

СОСТАВ АМИНОКИСЛОТ ЗЕЛЕННЫХ И ДИАТОМОВЫХ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ, ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ЗООПЛАНКТОНА (ОБЗОР)

© 2019 г. А. А. Колмакова¹, *, В. И. Колмаков²

¹Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук,
Академгородок, 50/50, Красноярск, 660036 Россия

²Сибирский федеральный университет,
пр. Свободный, 79, Красноярск, 660041 Россия

*e-mail: angelika_inbox.ru

Поступила в редакцию 17.01.2017 г.

После доработки 12.05.2018 г.

Принята к публикации 01.08.2018 г.

Проанализированы литературные данные по содержанию аминокислот в водных организмах — основных группах продуцентов (зеленых и диатомовых микроводорослей, цианобактерий) и первичных консументов (зоопланктона). На основе этих данных рассчитан процентный состав заменимых и незаменимых аминокислот микроводорослей, цианобактерий и зоопланктона, определены его различия. Выявлена неоднородность процентного состава аминокислот основных групп планктона. Обсуждена роль аминокислот как лимитирующего фактора развития растительного зоопланктона.

Ключевые слова: аминокислоты, микроводоросли, цианобактерии, зоопланктон, водные экосистемы

DOI: 10.1134/S0320965219040259

ВВЕДЕНИЕ

Известно [51, 69], что биологическая роль аминокислот (АК) в водном организме значительна и многообразна. АК — это своеобразные “интеграторы” основных метаболических процессов, занимающие центральное место в азотистом обмене, синтезе нуклеиновых кислот, белков, в том числе ферментов, также гормонов и других биологически активных веществ. В то же время АК — один из важных источников энергии для внутренних химических реакций. Длительное время считали, что избыток АК распадается с выделением необходимой для жизнедеятельности энергии, а основная часть АК используется для синтеза и ре-синтеза биологически важных веществ и белков. Современные представления о функциональной роли АК основаны на том, что отдельные аминокислоты играют роль самостоятельных регуляторов жизненно важных процессов, например, осмотического равновесия, репродукции, антиоксидантной активности и др. Важно знать состав АК основных гидробионтов, жизнедеятельность которых определяет функционирование целого водоема [3].

Пионерские исследования АК планктона, как важнейшей биохимической составляющей, проведены классиками мировой гидробиологии и ос-

нователями знаменитой Висконсинской школы лимнологов Бёрджем и Джудэем [14]. Следует отметить, что в то время методы изучения АК с использованием цветных реакций были весьма трудоемкими и не обеспечивали необходимую точность измерений. В 40-х гг. прошлого века для определения состава АК стали использовать метод бумажной хроматографии, разработанный Консдэном, Гордоном и Мартином [19]. Применение данного метода не только повысило достоверность результатов, но и позволило анализировать новые аминокислоты, которые ранее не могли определить. На тот период приходится большое количество публикаций, посвященных определению состава АК пресноводных микроводорослей [27, 28, 68 и др.]. Дальнейший прогресс в исследованиях АК произошел с развитием и внедрением в практику метода ионообменной хроматографии, особенно, после создания автоматического анализатора [63], когда заметно возросли оперативность и чувствительность определения АК. Процесс совершенствования методики определения АК продолжается до сих пор [60].

Традиционно, большая часть публикаций по изучению АК приходится на виды гидробионтов, представляющие коммерческий интерес в пищевой, сельскохозяйственной и медицинской областях [2, 10, 35, 53]. Наряду с этим, в последние годы

Сокращения: АК — аминокислоты.

приобретают актуальность сравнительные исследования состава АК на различных трофических уровнях [49], что связано с изменениями как в представлениях о функциональной роли АК, так и во взглядах на трофометаболические взаимодействия продуцентов и консументов в целом [24]. Показано, во-первых, что АК могут выступать как лимитирующий фактор для развития первичных консументов [11], во-вторых, состав АК в пище оказывает влияние на размножение беспозвоночных животных [33, 40], в-третьих, некоторые аминокислоты (например, аргинин и гистидин) вовлечены в запуск механизма перехода между типами размножения у дафний [48].

Цель работы – систематизировать данные о составе аминокислот основных продуцентов водных экосистем (микроводорослей и цианобактерий) и первичных консументов (зоопланктона), обсудить возможную роль АК как потенциального лимитирующего фактора для развития растительноядного зоопланктона.

Общие представления об аминокислотах гидробионтов. В клетках водных организмов аминокислоты могут находиться как в “свободном”, так и в “связанном” (входят в состав белка) виде. Хотя суммарное содержание свободных АК составляет, как правило, <10% внутриклеточных АК, а их функции в водном организме отличаются от функций связанных АК [36]. В настоящей работе обсуждаются результаты исследований общего содержания аминокислот в гидробионтах, т.е. связанных и свободных АК, и отдельно свободных аминокислот. Как правило, авторы ограничиваются определением содержания только 17 АК, выполняющих основную роль в синтезе белков, а при изучении состава свободных АК обычно указывают 18 (дополнительно глутамин). Аминокислоты, относящиеся к промежуточным метаболитам в клетке (орнитин, таурин, γ -аминомасляная кислота и др.) и часто определяемые в составе растворенного органического вещества [4], в исследованиях с гидробионтами, как правило, не рассматриваются.

В зависимости от функции АК в белковом обмене, их принято делить на две категории: заменимые (аспарагиновая кислота, серин, глутаминовая кислота, пролин, глицин, аланин, цистеин, тирозин) и незаменимые (аргинин, валин, изолейцин, лейцин, фенилаланин, лизин, метионин, треонин, гистидин) АК [69]. Незаменимыми считаются АК, не синтезируемые животным организмом и поставляемые в готовом виде с пищей. Исключение из пищевого рациона хотя бы одной из таких АК, при сохранении содержания остальных, влечет за собой задержку роста и снижение массы тела растущего животного организма. Заменимые АК синтезируются животными организмами и выполняют разнообразные функции, поэтому их роль не менее важна, чем незаменимых. В последнее десятилетие стали выделять условно незаменимые АК [51].

К ним часто относят цистеин, глутамин, пролин, (а также таурин и гидроксипролин, не рассматриваемые в настоящей работе), т.е. те заменимые АК, которые синтезируются водными животными, однако скорость их утилизации выше скорости внутреннего синтеза. Восполнение условно незаменимых АК также происходит за счет пищи. Незаменимость АК устанавливается с учетом всех биохимических особенностей белкового обмена данного вида гидробионта, его возраста и репродуктивного состояния.

Для сравнения аминокислотных профилей организмов разных трофических уровней и видов используется понятие “процентный состав”, где содержание каждой аминокислоты приводится в процентах суммарного содержания аминокислот. Процентное содержание АК в гидробионтах описано в литературе несколькими способами: 1) в сумме аминокислот; 2) в сухой массе; 3) в общем углеводе; 4) в общем азоте. Очевидно, что ни одно выражение не универсально и выбирается автором в зависимости от цели исследования. Однако это многообразие способов выражения содержания АК существенно затрудняет их сравнение. К тому же не всегда в литературе приводится достаточно данных для взаимной конвертации значений (влажность, содержание азота, углерода). Поэтому для сравнения состава АК нами отобраны данные только из тех публикаций, в которых была возможность пересчета в процент суммы АК (100%). При сравнении процентного содержания отдельных АК между группами микроводорослей и зоопланктона использовали непараметрический тест Краскела–Уоллиса с попарным сравнением критерием Вилкоксона.

