

УДК 594.1:577.115

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В СОСТАВЕ ЛИПИДОВ СЕСТОНА, В ТКАНЯХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *Mytilus edulis* L. И ИХ ФЕКАЛЬНЫХ ПЕЛЛЕТ

© 2020 г. Н. Н. Фокина^{1,*}, Т. Р. Руоколайнен¹, член-корреспондент РАН Н. Н. Немова¹, Д. М. Мартынова², А. А. Сухотин²

Поступило 17.07.2020 г.
После доработки 21.07.2020 г.
Принято к публикации 22.07.2020 г.

Анализ жирнокислотного состава сестона — источника пищи двустворчатых моллюсков, выявил доминирование в нем фитопланктонных *n*-3 полиеновых жирных кислот, свидетельствующих о преобладании в составе сестона диатомовых водорослей. Показано, что распределение основных классов липидов и их жирных кислот по тканям мидий зависит от размера их тела. С увеличением размера моллюсков отмечалось снижение уровня мембранных липидов и накопление в составе запасных липидов высокоэнергетических насыщенных и мононенасыщенных жирных кислот. При этом основная доля *n*-3 полиеновых кислот, поступающих моллюскам с пищей в составе сестона, накапливается в их тканях и используется на собственные нужды организма, тогда как длинноцепочечные насыщенные жирные кислоты, олеиновая кислота и *n*-6 полиеновые кислоты выводятся из организма мидий в составе фекальных пеллет.

Ключевые слова: ассимиляция, липиды, полиненасыщенные жирные кислоты, пищевая цепь, двустворчатые моллюски, сестон, пеллеты

DOI: 10.31857/S2686738920060074

Донные фильтраторы, к которым относятся некоторые виды двустворчатых моллюсков, способны образовывать массовые скопления (банки), являясь, таким образом, одним из важнейших элементов прибрежных экосистем, определяющих скорость биоседimentации и осадконакопления [1]. Моллюски интенсивно отфильтровывают взвесь из воды и выделяют большое количество фекальных и псевдофекальных пеллет, которые накапливаются в грунте, внося тем самым существенный вклад не только в формирование пелагических и бентосных трофических сетей, но и “бактериальной петли”, обеспечивающей обратную связь в экосистемах водоемов [2]. Роль жирных кислот в пищевых пелагических и бентосных цепях морских [3, 4] и пресноводных

[5] экосистем описана достаточно подробно. Специфические жирные кислоты, перемещаясь по пищевой цепи, служат маркерами трофических взаимоотношений в сообществе. Сравнительный анализ жирнокислотного состава тканей мидии съедобной *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, их фекальных пеллет и пищи (сестона) позволит получить новую информацию о транспорте жирных кислот по короткой трофической цепи “сестон—моллюски-фильтраторы” [6, 7] и установить жирные кислоты, которые возвращаются в окружающую среду в составе фекальных пеллет моллюсков, накапливаются в осадочном материале и в дальнейшем могут перемещаться по экосистеме водоема.

Серия экспериментов была поставлена на Беломорской биологической станции Картеш Зоологического института РАН, расположенной в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря. Моллюски *M. edulis* для экспериментов были собраны с субстратов аквакультуры, расположенных вблизи биостанции. Животные в эксперименте были представлены тремя размерными группами: мелкие (1), средние (2) и крупные (3); средняя масса моллюска с раковиной и мантийной жидкостью составляла 1.3 ± 0.2 , 5.7 ± 1.4 и 21.1 ± 7.9 г соответственно. От 10 до 50 экземпля-

