics // Ecology. 2012. Vol. 93. P. 1173–1182.
- Bell J. G., Ghioni C., Sargent J. R. Fatty acid compositions of 10 freshwater invertebrates which are natural food organisms of Atlantic salmon parr (*Salmo salar*): a comparison with commercial diets // Aquaculture. 1994. Vol. 128. P. 301–313.
- Degermendzhy A. G., Zadereev E. S., Rogozin D. Yu., Prokopkin I. G., Barkhatov Y. V., Tolomeev A. P., Khromechek E. B., Janse J. H., Mooij W. M., Gulati R. D. Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia) // Aquatic Ecol. 2010. Vol. 44. P. 619–932.
- 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. T. Brett, M. J. Kainz. N.Y.: Springer, 2009. P. 179–209.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Makhutova O. N. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // Prostaglandins and Other Lipid Mediators. 2013. Vol. 107. P. 117–126.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Shulepina S. P., Ageev A. V., Dubovskaya O. P., Kolmakova A. A., Kalachova G. S. Secondary production of highly unsaturated fatty acids by zoobenthos across rivers contrasting in temperature // River Res. Appl. 2016. Vol. 32. P. 1252–1263.
- Goedkoop W., Sonesten L., Markensten H., Ahlgren G. Fatty acid biomarkers show dietary differences between dominant chironomid taxa in Lake Erken // Freshwater Biol. 1998. Vol. 40. P. 135–143.
- Goedkoop W., Sonesten L., Ahlgren G., Boberg M. Fatty acids in profundal benthic invertebrates and their major food resources in Lake Erken, Sweden: seasonal variation and trophic indications // Canad. Journ. Fisheries and Aquatic Sci. 2000. Vol. 57. P. 2267–2279.
- Gulati R. D., Degermendzhy A. G. Preface // Aquatic Ecol. 2002. Vol. 36. P. 105–106.
- Gulati R. D., Mooij W. M., Degermendzhy A. G. Preface to the Siberian lakes special issue // Ibid. 2010. Vol. 44. P. 481–483.
- Happel A., Stratton L., Patridge R., Rinchard J., Czesny S. Fatty-acid profiles of juvenile lake trout reflect experimental diets consisting of natural prey // Freshwater Biol. 2016. Vol. 61. P. 1466–1476.
- Hart E. A., Lovvorn J. R. Patterns of macroinvertebrate abundance in inland saline wetlands: a trophic analysis // Hydrobiologia. 2005. Vol. 541. P. 45–54.
- Hixson S. M., Sharma B., Kainz M. J., Wacker A., Arts M. T. Production, distribution, and abundance of long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids: A fundamental dichotomy between freshwater and terrestrial ecosystems // Environ. Rev. 2015. Vol. 23. P. 414–424.
- Kara T., Tellioglu A., Aydin S. Fatty acid composition of chironomidae larvae in different seasons // Asian Journ. Chem. 2012. Vol. 24, N 11. P. 5309–5312.
- Kiyashko S. I., Imbs A. B., Narita T., Svetashev V. I., Wada E. Fatty acid composition of aquatic insect larvae *Stictochironomus pictulus* (Diptera: Chironomidae): evidence of feeding upon methanotrophic bacteria // Comparative Biochem. Physiol. Part B. 2004. Vol. 139. P. 705–711.
- Lands W. E. M. Human life: caught in the food web // Lipids in Aquatic Ecosystems / eds. M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz. N.Y.: Springer, 2009. P. 327–354.
- 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., Shulepina S. P., Sharapova T. A., Dubovskaya O. P., Sushchik N. N., Baturina M. A., Pryanichnikova E. G., Kalachova G. S., Gladyshev M. I. Contents of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species // Freshwater Sci. 2016. Vol. 35, N 4. P. 1222–1234.
- Marcarelli A. M., Baxter C. V., Mineau M. M., Hall R. O. Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters // Ecology. 2011. Vol. 92. P. 1215–1225.