Аминокислоты микроводорослей и цианобактерий. Состав и содержание АК фитопланктона и перифитона в основном определяются цианобактериями, зелеными и диатомовыми микроводорослями. При этом традиционно принято рассматривать состав АК (заменимых и незаменимых) микроводорослей и цианобактерий как однообразный и неизменный, особенно по сравнению с другими биохимическими компонентами – биогенными элементами (С, N, P), стеринами и незаменимыми полиненасыщенными жирными кислотами семейства $\omega 3$ [8, 37, 43]. Однако планомерных экспериментальных и теоретических работ по сравнительному изучению состава АК микроводорослей и цианобактерий в литературе мало, а гипотеза об однообразии состава АК требует дополнительной проверки.

Сводные данные по процентному составу незаменимых и заменимых АК цианобактерий, зеленых и диатомовых микроводорослей представлены в табл. 1 и 2. Из них следует, что нет различий в суммарном содержании (непараметрический тест Краскела–Уоллиса, χ -квadrat = 3.2047, $df = 3$, $p = 0.3611$) незаменимых АК у микроводорослей и цианобактерий: Chlorophyta – $48.05 \pm 0.50\%$, Bacillariophyta –

Таблица 1. Сравнительный состав незаменимых аминокислот микроводорослей и цианобактерий (% суммы АК)

Происхождение	Вал	Иле	Лей	Фен	Лиз	Мет	Тре	Гис	Арг	Источник
Chlorophyta										
К*	5.7	3.6	9.1	4.7	6.7	2.2	4.9	2.1	7.4	[5]
К	5.4	4.5	7.5	4.2	6.8	NA	5.0	2.5	6.8	[31]
К	6.0	4.3	8.8	5.7	7.8	2.3	5.1	2.2	6.2	[9]
К*	5.9	4.3	8.9	6.2	6.6	2.5	5.6	2.0	6.9	[8]
К	4.9	3.6	7.6	4.8	5.5	2.6	4.1	1.6	15.8	[65]
К	6.2	4.2	10.3	5.6	8.1	2.3	5.3	2.0	7.1	[13]
К*	5.7	4.2	8.2	6.3	6.3	2.0	5.6	2.0	8.0	[15]
$M \pm m$	5.7 ± 0.1	4.1 ± 0.1	8.5 ± 0.3	5.8 ± 0.2	6.5 ± 0.2	2.2 ± 0.1	5.4 ± 0.1	2.0 ± 0.1	8.2 ± 0.8	
Cyanobacteria										
П ¹	6.2	5.8	9.5	3.6	1.9	0.2	7.1	1.4	6.0	[37]
П*	6.5	5.8	8.8	4.6	5.6	2.0	5.6	1.6	8.4	[8]
К*	6.6	6.1	9.4	5.1	5.1	2.3	5.5	1.5	7.3	[8]
К	6.4	5.4	10.3	6.0	5.3	1.6	5.4	1.8	8.1	[9]
К*	6.2	4.7	9.1	4.4	5.3	1.8	5.6	1.7	7.0	[5]
К*	7.1	6.6	9.2	5.3	4.9	2.0	5.6	2.1	7.2	[13]
$M \pm m$	6.5 ± 0.1	5.8 ± 0.2	9.3 ± 0.1	4.9 ± 0.2	5.0 ± 0.2	2.0 ± 0.1	5.6 ± 0.1	1.6 ± 0.1	7.3 ± 0.2	
Bacillariophyta										
П ¹	5.0	5.1	8.8	3.9	5.3	0.6	6.8	0.9	5.3	[37]
П ²	3.9	5.1	8.8	5.1	5.1	1.4	5.3	1.2	8.4	[44]
П ³	6.9	3.8	6.9	3.1	11.5	0.8	7.6	0.8	2.3	[44]
К	6.2	6.6	9.3	6.7	7.2	NA	5.6	2.5	4.9	[31]
К	4.1	4.6	2.6	6.4	8.1	5.1	6.6	NA	11.4	[45]
К	5.0	4.5	6.9	4.7	6.3	2.7	4.7	1.5	5.6	[65]
К*	5.2	5.1	8.2	6.4	6.9	2.3	4.8	2.3	8.5	[16]
$M \pm m$	5.2 ± 0.2	5.0 ± 0.2	7.7 ± 0.5	5.7 ± 0.4	7.1 ± 0.5	2.2 ± 0.3	5.5 ± 0.3	1.9 ± 0.2	7.4 ± 0.7	

Примечание. Вал – валин, Иле – изолейцин, Лей – лейцин, Фен – фенилаланин, Лиз – лизин, Мет – метионин, Тре – треонин, Гис – гистидин, Арг – аргинин; $M \pm m$ – среднее значение \pm ошибка среднего, К – лабораторная культура, П – природные организмы: ¹ – оз. Касумигаура, ² – пруд Бугач, ³ – пруд Лесной.

* Даны усредненные значения.

47.33 \pm 1.07%, Cyanobacteria – 47.41 \pm 0.81% (здесь и далее данные представлены в виде $M \pm m$, где m – ошибка среднего). Более того, в доступной нам литературе все результаты экспериментальных определений суммарного содержания незаменимых АК лабораторных культур или природных популяций микроводорослей и цианобактерий укладывались в промежуток от 41 до 55%, т.е. суммарный состав незаменимых АК стабилен.

Общее для профиля незаменимых АК микроводорослей и цианобактерий – высокое содержание лейцина и аргинина, а также низкое содержание метионина и гистидина (табл. 1). Содержание метионина, треонина и аргинина между рассматриваемыми группами не отличается ($p > 0.05$). При этом цианобактерии содержат достоверно больше валина, лейцина и изолейцина, чем диатомовые и зеленые микроводоросли ($p < 0.05$). Заметное различие в содержании валина обнаружено как при сравнении диатомеи *Stephanodiscus* sp. и цианобактерии *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. из сибирского водоема [44], и при сравнении диатомовых из малазийских водоемов [55] с цианобактерией *Spirulina* sp. из африканского оз.

Чад [35]. Вероятно, повышенное содержание валина у цианобактерий не связано с влиянием географических или сезонных факторов, а определяется их физиологическими особенностями. Несмотря на то, что валин давно открыт и глубоко изучается, его физиологическая роль у гидробионтов, за исключением строительства белковых молекул и стимулирования роста, до сих пор окончательно не установлена.