¹ Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: fokinann@gmail.com

ров мидий, в зависимости от их размерной группы, помещали в аквариумы объемом 10–20 л с предварительно профильтрованной (100 мкм) и термостатированной нативной морской водой; температура воды составляла $12 \pm 1^\circ\text{C}$ в течение всего эксперимента (6 суток), что соответствовало температуре воды в море на глубине 2 м (глубине сбора материала). Воду в аквариумах меняли полностью каждые 12 ч. Начиная с третьих суток, перед сменой воды, из аквариумов отбирали фекальные пеллеты мидий, которые осаждали на стекловолокнистые фильтры Whatman GF/C. Ежедневно три порции нативной морской воды, предварительно профильтрованной (100 мкм), объемом 10 л каждая, осаждали под вакуумом (0.6 атм) на стекловолокнистые фильтры Whatman GF/C. После окончания эксперимента, мидий вскрывали и отбирали пробы тканей (гепатопанкреас, жабры, задний аддуктор). Перед вскрытием мидий обсушивали, измеряли и взвешивали. Пробы сестона ($n = 10$), пеллет ($n = 5$ от каждой группы мидий) и тканей жабр, гепатопанкреаса и аддуктора ($n = 5$ от каждой группы мидий) фиксировали 96% этанолом. Исследование состава липидов и жирных кислот проводили на оборудовании Центра коллективного пользования научным оборудованием КарНЦ РАН. Липиды тканей *M. edulis*, а также сестона и фекальных пеллет анализировали методами, подробно описанными ранее [8]. Достоверность различий содержания липидов в тканях моллюсков исследуемых размерных групп оценивали с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса (H). Различия в составе жирных кислот сестона и фекальных пеллет оценивали однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA). Коэффициент ранговой корреляции Спирмена использовали для оценки связи состава липидов в тканях мидий и фекальных пеллетах с размерами моллюсков. Различия считались достоверными при $p < 0.05$.

Основную долю жирных кислот (ЖК) в составе фосфолипидов (ФЛ) и триацилглицеринов (ТАГ) сестона и фекальных пеллет мидий составляли насыщенные (НЖК) и мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК) (рис. 1), тогда как на долю $n-3$ и $n-6$ полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) приходилось не более 20% от суммы ЖК. Однако качественный состав ЖК ФЛ и ТАГ сестона и пеллет значительно отличался друг от друга, что, в первую очередь, связано с ассимиляцией и избирательным накоплением ЖК в тканях моллюсков [6, 7]. В составе липидов сестона отмечалось повышенное содержание 16 : 1 кислот и $n-3$ ПНЖК, главным образом, эйкозапентаеновой 20 : 5 $n-3$ кислоты (ЭПК) и докозагексаеновой 22 : 6 $n-3$ кислоты (ДГК), которые, как известно, имеют фитопланктонное происхождение [3, 4]. Более того, преобладание в сестоне ЭПК указывает на доминирование в его составе диатомовых

водорослей [9]. В составе фекальных пеллет среди ЖК была заметно повышена доля длинноцепочечных НЖК (22 : 0 и 24 : 0), которые являются конечными продуктами метаболизма жирных кислот у мидий [10], а также отмечали высокие доли олеиновой 18 : 1 $n-9$ кислоты и $n-6$ ПНЖК (в частности, 18 : 2 $n-6$ и 20 : 4 $n-6$). В ЖК составе фекальных пеллет отмечалось повышение пропорций 17 : 0, 20 : 3 $n-3$ и 18 : 3 $n-6$ кислот и снижение 22 : 0 кислоты при увеличении размера моллюсков (рис. 2), что сопровождалось колебаниями количественного состава ЖК в тканях мидий. В составе ТАГ гепатопанкреаса и ФЛ аддуктора наблюдалось повышение уровня 17 : 0 кислоты при увеличении размера моллюсков (табл. 1). Известно, что жирные кислоты с нечетным числом атомов углерода имеют бактериальное происхождение и могут ассимилироваться в ткани моллюсков [3, 7], но при этом, в отличие от жирных кислот с четным числом атомов углерода (например, 16 : 0 и 18 : 0), они не могут использоваться организмом в качестве субстратов для ферментов. При этом снижение пропорций насыщенной 22 : 0 кислоты (на фоне накопления НЖК 12 : 0 и 14 : 0) в фекальных пеллетах крупных моллюсков (рис. 2), а также в составе ФЛ гепатопанкреаса (табл. 1) может свидетельствовать о подавлении у них синтеза длинноцепочечных НЖК, которые моллюскам сложно катаболизировать [10].