- Millan A., Velasco J., Gutierrez-Canovas C., Arribas P., Picazo F., Sanchez-Fernandez D., Abellan P. Mediterranean saline streams in southeast Spain: what do we know? // *J. Arid Environ.* 2011. Vol. 75. P. 1352–1359.
- Mustonen A.-M., Kakela R., Paakkonen T., Nieminen P. Life stage-related differences in fatty acid composition of an obligate ectoparasite, the deer ked (*Lihoptena cervi*) – Influence of blood meals and gender // *Comparative Biochem. Physiol. Part A.* 2015. Vol. 179. P. 62–70.
- Napolitano G. E. Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // *Lipids in Freshwater Ecosystems* / eds. M. T. Arts, B. C. Wainman. N.Y.: Springer-Verlag, 1999. P. 21–44.
- Nor Aliza A. R., Rana R. L., Skoda S. R., Berkebile D. R., Stanley D. W. Tissue polyunsaturated fatty acids and a digestive phospholipase A2 in the primary screw-worm, *Cochliomyia hominivorax* // *Insect Biochem. Molec. Biol.* 1999. Vol. 29. P. 1029–1038.
- Stanley-Samuelson D. W., Jurenka R. A., Cripps C., Blomquist G. J., de Renobales M. Fatty acids in insects: composition, metabolism, and biological significance // *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 1988. Vol. 9. P. 1–33.
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Moskvicheva A. V., Makhutova O. N., Kalachova G. S. Comparison of fatty acid composition in major lipid classes of the dominant benthic invertebrates of the Yenisei river // *Comparative Biochem. Physiol. Part B.* 2003. Vol. 134. P. 111–122.
- Sushchik N. N., Yurchenko Y. A., Gladyshev M. I., Belevich O. E., Kalacheva 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.
- Taipale S., Strandberg U., Peltomaa E., Galloway A. W. E., Ojala A., Brett M. T. Fatty acid composition as biomarkers of freshwater microalgae: analysis of 37 strains of microalgae in 22 genera and in seven classes // *Aquatic Microbial Ecol.* 2013. Vol. 71. P. 165–178.
- The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-Biting Midges / eds. P. D. Armitage, P. S. Cranston, L. C. V. Pinder. Dordrecht: Springer Science+Buisness Media, 1995. 572 p.
- Twining C. W., Brenna J. T., Hairston N. G., Flecker A. S. Highly unsaturated fatty acids in nature: what we know and what we need to learn // *Oikos.* 2016. Vol. 125. P. 749–760.
- Twining C. W., Brenna J. T., Lawrence P., Shipley J. R., Tollefson T. N., Winkler D. W. Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids support aerial insectivore performance more than food quantity // *Proc. National Acad. Sci.* 2016. DOI: 10.1073/pnas.1603998113.
- Zinchenko T. D., Gladyshev M. I., Makhutova O. N., Sushchik N. N., Kalachova G. S., Golovatyuk L. V. Saline rivers provide arid landscapes with a considerable amount of biochemically valuable production of chironomid (Diptera) larvae // *Hydrobiologia.* 2014. Vol. 722. N 1, P. 115–128.
- Zivić I., Trbović D., Zivić M., Bjelanović K., Marković Z. S., Stanković M., Marković Z. The influence of supplement feed preparation on the fatty acid composition of carp and Chironomidae larvae in a semi-intensive production system // *Arch. Biol. Sci.* 2013. Vol. 65, N 4. P. 1387–1396.

Fatty Acid Composition and Content in Dominating Chironomid Species at Various Life Stages Dominating in a Saline Siberian Lake

O. N. MAKHUTOVA^{1,2}, E. V. BORISOVA², S. P. SHULEPINA²,
A. A. KOLMAKOVA¹, N. N. SUSHCHIK^{1,2}

¹ *Institute of Biophysics, SB RAS
60036, Krasnoyarsk, Akademgorodok 50/50
E-mail: makhutova@ibp.krasn.ru*

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

We studied fatty acid (FA) composition and content of essential polyunsaturated fatty acids in biomass of larvae and adults of Chironomidae species that dominated in benthos of saline Lake Shira: *Glyptotendipes barbipes*, *Chironomus nigrifrons* and *C. halophilus*. Species of different genera significantly differed in their larvae FA composition and essential PUFA content; and they also occupied different ecological niches in the lake. *Chironomus* species with low PUFA content, 0.2–0.3 mg g⁻¹ of wet weight, inhabited a deepwater zone, while *G. barbipes* that was rich in PUFA, 2.3 mg g⁻¹ of wet weight, dwelt in littoral of the lake. The biochemical differences were likely related with feeding sources of these taxa and may also be explained by the phylogenetic factor. We did not find differences in the PUFA content of larvae and adults of the same species, *G. barbipes*. This finding contrasted with previous data that were based on multispecies samples and showed a substantial increase of PUFA content in adult biomass due to the metamorphosis. Thus, data on biochemical content of larvae can potentially be used in calculations of PUFA fluxes from water to land through chironomid emergence from water bodies. However, taxonomic affiliation of the emerged chironomids should be considered due to high variability in PUFA content in Chironomidae species.

Key words: fatty acids, Chironomidae, saline lake, life stages, amphibiotic insect emergence.