Лейцин – основной компонент циклических гептапептидов цианобактериальных токсинов, представляющих угрозу для жизни других гидробионтов [6]. По-видимому, повышенное содержание лейцина в цианобактериях связано с наличием токсинов в их клетках. Изолейцин относится к особым аминокислотам, имеющим в химической структуре разветвленную боковую цепь с атомами углерода и кислорода. Возможно, уникальное строение изолейцина и объясняет ту ключевую роль, которую выполняет данная АК при утилизации пищи животными организмами.

У цианобактерий содержание лизина достоверно меньше ($p < 0.001$), чем у зеленых и диато-

Таблица 2. Сравнительный состав заменимых аминокислот микроводорослей и цианобактерий (% суммы АК)

Происхождение	Асп	Сер	Глу	Про	Гли	Ала	Тир	Источник
Chlorophyta								
К*	9.5	4.9	13.8	6.3	6.5	9.2	3.3	[5]
К	7.9	4.9	12.7	13.9	5.6	7.0	5.2	[31]
К	10.3	4.7	12.3	4.9	5.9	7.7	5.7	[9]
К*	10.1	5.1	12.7	5.4	5.8	7.7	4.4	[8]
К	12.2	4.1	13.1	4.3	6.1	6.6	3.1	[65]
К	10.1	4.5	12.7	4.2	5.9	7.9	3.7	[13]
К	8.8	5.4	11.3	7.1	6.4	8.2	4.5	[15]
<i>M ± m</i>	9.5 ± 0.3	5.0 ± 0.1	12.1 ± 0.2	6.3 ± 0.5	6.2 ± 0.2	8.1 ± 0.2	4.3 ± 0.1	
Cyanobacteria								
П ¹	10.6	7.1	14.2	NA	10.1	13.6	2.6	[37]
П*	11.9	5.7	13.4	3.7	4.6	7.1	4.7	[8]
К*	10.6	5.6	13.8	3.8	4.7	7.6	5.1	[8]
К	10.2	5.0	12.6	4.0	4.8	8.2	4.9	[9]
К*	10.3	5.1	14.9	5.2	5.3	8.7	4.7	[5]
К*	10.5	4.8	12.0	4.2	5.4	8.4	4.7	[13]
<i>M ± m</i>	10.7 ± 0.2	5.5 ± 0.1	13.7 ± 0.3	4.1 ± 0.2	5.2 ± 0.3	8.2 ± 0.4	4.8 ± 0.2	
Bacillariophyta								
П ¹	11.2	7.4	13.5	NA	11.3	12.4	2.5	[37]
П ²	11.1	6.8	17.7	1.2	6.8	8.6	3.3	[44]
П ³	11.5	6.9	16.7	3.8	6.9	8.4	2.3	[44]
К	10.8	6.7	12.6	4.8	6.6	6.3	3.1	[31]
К	7.4	4.4	9.9	5.3	4.4	12.7	7.2	[45]
К	11.5	4.7	18.6	7.0	5.4	7.2	3.4	[65]
К*	11.2	5.7	12.3	4.5	6.0	6.2	4.4	[16]
<i>M ± m</i>	10.9 ± 0.4	5.9 ± 0.3	13.6 ± 0.8	4.4 ± 0.4	6.5 ± 0.5	7.7 ± 0.7	4.0 ± 0.4	

Примечание. Асп – аспариновая кислота, Сер – серин, Глу – глутаминовая кислота, Про – пролин, Гли – глицин, Ала – аланин, Тир – тирозин. Остальные обозначения как в табл. 1.

мовых микроводорослей (табл. 1). Лизин – важнейший субстрат для синтеза карнитина, который обеспечивает транспорт длинноцепочечных жирных кислот внутрь митохондрий, а также снижает токсическое действие, например, аммония и ксенобиотиков. Нельзя исключать, что одна из причин слабого развития зоопланктона в периоды “цветения” воды – недостаток содержания лизина в “цианобактериальной” пище. Тем более, что доминирование цианобактерий в отдельном водоеме может продолжаться более двух месяцев, а суммарное содержание АК цианобактерий достигать до 35% общей органической биомассы водоема [1]. Кроме этого, цианобактерии содержат меньше фенилаланина ($p = 0.006$) и гистидина ($p < 0.001$), чем зеленые микроводоросли. В литературе, например [2], приводятся сведения о функциях и ответственной роли, выполняемой этими АК для нормального функционирования водных первичных консументов. Поэтому относительно высокое содержание гистидина и фенилаланина у зеленых микроводорослей может быть показателем их кормовой ценности для зоопланктона.

Поскольку нет различий в суммарном содержании незаменимых АК между цианобактериями, зелеными и диатомовыми микроводорослями (табл. 1), то суммарное содержание заменимых АК у данных групп также стабильно (табл. 2). Общеизвестно, что для них характерно наличие в гидролизатах клеток относительно большого количества заменимых глутаминовой и аспарагиновой кислоты (доля каждой часто превышает 10% суммы всех АК) и малого количества тирозина, что подтверждают данные табл. 2. При этом нет заменимых АК, содержание которых отличается для всех рассматриваемых групп. Цианобактерии имеют более низкое содержание глицина, чем зеленые и диатомовые микроводоросли ($p < 0.05$). Известно, что накопление глицина в клетках цианобактерий может приводить к их гибели из-за снижения концентрации магния, жизненно важного микроэлемента для нормального протекания многих ферментативных процессов [25].

Для Cyanobacteria по сравнению с Chlorophyta характерно повышенное содержание аспарагиновой ($p < 0.001$) и глутаминовой кислот ($p < 0.01$), а

также пониженное содержание пролина ($p = 0.0001$). Хотя эти аминокислоты были одними из первых, выделенных в чистом виде, в литературных источниках мало данных об их регуляторной функции у гидробионтов. Зеленые и диатомовые микроводоросли различаются по содержанию заменимых аминокислот – аспарагиновой кислоты ($p < 0.001$) и пролина ($p < 0.05$) (табл. 2).

В целом, анализ литературных данных (табл. 1, 2) свидетельствует о существовании различий по содержанию отдельных незаменимых и заменимых АК между цианобактериями, зелеными и диатомовыми микроводорослями.

Имеются сведения, свидетельствующие в пользу видоспецифичности состава АК микроводорослей внутри одной таксономической группы. Например, Кхатун и соавт. [45] выявили, что диатомовые рода *Amphora* содержали более высокое количество таких незаменимых АК, как аргинин, треонин, тирозин, лизин, фенилаланин и валин по сравнению с диатомеями родов *Navicula* и *Symbella*. Относительно высокое содержание лизина и изолейцина среди Bacillariophyta обнаружено у *Chaetoceros calcitrans* (Paulsen) Takano, 1968 [31]. По данным Брауна и Джеффри [15], *Microtonas pusilla* (Butcher) Manton & Parke, 1960 (Chlorophyta) содержала на четверть меньше аргинина, чем другие виды зеленых микроводорослей. Относительно высокое содержание треонина и фенилаланина среди Chlorophyta обнаружено у *Tetraselmis suecica* (Kyllin) Butcher [31].