Несмотря на повышенное содержание 20 : 3 $n-3$ и 18 : 3 $n-6$ кислот в фекальных пеллетах мидий, мы отмечали снижение их уровня в тканях крупных мидий (табл. 1). Помимо того, что данные кислоты входят в состав сестона, известно, что они являются промежуточными метаболитами синтеза длинноцепочечных ПНЖК, таких как ЭПК, ДГК и арахидонозой (20 : 4 $n-6$, АК) кислоты [3–5]. Однако у морских моллюсков полностью или частично утрачена способность к синтезу $n-3$ ПНЖК [7, 9], поскольку данные кислоты в избыточном количестве поступают с пищей (преимущественно в составе фитопланктона). Более того, повышенное содержание АК и длинноцепочечных $n-6$ ПНЖК в составе фекальных пеллет указывает на избыточное поступление данных ЖК из сестона и низкий уровень их метаболизма в организме мидий. Известно, что $n-6$ ПНЖК могут поступать моллюскам в составе фитопланктона, зоопланктона, а также наземного аллохтонного органического вещества [3–5]. Следовые количества $n-3$ ПНЖК в составе фекальных пеллет свидетельствуют об избирательном накоплении и ассимиляции ЭПК и ДГК в тканях мидий [7, 9]. Эти $n-3$ ПНЖК используются моллюсками не только для синтеза эйкозаноидов, но и для поддержания текучести фосфолипидов в составе мембран и энергетических потребностей организма [3, 4, 7, 9].