В настоящее время много внимания уделяют вопросу зависимости состава АК лабораторных культур микроводорослей и цианобактерий от условий культивирования [56, 59]. На примере *Chlorella ellipsoidea* Gerneck, 1907 показано, что состав АК оставался стабильным при естественном (outdoor) и при искусственном (indoor) освещении в биореакторе [67]. Однако при культивировании хлореллы в темноте (гетеротрофные условия) и при искусственном освещении (автотрофные условия) обнаружены достоверные различия по всем АК, кроме аланина [59]. Также зависимость состава АК от условий культивирования показана для цианобактерии *Spirulina platensis* (Nords.) Geilt. и зеленой микроводоросли *Scenedesmus quadricauda* (Turp) Wreb. При их культивировании, кроме фотопериода и интенсивности света, на состав АК могут влиять турбулентность, рН, соленость, температура и содержание биогенных элементов в среде [59]. Известна зависимость состава АК цианобактерии *Anabena* sp. от источника азота [1].

Имеются противоречивые сведения о зависимости состава АК у диатомовых от условий выращивания в культуре. С одной стороны, в работе Брауна с соавт. [17] указывается на отсутствие очевидной связи состава АК от фотопериода и интенсивности света в лабораторных экспериментах с культурой диатомеи *Thalassiosira pseud-*

onana Hasle & Heimdal. С другой стороны, состав АК диатомеи зависел от добавок азота в среду [23]. Более того, еще в классической работе Хески с соавт. [38] на примере шести видов диатомовых было показано, что состав АК в клеточной стенке и внутри цитоплазмы может заметно варьировать в зависимости от условий среды.

Свободные аминокислоты микроводорослей и цианобактерий. В природных условиях состав свободных АК микроводорослей может резко меняться в течение вегетационного периода. Например, установлено значительное (до 20 раз) изменение внутриклеточной концентрации свободных АК у диатомеи *Rhizosolenia delicatula* Cleve во время ее массового развития [52]. При этом наибольшее содержание АК приходилось на глутаминовую кислоту, глутамин, аланин, изолейцин и лизин, суммарное содержание которых превышало 65%. В периоды, когда развития *Rh. delicatula* не происходило, у нее преобладали другие АК: серин, глицин, аргинин и аспарагиновая кислота.

Временная изменчивость состава свободных АК известна и для лабораторных культур микроводорослей и цианобактерий. По данным А.И. Сакевич и П.Д. Клоченко [4], в начале экспоненциальной фазы роста у цианобактерии *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk. и зеленой *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chodat в биомассе преобладали свободные глутаминовая и аспарагиновая кислоты, глицин, аланин, валин, пролин, серин, треонин и лейцин. По мере старения культур было отмечено снижение величины внутриклеточного фонда свободных аминокислот и следовые количества гистидина, аргинина, пролина и фенилаланина.

Состав свободных АК микроводорослей и цианобактерий обладает более выраженной изменчивостью и “быстрыми” ответами на воздействие внешних факторов, чем таковой связанных АК. По данным Гранума с соавт. [30], внутриклеточное суммарное содержание свободных АК диатомеи *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve заметно (на 90%) снижалось в течение суток при уменьшении концентрации неорганического азота в среде, а наибольшее снижение приходилось на глутамин. По мнению Адмираала с соавт. [7], крупные по размерам диатомеи могут выступать в качестве индикаторов обеспеченности азотом в среде, так как при его недостатке содержат в 3–50 раз меньше АК, чем при его обилии. Состав АК у диатомовых микроводорослей также зависит от фазы роста культуры [71] и световых условий [29]. Особенностью состава АК цианобактерий считаются различия у видов, формирующих гетероцисты, по сравнению с видами, не имеющими гетероцист [50].

Состав свободных АК различается для отдельных таксономических групп микроводорослей и цианобактерий. В экспериментах на чистых культурах обнаружено, что у цианобактерий содержание изолейцина более чем в 5 раз, валина и лейцина в 4 раза,

фенилаланина в 3 раза превышало таковое у *Chlorella* sp. И, наоборот, у них было на два порядка меньше гистидина, в 3 раза меньше аргинина и более чем в 2 раза меньше лизина [62]. В целом, цианобактерии и хлорелла не отличались только по содержанию аланина и метионина. По предположению Соримачи [61], различия в составе внутриклеточных свободных АК цианобактерий и микроводорослей — результат длительного эволюционного процесса прокариотических и эукариотических организмов.

Аминокислоты зоопланктона. Сводные данные по составу незаменимых и заменимых АК зоопланктона приведены в табл. 3, 4. При сравнении средних показателей состава АК зоопланктона с таковыми для микроводорослей и цианобактерий (табл. 1, 2) можно отметить следующее. Во-первых, суммарное содержание незаменимых АК зоопланктона ($47.17 \pm 0.93\%$), как и заменимых АК, не отличается от такового для микроводорослей и цианобактерий. Наибольшее содержание АК у зоопланктона также приходится на аспарагиновую и глутаминовую кислоты, как и у фотосинтезирующих гидробионтов. Во-вторых, зоопланктон отличается от цианобактерий по содержанию шести незаменимых АК (гистидина, лизина, валина, изолейцина, лейцина и фенилаланина) и двух заменимых АК (пролина, глицина) ($p < 0.05$). В-третьих, зоопланктон по сравнению с зелеными микроводорослями имеет более высокое относительное содержание лизина, гистидина, изолейцина, аспарагина и глутамина, но более низкое содержание фенилаланина ($p < 0.05$). В-четвертых, зоопланктон содержит больше валина и меньше фенилаланина, чем диатомеи ($p < 0.05$). То есть, полного совпадения состава АК зоопланктона с цианобактериями или одной из таксономических групп микроводорослей не обнаружено. Более того, различия имеются как среди состава незаменимых, так и заменимых АК.

Считается, что внутривидовые и межвидовые различия в биохимических составах водных беспозвоночных животных менее выражены, чем у автотрофных организмов [64], и состав АК зоопланктона не исключение. Большинство авторов, проводивших исследования состава АК зоопланктона во второй половине XX в., описывали его как однообразный и неизменный при воздействии различных факторов среды [20, 21]. В работе Гуисанде с соавт. [32] показано, что у самок копепод *Euterpina acutifrons* Dana, 1847 в течение года не было выявлено изменений в составе большинства незаменимых АК.