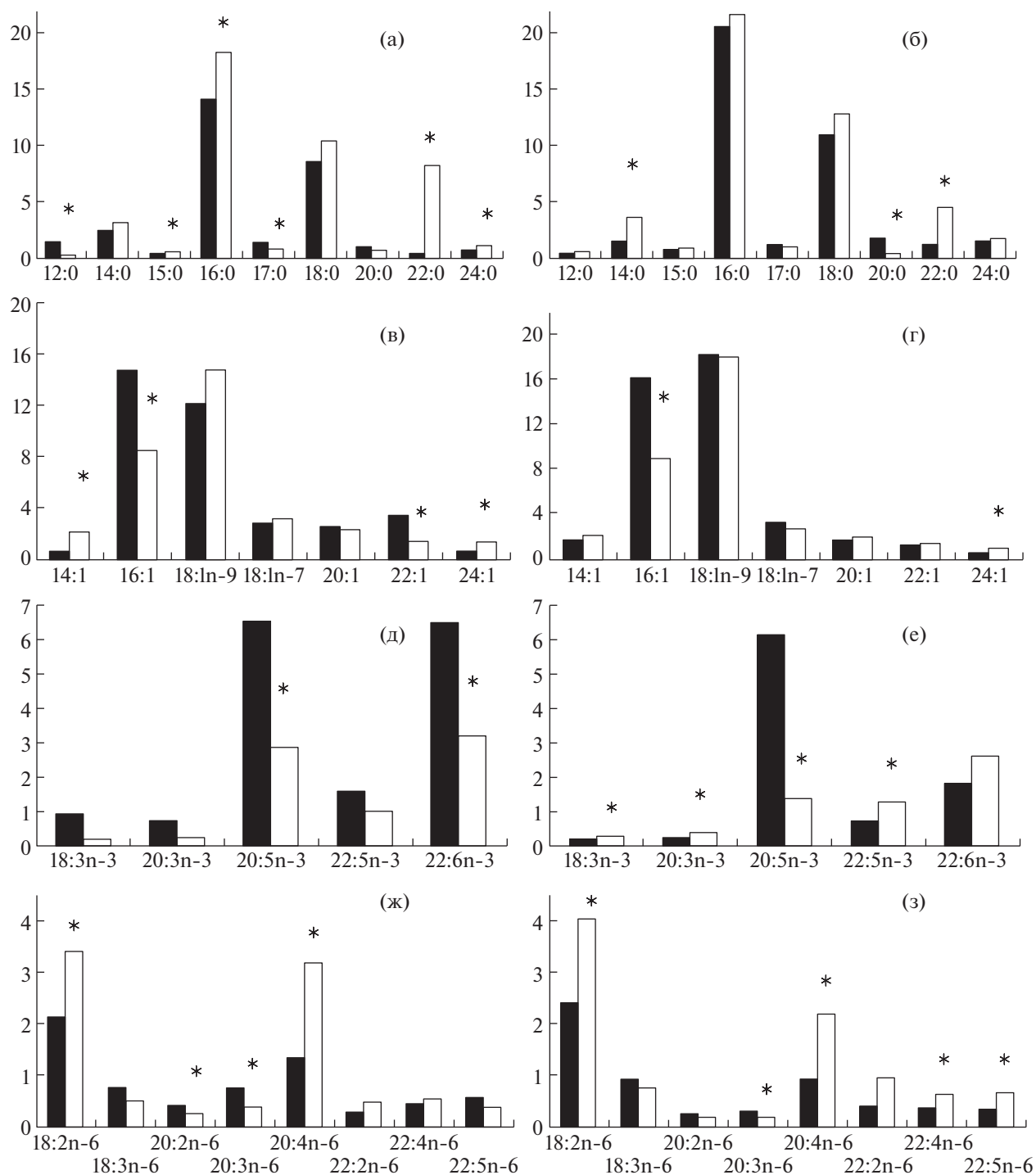


Рис. 1. Жирно-кислотный состав (% от суммы жирных кислот) фосфолипидов (а, в, д, ж) и триацилглицеринов (б, г, е, з) сестона (черные столбцы) и фекальных pellets мидий (белые столбцы). * достоверное различие между жирно-кислотным составом сестона и pellets, однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), $p < 0.05$.

При увеличении размера мидий в ФЛ жабр и гепатопанкреаса отмечалось также повышение доли длинноцепочечных ПНЖК, а именно, 22:5n-3 и 22:5n-6 (табл. 1). При этом в ФЛ жабр наблюдалось повышение уровня МНЖК (в частности, 20:1), а также снижение уровня С18 и С20

кислот в ФЛ гепатопанкреаса и аддуктора. Длинноцепочечные С22 ПНЖК накапливаются в составе ФЛ мембран и обеспечивают необходимый уровень их текучести и целостности, в то время как короткоцепочечные С18 и С20 ПНЖК используются моллюсками еще и в биосинтетиче-

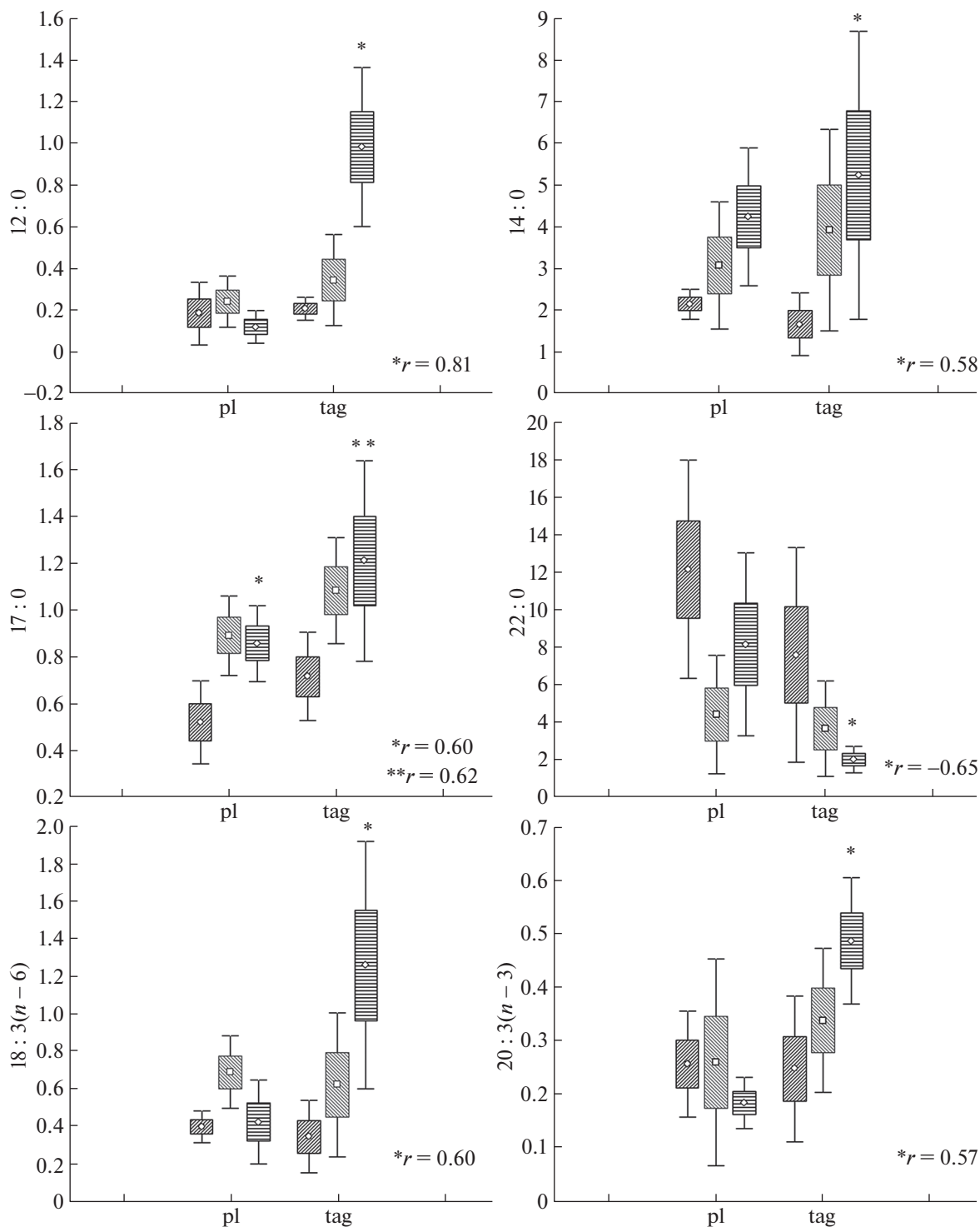


Рис. 2. Содержание некоторых жирных кислот (% от суммы жирных кислот) в фосфолипидах (pl) и триациглицеринах (tag) пеллет мидий разных размеров: На рисунке размерные группы мидий 1, 2 и 3 обозначены: круг, квадрат и треугольник, соответственно. * Достоверные корреляции, r -ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

ских процессах (например, для синтеза эйкозаноидов) [3–5]. Во всех исследуемых органах крупных мидий в составе ТАГ также отмечалось снижение уровня ПНЖК (в частности, 18:2n-6, 18:3n-6, АК, ЭПК), при этом росла доля НЖК (14:0,

18:0) и МНЖК (например, 18:1n-9). Вероятно, у крупных моллюсков сформированный пул НЖК и МНЖК в составе ТАГ необходим для обеспечения энергетической функции [11]. Более того, снижение содержания основных структурных

Таблица 1. Состав липидов (% сухой массы) и жирных кислот (% суммы ЖК) в различных органах мидий *Mytilus edulis* в зависимости от веса моллюска (мелкие (1), средние (2), крупные (3)). Указаны средние значения (m) и стандартная ошибка (SE)