Однако в настоящее время все чаще делают вывод о существовании внутривидовых и межвидовых различий в составе АК зоопланктона [57, 70]. Некоторые исследователи полагают, что состав АК зоопланктона не только предопределен генетически, но и зависит от влияния условий внешней среды [34], репродуктивных, половых и онтогенетических факторов [18], а также от условий питания

[33]. Например, зависимость состава АК от качества пищи показана на примере рачков *Artemia* sp. [54], *A. parthenogenetica* Bacigozzi, 1974 и коловратки *Brachionus rotundiformis* Tschugunoff, 1921 [12]. Наибольшие различия состава АК веслоногих ракообразных на разных стадиях онтогенеза отмечены у каланид *Eurytemora velox* Lilljebord, 1853 и *Calanipeda aquae-dulcis* Kritsch, 1873, а также циклопид *Diacyclops bicuspidatus odessanus* (Shmankevich, 1875) и *Acanthocyclops robustus* Sars, 1863 [18]. Взрослые особи, по сравнению с науплиями, имели повышенное содержание аланина, валина, глутаминовой кислоты, глицина, аргинина, пролина и тирозина. У *Daphnia pulex* Forbes, 1893 изменение состава АК связано с онтогенетическими изменениями, в отличие от веслоногого рачка *Diaptomus cyaneus* Gurney, 1909, чей состав АК в большей мере зависит от состояния репродукции [70]. Значительные сезонные изменения в составе заменимых АК показаны для *Parapenaeus longirostris* Lucas, 1846, при этом состав незаменимых АК менялся незначительно [58]. Выявленные с помощью дискриминантного анализа достоверные различия в составе АК внутри нескольких видов кладоцер, циклопов, каланоидов и коловраток из озер, расположенных на разной высоте над уровнем моря, позволили Гуисанде [34] рассматривать состав АК зоопланктона как индикатор трофической ниши и адаптации вида к абиотической среде.

Известно, что недостаток незаменимых АК в пище отрицательно влияет на рост и размножение растительноядного зоопланктона [32, 66]. Особое внимание исследователей направлено на изучение потребностей в АК, к недостатку которых зоопланктонные организмы особенно чувствительны, а именно, лизина, метионина, гистидина и аргинина [47]. В аквакультуре содержания этих АК в рационе рассматривают как наиболее важные показатели питательной ценности диеты, поскольку они влияют на скорость питания, рост, состав тела и морфометрические параметры зоопланктона. Исходя из установленной потребности в одной АК (обычно лизина), можно определить потребности в других АК для зоопланктона согласно известным пропорциям незаменимых АК [26]. При оценке качества пищи относительно какой-либо незаменимой АК следует учитывать не только содержание этой АК в пище, но и ее доступность для переваривания.

Таким образом, на основании знаний о потребностях зоопланктонного организма в содержании незаменимых аминокислот в пище, можно рассчитать количество пищи, необходимое для нормального развития, а также оценить качество микроводорослевых или цианобактериальных ресурсов.

Свободные аминокислоты зоопланктона. Состав свободных АК зоопланктона, как и микроводорослей и цианобактерий, характеризуется большей “подвижностью”, чем состав связанных АК. У большинства видов зоопланктона, обитающих

Таблица 3. Сравнительный состав незаменимых аминокислот зоопланктона (% суммы АК)

Вид	Условия	Вал	Иле	Лей	Фен	Лиз	Мет	Тре	Гис	Арг	Источник
<i>Brachionus calyciflorus</i>	К	5.4	4.9	10.1	5.9	9.7	1.1	4.4	2.1	7.2	[57]
<i>Daphnia carinata</i>	П	6.3	5.0	10.1	4.9	6.5	2.8	5.5	3.2	6.5	[46]
<i>D. pulicaria</i>	П	5.4	4.4	6.9	4.4	8.2	—	6.2	2.1	6.5	[18]
<i>D. pulicaria</i>	П	6.3	4.9	8.3	5.0	6.1	2.0	6.3	2.2	6.7	[70]
<i>D. magna</i>	П	5.3	4.5	7.1	4.3	9.3	—	5.8	2.1	7.1	[18]
<i>Moina australiensis</i>	П	6.8	5.1	9.5	5.1	6.4	2.2	5.3	2.6	5.8	[46]
<i>Moina micrura</i>	К	4.8	4.5	8.6	4.1	11.6	1.2	3.2	5.5	8.8	[57]
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	П	5.4	4.9	7.0	4.1	8.5	—	5.2	2.5	7.4	[18]
<i>Eurytemora velox</i>	П	5.8	4.6	6.1	4.2	7.4	—	5.9	2.6	5.5	[18]
<i>Cyclops abyssorum</i>	П	6.0	4.3	7.3	4.3	6.7	1.7	4.9	2.1	6.6	[70]
<i>Diaptomus cyaneus</i>	П	5.8	4.1	7.4	3.8	7.4	1.9	4.8	2.1	5.8	[70]
<i>Acanthocyclops robustus</i>	П	5.3	4.9	6.9	3.8	8.3	—	4.9	2.5	7.4	[18]
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	П	5.2	4.7	6.8	3.9	8.8	—	5.1	2.4	7.7	[18]
<i>Euterpina acutifrons</i>	П	5.4	4.9	7.0	3.3	7.5	—	4.9	2.5	9.4	[32]
<i>Diaphanosoma excisum</i>	К	6.6	2.9	8.6	4.0	10.6	2.6	4.1	2.8	5.1	[57]
Смешанный зоопланктон	П	4.9	4.3	7.8	4.0	14.6	2.1	4.0	2.1	8.0	[54]
<i>M ± m</i>		5.7 ± 0.2	4.6 ± 0.1	7.8 ± 0.3	4.3 ± 0.2	8.6 ± 0.6	2.0 ± 0.2	5.0 ± 0.2	2.6 ± 0.2	7.0 ± 0.3	

Примечание. Обозначения, как в табл. 1.

Таблица 4. Состав заменимых аминокислот зоопланктона (% суммы АК)

Вид	Условия	Асп	Сер	Глу	Про	Гли	Ала	Цис	Тир	Источник
<i>Brachionus calyciflorus</i>	К	11.8	3.9	13.7	6.8	3.8	4.5	1.7	3.2	[57]
<i>Daphnia carinata</i>	П	9.1	5.5	12.4	4.3	4.8	6.3	1.4	4.2	[46]
<i>D. pulicaria</i>	П	11.3	6.2	13.8	6.4	6.6	8.2	—	3.2	[18]
<i>D. pulicaria</i>	П	10.4	5.7	13.4	5.3	5.3	6.4	1.0	4.8	[70]
<i>D. magna</i>	П	11.6	5.8	14.6	5.9	6.2	7.9	—	2.7	[18]
<i>Moina australiensis</i>	П	9.8	5.0	12.6	4.5	5.0	7.2	1.2	4.6	[46]
<i>Moina micrura</i>	К	10.6	3.7	16.6	3.4	4.2	2.7	3.1	3.2	[57]
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	П	10.9	4.7	15.4	5.2	6.4	8.4	—	4.0	[18]
<i>Eurytemora velox</i>	П	11.4	5.6	14.4	7.2	6.9	9.7	—	2.9	[18]
<i>Cyclops abyssorum</i>	П	9.3	4.5	13.4	5.5	6.1	8.2	1.4	7.6	[70]
<i>Diaptomus cyaneus</i>	П	9.0	4.5	13.1	5.8	5.6	9.1	1.4	8.2	[70]
<i>Acanthocyclops robustus</i>	П	10.7	4.3	16.1	5.8	6.6	9.6	—	2.9	[18]
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	П	10.8	4.4	15.7	5.9	6.8	9.3	—	2.5	[18]
<i>Euterpina acutifrons</i>	П	8.8	4.9	13.9	6.0	6.5	7.9	—	6.9	[32]
<i>Diaphanosoma excisum</i>	К	10.9	2.8	14.5	6.9	8.3	4.7	1.3	3.4	[57]
Смешанный зоопланктон	П	8.4	4.0	14.2	—	7.0	8.1	—	5.8	[54]
<i>M ± m</i>		10.3 ± 0.2	4.7 ± 0.2	14.2 ± 0.2	5.7 ± 0.2	6.0 ± 0.2	7.4 ± 0.4	1.6 ± 0.2	4.4 ± 0.4	

Примечание. Обозначения, как в табл. 1 и табл. 2.

в соленой воде, содержание свободных АК в теле организма выше, чем у пресноводных видов. Это связано с тем, что в соленой среде свободные АК необходимы организму для процессов осморегуляции [31, 72]. Например, пул свободных АК морской *P. longirostris* достигает 12–25% общего содержания АК [58], а у пресноводных копепоид — 2–5% [22]. Содержание свободных АК значительно увеличивается у *Artemia* sp. при переходе на культивирование при повышенной солености [39].

Состав свободных АК зоопланктона также зависит от времени года и стадии развития организма [40, 41], количества и качества его пищи [12, 39]. Отмечено влияние сезонов на состав АК самок, яиц и науплий *Calanus finmarchicus* Gunner, 1765 [42]. Содержание АК, особенно незаменимых, в

самках, яйцах и науплиях осенью было выше, чем весной. Количество свободных АК в копеподах *Tetymora longicornis* Müller, 1785 на единицу белка изменялось почти в 2 раза в течение двух сезонов [41].

Между представителями отдельных таксономических группировок зоопланктона также установлены различия в составе свободных АК. Например, содержание свободных аминокислот более высокое в коловратках *Brachionus rotundiformis*, чем в рачках *Artemia parthenogenetica*, причем у коловраток самым высоким было содержание аланина [12].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного анализа позволяют сделать вывод о специфичности состава амино-

кислот зеленых и диатомовых микроводорослей, цианобактерий и зоопланктона. Укрепившиеся в прошлом веке в журналах экологического профиля представления о полном однообразии состава АК как продуцентов (микроводорослей и цианобактерий), так и первичных консументов (зоопланктон) следует признать ошибочными.

Необходимо отметить, что современные знания о составе АК микроводорослей, цианобактерий и зоопланктона сложились на основе изучения лабораторных культур (видов) или штаммов (видов), выделенных из природных экосистем, а также отдельных природных видов, доминирующих в составе планктона водной экосистемы. К сожалению, в литературе почти нет работ, посвященных сравнительному изучению динамики состава АК основных таксономических групп фитопланктона и зоопланктона в условиях континентального водоема, а также экспериментов по поиску механизмов, приводящих к неоднородности состава АК. Безусловно, такие мониторинговые исследования в сочетании с экспериментами в контролируемых условиях позволят разработать теорию и понять особенности формирования состава АК фитопланктона и зоопланктона.

Состав АК природных зеленых и диатомовых микроводорослей, цианобактерий и зоопланктона зависит от условий окружающей среды, в первую очередь, таких как вегетационный сезон, температура, содержание биогенных элементов, стадия жизненного цикла. При этом наибольшее влияние биотические и абиотические факторы оказывают на состав свободных АК, а не на связанные в белках АК.

Состав АК лабораторных культур микроводорослей и цианобактерий, а также лабораторных видов зоопланктона зависит от условий культивирования. Следовательно, за счет варьирования условий выращивания можно в промышленных масштабах получать культуры, штаммы или виды с заданными параметрами по составу АК. В этой связи, перспективным представляется направленный поиск высокопродуктивных штаммов, культур или видов с высоким содержанием отдельных незаменимых АК.

Каждый элемент в составе АК, наряду с биогенными элементами (С, N, P), стеринами и незаменимыми полиненасыщенными жирными кислотами, может играть ключевую роль в физиологии организмов планктона и быть незаменимым и дефицитным в питании животных, занимающих высшие уровни пищевой цепи водных экосистем.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Государственное задание по программе фундаментальных исследований РФ, тема № VI.51.С.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горюнова С.В., Ржанова Г.Н., Орланский В.Н. Сине-зеленые водоросли. М.: Наука, 1969. 223 с.
2. Елякова Л.А., Светашова Т.Г., Лакизова И.Ю. Значение гистидина для активности β -1,3-глюконазы IV из *Spisula sachalinensis* // Биоорг. химия. 1977. Т. 3. № 3. С. 415–421.
3. Колмакова А.А., Гладышев М.И., Калачева Г.С. Различия аминокислотного состава доминирующих видов фитопланктона в эвтрофном водохранилище // Докл. РАН. 2007. Т. 415. № 5. С. 711–713.
4. Сакевич А.И., Клоченко П.Д. Свободные аминокислоты в экологическом метаболизме водорослей // Гидробиол. журн. 1996. Т. 32. № 5. С. 33–41.
5. Трубочев Н.И., Гительзон И.И., Калачева Г.С. и др. Биохимический состав некоторых сине-зеленых водорослей и хлореллы // Прикладная биохимия и микробиология. 1976. Т. 12. № 2. С. 196–202.
6. Чернова Е.Н., Русских Я.В., Афонина Е.И. и др. Масс-спектрометрический анализ микроцистинов из биомассы цианобактерий. Оптимизация процедуры пробоподготовки // Экологическая химия. 2016. Т. 24. № 4. С. 205–217.
7. Admiraal W., Peletier H., Laaem R.W.P.M. Nitrogen metabolism of marine planktonic diatoms: excretion, assimilation and cellular pools of free amino acid in seven species with different cell size // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1986. V. 98. № 3. P. 241–263.
8. Ahlgren G., Gustafsson I.-B., Boberg M. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae // J. Phycol. 1992. V. 28. № 1. P. 37–50.
9. Ahlgren G., Hyenstrand P. Nitrogen limitation effects of different nitrogen sources on nutritional quality of two freshwater organisms, *Scenedesmus quadricauda* (Chlorophyceae) and *Synechococcus* sp. (Cyanophyceae) // J. Phycol. 2003. V. 39. P. 906–917.
10. Akgul R., Kizilkaya B., Akgul F., Erdugan H. Amino acid composition and crude protein values of some Cyanobacteria from Canakkale (Turkey) // Pak. J. Pharm. Sci. 2015. V. 28. № 5. P. 1757–1761.
11. Anderson T.R., Boersma M., Raubenheimer D. Stoichiometry: linking elements to biochemicals // Ecology. 2004. V. 85. P. 1193–1202.
12. Aragao C., Conceicao L.E.C., Dinis M.T., Fuhn H.-J. Amino acid pool of rotifers and *Artemia* under different conditions: nutritional implications for fish larvae // Aquaculture. 2004. V. 234. № 1–4. P. 429–445.
13. Becker E.W. Micro-algae as a source of protein // Biotechnol. Adv. 2007. V. 25. P. 207–210.
14. Birge E.A., Juday C. The organic content of lake water // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1926. V. 12. № 8. P. 515–519.
15. Brown M.R., Jeffrey S.W. Biochemical composition of microalgae from the green algal classes Chlorophyceae and Prasinophyceae. 1. Amino acids, sugars and pigments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1992. V. 161. № 1. P. 91–113.
16. Brown M.R., Jeffrey S.W. The amino acid gross composition of marine diatoms potentially useful for mariculture // J. Appl. Phycol. 1995. V. 6. P. 521–527.
17. Brown M.R., Dunstan G.A., Norwood S.J., Miller K.A. Effect of harvest stage and light on the biochemical composition of the diatom *Thalassiosira pseudonana* // J. Phycol. 1996. V. 32. № 1. P. 64–73.
18. Brucet S., Boix D., Lopez-Flores R. et al. Ontogenetic changes of amino acid composition in planktonic crustacean species // Mar. Biol. 2005. V. 48. № 1. P. 131–139.