Размерная группа	Жабры						Гепатопанкреас						Алдуктор								
	1		2		3		1		2		3		1		2		3				
	m	SE	m	SE	m	SE	r	m	SE	m	SE	m	SE	r	m	SE	m	SE	r		
Общие липиды	11.73	0.27	10.18	0.70	11.78	0.55	—	17.91	1.30	16.37	1.74	11.61*1	0.79	-0.71	6.84	0.28	5.13	0.87	6.41	0.57	—
Фосфолипиды	5.12	0.25	4.73	0.43	4.54	0.25	—	8.98	0.49	9.75	0.86	7.09*2	0.42	—	3.46	0.22	2.65	0.46	3.16	0.35	—
Триацилглицерин	0.84	0.34	0.68	0.32	2.22	0.73	—	3.61	1.34	2.95	0.79	1.57	0.31	—	0.70	0.31	0.74	0.21	1.05	0.45	—
Эфиры стерина	0.22	0.10	0.03	0.01	0.22	0.20	—	1.51	0.61	0.39	0.15	0.24	0.12	-0.57	0.19	0.06	0.19	0.09	0.16	0.12	—
Стерины	5.55	0.32	4.74	0.44	4.79	0.66	—	3.80	0.16	3.28	0.40	2.72	0.32	-0.57	2.49	0.27	1.56	0.24	2.03	0.12	—
Фосфатидилинозитол	0.01	0.00	0.02	0.00	0.03	0.01	—	0.09	0.02	0.06	0.01	0.03*1	0.01	-0.76	0.09	0.00	0.11	0.03	0.09	0.01	—
Фосфатидилсерин	0.06	0.01	0.05	0.01	0.07	0.01	—	0.10	0.01	0.11	0.01	0.08	0.02	—	0.20	0.01	0.15	0.03	0.20	0.04	—
Фосфатидилэтаноламин	0.24	0.05	0.21	0.05	0.28	0.05	—	0.52	0.06	0.54	0.09	0.38	0.06	—	0.56	0.03	0.40	0.08	0.56	0.10	—
Фосфатидилхолин	4.29	0.24	3.94	0.34	3.66	0.19	-0.48	4.66	0.29	5.43	0.44	3.97*2	0.31	—	2.14	0.15	1.62	0.32	1.86	0.18	—
Лизофосфатидилхолин	0.10	0.02	0.11	0.03	0.08	0.02	—	2.86	0.45	2.70	0.31	1.92	0.27	—	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	—
Сфингомиелин	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	—	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00*2	0.00	—	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	—
Жирнокислотный состав фосфолипидов																					
12:0	1.25	0.35	1.71	0.65	2.11	0.21	—	0.87	0.39	0.58	0.21	0.96	0.19	—	0.36	0.14	0.32	0.14	0.43	0.16	—
14:0	1.18	0.35	1.51	0.68	2.01	0.31	—	0.86	0.37	0.55	0.22	2.18	1.48	—	0.33	0.04	0.30	0.09	0.31	0.10	—