19. *Consdan R., Gordon A.H., Martin A.J.P.* Qualitative analysis of proteins: a partition chromatographic method using paper // *Biochem. J.* 1944. V. 38. № 3. P. 224–232.
20. *Cowey C.B., Corner E.D.S.* On the nutrition and metabolism of zooplankton II. The relationship between the marine copepod *Calanus helgolandicus* and particulate material in Plymouth sea water, in terms of amino acid composition // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 1963. V. 43. P. 495–511.
21. *Cowgill U.M., Emmel H.W., Hopkins D.L. et al.* Variation in chemical composition, reproductive success and body weight of *Daphnia magna* in relation to diet // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., Hydrogr.* 1986. V. 71. № 1. P. 79–99.
22. *Dabrowski K., Rusiecki M.* Content of total free amino acids in zooplanktonic food of fish larvae // *Aquaculture.* 1983. V. 30. № 1–4. P. 31–42.
23. *Dortch Q.* Effect of growth conditions on accumulation of internal nitrate, ammonium, amino acids and protein in three marine diatoms // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1982. V. 61. № 3. P. 243–264.
24. *Dubovskaya O.P., Klimova E.P., Kolmakov V.I. et al.* Seasonal dynamic of phototrophic epibionts on crustacean zooplankton in a eutrophic reservoir with cyanobacterial bloom // *Aquat. Ecol.* 2005. V. 39. № 2. P. 167–180.
25. *Eisenhut M., Bauwe H., Hagemann M.* Glycine accumulation is toxic for the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803, but can be compensated by supplementation with magnesium ions // *FEMS Microbiol. Lett.* 2007. V. 277. № 2. P. 232–237.
26. *Forster I., Ogata H.Y.* Lysine requirement of juvenile Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* and juvenile red sea bream *Pagrus major* // *Aquaculture.* 1998. V. 161. P. 131–142.
27. *Fowden L.* Amino-acids of certain algae // *Nature.* 1951. V. 167. P. 1030–1031.
28. *Fowden L.A.* A comparison of the compositions of some algal proteins // *Ann. Bot.* 1954. V. 18. № 71. P. 257–266.
29. *Flynn K.J., Al-Amoudi O.A.* Effects of N deprivation and darkness on composition of free amino acid release from diatom *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1988. V. 119. № 2. P. 131–143.
30. *Granum E., Kirkvold S., Mykkestad S.M.* Cellular and extracellular production of carbohydrates and amino acids by the marine diatom *Skeletonema costatum*: diel variations and effects of N depletion // *Mar. Ecol. Progress Ser.* 2002. V. 242. P. 83–84.
31. *Guisande C., Maneiro I., Riveiro I.* Homeostasis in the essential amino acid composition of the marine copepod *Euterpina acutifrons* // *Limnol., Oceanogr.* 1999. V. 44. № 3. P. 691–696.
32. *Guisande C., Riveiro I., Maneiro I.* Comparison among the amino acid composition of females, eggs and food to determine the relative importance of food quantity and food quality to copepod reproduction // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. V. 202. № 1–4. P. 135–142.
33. *Guisande C., Bartumeus F., Ventura M., Catalan J.* Role of food partitioning in structuring the zooplankton community in mountain lakes // *Oecologia.* 2003. V. 136. № 4. P. 627–634.
34. *Guisande C.* Biochemical fingerprints in zooplankton // *Limnetica.* 2006. V. 25. № 1–2. P. 369–376.
35. *Halawlaw Y.I.* Spirulina microalgae: A food for future // *Pinnacle Biotech.* 2014. V. 1(2). P. 249–255.
36. *Hanson J.A., Dietz T.H.* The role of free amino acids in cellular osmoregulation in the freshwater bivalve *Ligumia subrostrata* (Say) // *Can. J. Zool.* 1976. V. 54. № 11. P. 1927–1931.
37. *Hanamachi Y., Hama T., Yanai T.* Decomposition process of organic matter derived from freshwater phytoplankton // *Limnology.* 2008. V. 9. P. 57–69.
38. *Hecky R.E., Mopper K., Kilham P., Degens E.T.* The amino acid and sugar composition of diatom cell walls // *Mar. Biol.* 1973. V. 19. P. 323–331.
39. *Helland S., Triantaphyllidis G., Fuhrn H. et al.* Modulation of the free pool and protein content in populations of the brine shrimp *Artemia* spp // *Mar. Biol.* 2000. V. 137. № 5. P. 1005–1016.
40. *Helland S., Nejtgaard J.C., Humlen R. et al.* Effects of season and material food on *Calanus finmarchicus* reproduction, with emphasis on the free amino acids // *Mar. Biol.* 2003. V. 142. № 6. P. 1141–1151.
41. *Helland S., Terjesen B., Berg L.* Free amino acid and protein content in the planktonic copepod *Temora longicornis* compared to *Artemia franciscana* // *Aquaculture.* 2003. V. 215. № 1–4. P. 213–228.
42. *Helland S., Nejtgaard J.C., Humlen R. et al.* Effects of starvation, season, and diet on the free amino acid and protein content of *Calanus finmarchicus* females // *Mar. Biol.* 2003. V. 143. № 2. P. 297–306.
43. *Hempel N., Petrick I., Behrendt F.* Biomass productivity and productivity of fatty acids and amino acids of microalgae strains as key characteristics of suitability for biodiesel production // *J. Appl. Phycol.* 2012. V. 24. № 6. P. 1407–1418.
44. *Kalachova G.S., Kolmakova A.A., Gladyshev M.I. et al.* Seasonal dynamics of amino acids in two small Siberian reservoirs dominated by prokaryotic and eukaryotic phytoplankton // *Aquat. Ecol.* 2004. V. 38. P. 3–15.
45. *Khatoun H., Banerjee S., Yusoff F.M., Shariff M.* Evaluation of indigenous marine periphytic *Amphora*, *Navicula* and *Cymbella* grown on substrate as feed supplement in *Penaeus monodon* postlarval hatchery system // *Aquaculture Nutr.* 2009. V. 15. P. 186–193.
46. *Kibria G., Nugegoda D., Fairclough R. et al.* Utilization of wastewater-grown zooplankton: Nutritional quality of zooplankton and performance of silver perch *Bidyanus bidyanus* (Mitchell, 1838) (Teraponidae) fed on wastewater-grown zooplankton // *Aquaculture Nutr.* 1999. V. 5. № 4. P. 221–227.
47. *Kleppel G.S., Burkart C.A., Houchin L.* Nutrition and the regulation of egg production in the calanoid copepod *Acartia tonsa* // *Limnol., Oceanogr.* 1998. V. 43. № 5. P. 1000–1007.
48. *Koch U., Martin-Creuzburg D., Grossart H.-P., Straile D.* Single dietary amino acids control resting egg production and affect population growth of a key freshwater herbivore // *Oecologia.* 2011. V. 167. P. 981–989.
49. *Kolmakova A.A., Gladyshev M.I., Kalachova G.S. et al.* Amino acid composition of epilithic biofilm and benthic animals in a large Siberian river // *Freshwater Biol.* 2013. V. 58. № 10. P. 2180–2195.
50. *Laloraya V.K., Mitra A.K.* Free amino acid composition of some nitrogen fixing blue-green algae in heterocystous and non-heterocystous condition // *Experientia.* 1970. V. 26. № 1. P. 39–40.
51. *Li P., Mai K., Trushenski J., Wu G.* New developments in fish amino acid nutrition: towards functional and environmentally oriented aquafeeds // *Amino acids.* 2009. V. 37. P. 43–53.