15:0	0.28	0.12	0.47	0.15	0.66	0.06	+0.51	0.41	0.11	0.32	0.06	0.59	0.19	—	0.53	0.13	0.24	0.09	0.35	0.14	—
16:0	13.96	1.29	11.71	1.10	9.71	1.17	-0.53	9.65	1.03	9.38	0.57	8.30	0.71	—	14.91	0.31	15.65	0.50	14.88	1.34	—
17:0	0.74	0.08	0.75	0.10	0.77	0.08	—	0.53	0.08	0.62	0.07	0.61	0.09	—	1.08	0.08	1.18	0.11	1.46*1	0.11	+0.59
18:0	3.02	0.49	3.42	1.06	2.81	0.64	—	2.28	0.49	2.25	0.28	1.90	0.30	—	4.46	0.11	5.10	0.16	5.48*1	0.23	+0.77
20:0	0.86	0.17	1.01	0.15	0.85	0.22	—	0.82	0.39	1.18	0.50	0.72	0.41	—	0.08	0.01	0.08	0.01	0.09	0.01	—
22:0	0.57	0.25	0.79	0.33	0.60	0.31	—	0.53	0.15	0.41	0.10	0.25	0.08	-0.49	0.38	0.17	0.98	0.68	0.13	0.02	—
24:0	0.14	0.02	0.13	0.02	0.18	0.04	—	0.26	0.09	0.19	0.03	0.16	0.03	—	0.11	0.01	0.13	0.01	0.13	0.02	—
Σ НЖК	22.01	2.23	21.51	1.62	19.69	1.28	—	16.20	0.85	15.47	1.15	15.65	1.41	—	22.24	0.47	24.00	1.21	23.26	1.41	—
14:1	0.45	0.02	0.41	0.04	0.48	0.07	—	0.23	0.02	0.27	0.03	0.34	0.08	—	0.45	0.04	0.49	0.04	0.46	0.09	—
16:1	3.50	0.36	3.87	0.36	4.76	0.94	—	6.21	0.61	6.39	0.52	5.48	0.41	—	3.92	0.27	4.23	0.36	3.52	0.40	—
18:1n-9	3.11	0.84	4.35	1.08	2.26	0.49	—	3.65	0.87	2.57	0.21	2.41	0.48	—	1.74	0.33	2.23	0.47	1.77	0.38	—
18:1n-7	1.67	0.04	1.78	0.12	1.60	0.20	—	1.34	0.15	1.40	0.07	1.35	0.09	—	2.71	0.10	3.01	0.12	3.01	0.27	—
20:1	3.34	0.16	3.62	0.34	4.22	0.29	+0.49	2.24	0.17	2.29	0.13	2.20	0.11	—	5.46	0.09	6.06*1	0.16	5.91*1	0.34	—
22:1	0.39	0.10	0.73	0.26	0.67*1	0.17	—	0.51	0.09	0.39	0.09	0.54	0.13	—	0.31	0.05	0.27	0.03	0.19*1	0.02	-0.51
24:1	0.11	0.01	0.17	0.03	0.16	0.04	—	0.30	0.08	0.18	0.04	0.18	0.03	—	0.13	0.03	0.13	0.02	0.12	0.02	—
Σ МНЖК	12.58	0.79	14.93	1.44	14.14	1.30	—	14.48	1.00	13.49	0.61	12.50	0.73	—	14.72	0.59	16.41	0.66	14.98	0.75	—
16:3n-3	7.11	1.61	2.87	0.67	5.29	0.94	—	5.81	1.57	5.30	1.74	4.42	1.30	—	3.67	1.46	3.04	0.83	2.68	1.62	—