52. *Martin-Jezequel V., Sournia A., Birrien J.-L.* A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. III. Free amino acids composition studied by HPLC analysis // *J. Plankton Res.* 1992. V. 14. № 3. P. 409–421.
53. *Misurcova L., Bunka F., Ambrozova J.V. et al.* Amino acid composition of algal products and its contribution to RDI // *Food Chem.* 2014. V. 151. P. 120–125.
54. *Mitra G., Mukhopadhyay P.K., Ayyappan S.* Biochemical composition of zooplankton community grown in freshwater earthen ponds: Nutritional implication in nursery rearing of fish larvae and early juveniles // *Aquaculture.* 2007. V. 272. № 1–4. P. 346–360.
55. *Natrah F.M., Yusoff F.M., Shariff M. et al.* Screening of Malaysian indigenous microalgae for antioxidant properties and nutritional value // *J. Appl. Phycol.* 2007. V. 19. № 6. P. 711–718.
56. *Ogbonda K.H., Aminigo R.E., Abu G.O.* Influence of temperature and pH on biomass production and protein biosynthesis in a putative *Spirulina* sp. // *Bioresour. Technol.* 2007. V. 98. № 11. P. 2207–2211.
57. *Ovie S.I., Ovie S.O.* Moisture, protein, and amino acid contents of three freshwater zooplankton used as feed for aquacultured larvae and postlarvae // *Isr. J. Aquaculture.* 2006. V. 58. № 1. P. 29–33.
58. *Rosa R., Nunes M.L.* Seasonal patterns of nucleic acid concentrations and amino acid profiles of *Parapenaeus longirostris* (Crustacea, Decapoda): relation to growth and nutritional condition // *Hydrobiologia.* 2005. V. 537. P. 207–216.
59. *Samek D., Misurcova L., Machu L. et al.* Influencing of amino acid composition of green freshwater algae and cyanobacterium by methods of cultivation // *Turk. J. Biochem.* 2013. V. 38. № 4. P. 360–368.
60. *Shim Y.-S., Yoon W.-J., Ha J. et al.* Method validation of 16 types of structural amino acids using an automated amino acid analyzer // *Food Sci. Biotechnol.* 2013. V. 22. № 6. P. 1567–1571.
61. *Sorimachi K.* Evolutionary changes reflected by the cellular amino acid composition // *Amino Acids.* 1999. V. 17. P. 207–226.
62. *Sorimachi K.* The classification of various organisms according to the free amino acid composition change as the result of biological evolution // *Amino Acids.* 2002. V. 22. P. 55–69.
63. *Spackman D.H., Stein W.H., Moore S.* Automatic Recording Apparatus for Use in Chromatography of Amino Acids // *Anal. Chem.* 1958. V. 30. № 7. P. 1190–1206.
64. *Sterner R.W., Hessen D.O.* Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores // *Ann. Rev. Ecol. System.* 1994. V. 25. P. 1–29.
65. *Tibbetts S.M., Milley J.E., Lall S.P.* Chemical composition and nutritional properties of freshwater and marine microalgal biomass cultured in photobioreactors // *J. Appl. Phycol.* 2015. V. 27. P. 1109–1119.
66. *Wacker A., Martin-Creuzburg D.* Biochemical nutrient requirements of the rotifer *Brachionus calyciflorus*: co-limitation by sterols and amino acids // *Funct. Ecol.* 2012. V. 26. № 5. P. 1135–1143.
67. *Wang S.-K., Hu Y.-R., Wang F. et al.* Scale-up cultivation of *Chlorella ellipsoidea* from indoor to outdoor in bubble column bioreactors // *Bioresour. Technol.* 2014. V. 156. P. 117–122.
68. *Williams A.E., Burris R.H.* Nitrogen Fixation by Blue-Green Algae and Their Nitrogenous Composition // *Amer. J. Bot.* 1952. V. 39. № 5. P. 340–342.
69. *Wu G.* Amino acids: metabolism, functions, and nutrition // *Amino Acids.* 2009. V. 37. P. 1–17.
70. *Ventura M., Catalan J.* Variability in amino acid composition of alpine crustacean zooplankton and its relationship with nitrogen-15 fractionation // *J. Plankton Res.* 2010. V. 32. № 11. P. 1583–1597.
71. *Vidoudez C., Pohnert G.* Comparative metabolomics of the diatom *Skeletonema marinoi* in different growth phases // *Metabolomics.* 2012. V. 8. № 4. P. 654–669.
72. *Yancey P.H., Clark M.E., Hand S.C. et al.* Living with water stress: evolution of osmolyte systems // *Science.* 1982. V. 217. P. 1214–1222.

Amino Acids Composition of Green Microalgae and Diatoms, Cyanobacteria and Zooplankton (Review)

A. A. Kolmakova^{a,*} and V. I. Kolmakov^b

^a*Institute of Biophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 50/50, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

^b*Siberian Federal University, Svobodny Av., 79, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

*e-mail: angelika_inbox.ru

We reviewed foreign and domestic literature devoted to the study of amino acid composition of aquatic organisms, representing major groups of producers (green microalgae and diatoms, cyanobacteria) and primary consumers (zooplankton). Based on published data we estimated the composition of essential and nonessential amino acids of microalgae, cyanobacteria, zooplankton, and determined their differences. It is concluded that the amino acid composition of major groups of plankton is heterogenous. The role of amino acids as a limiting factor for the development of herbivorous zooplankton is discussed. We demonstrated the prospects and the need for further study of amino acid composition in order to develop a complete theory of functioning of aquatic ecosystems.

Keywords: amino acids, microalgae, Cyanobacteria, zooplankton, aquatic ecosystem