Таблица 1. Продолжение

Орган	Жабры						Гепатопанкреас						Алдуктор							
	1		2		3		1		2		3		1		2		3			
	m	SE	m	SE	m	SE	r	m	SE	m	SE	m	SE	r	m	SE	m	SE	r	
Размерная группа																				
Показатель																				
18:3n-3	0.15	0.06	0.10	0.04	0.26	0.08	-	0.14	0.01	0.12	0.01	0.09*1	0.01	-0.64	0.06	0.01	0.05	0.01	0.07	0.01
20:3n-3	0.11	0.02	0.10	0.02	0.12	0.02	-	0.11	0.02	0.11	0.02	0.13	0.03	-	0.08	0.02	0.07	0.01	0.05*2	0.01
20:5n-3	11.39	0.86	11.73	0.75	11.78	0.58	-	20.43	1.21	23.70	0.97	25.24	1.56	-	15.65	0.29	16.34	0.75	19.23	1.95
22:5n-3	1.08	0.08	1.32	0.04	1.52*1	0.13	+0.71	1.31	0.08	1.44	0.07	1.55	0.05	+0.53	1.37	0.05	1.32	0.08	1.35	0.05
22:6n-3	14.92	0.93	15.35	0.91	14.72	0.37	-	13.93	0.71	13.89	0.31	14.11	0.36	-	18.41	0.33	16.44	0.86	15.76*1	0.57
Σ n-3 ПНЖК	34.76	2.21	31.47	1.70	33.69	1.27	-	41.72	2.44	44.56	1.83	45.54	2.20	-	39.24	1.40	37.26	1.57	39.12	2.53
18:2n-6	1.74	0.23	2.64	0.70	1.54	0.60	-	3.35	1.08	2.60	0.27	2.16	0.36	-	1.41	0.04	1.39	0.08	1.00*1,2	0.07
18:3n-6	0.43	0.04	0.51	0.03	0.41	0.04	-	1.44	0.12	1.33	0.14	0.92	0.10	-0.57	0.91	0.02	1.07	0.03	0.74	0.02
20:2n-6	0.40	0.03	0.44	0.04	0.43	0.02	-	0.45	0.07	0.50	0.08	0.46	0.14	-	0.66	0.03	0.76	0.04	0.65	0.07
20:3n-6	0.19	0.03	0.26	0.06	0.17	0.03	-	0.55	0.05	0.50	0.04	0.47	0.05	-	0.59	0.03	0.54	0.05	0.40*1	0.04
20:4n-6	3.03	0.39	4.07	0.85	3.74	0.52	-	3.10	0.34	2.86	0.26	2.91	0.21	-	2.10	0.04	2.08	0.15	2.24	0.12
22:2n-6	0.36	0.09	0.49	0.13	0.81	0.29	-	0.80	0.12	0.58	0.11	0.97	0.34	-	0.24	0.02	0.35	0.09	0.58	0.15
22:4n-6	0.45	0.04	0.41	0.03	0.45	0.04	-	0.30	0.03	0.27	0.03	0.26	0.02	-	0.26	0.02	0.20	0.04	0.20	0.01
22:5n-6	0.50	0.04	0.48	0.02	0.46	0.07	-	0.38	0.04	0.48	0.07	0.59	0.10	+0.54	0.39	0.01	0.39	0.05	0.44	0.04
Σ n-6 ПНЖК	7.09	0.55	9.31	1.59	8.01	1.28	-	10.36	1.27	9.12	0.39	8.73	0.76	-	6.56	0.09	6.79	0.38	6.27	0.23
Σ НМРЖК	14.30	0.97	13.10	1.00	14.76*1	1.11	-	9.11	0.57	9.31	0.33	9.37	0.33	-	10.70	0.27	9.37	0.69	8.79	0.71
Σ ПНЖК	41.85	2.42	40.77	0.66	41.70	1.43	-	52.08	1.54	53.68	1.70	54.27	1.64	-	45.79	1.39	44.04	1.81	45.39	2.43
НЖК/ЛНЖК	0.55	0.10	0.53	0.04	0.47	0.02	-	0.31	0.02	0.29	0.03	0.29	0.04	-	0.49	0.02	0.56	0.05	0.52	0.05
n-3/n-6 ПНЖК	5.01	0.44	3.93	0.65	4.63	0.58	-	4.34	0.55	4.95	0.36	5.44	0.53	-	5.99	0.24	5.54	0.28	6.33	0.60
ИН	10.09	1.14	10.11	0.79	10.94	0.51	-	16.04	1.05	17.88	1.71	18.12	1.69	-	10.93	0.36	9.94	0.80	10.67	1.14
Жирнокислотный состав триацилглицеринов																				
12:0	0.36	0.12	0.29	0.04	0.46	0.07	-	0.07	0.01	0.08	0.02	0.13	0.04	-	0.24	0.06	0.23	0.08	0.36	0.07
14:0	2.78	0.60	2.73	0.76	5.38	0.50	+0.52	2.59	0.48	2.52	0.64	3.13	0.51	-	1.57	0.68	1.61	0.51	3.31	1.06
15:0	0.39	0.08	0.36	0.07	0.37	0.07	-	0.46	0.04	0.43	0.07	0.37	0.11	-	0.53	0.06	0.60	0.08	0.53	0.13
16:0	17.67	2.29	18.38	2.13	16.07	2.70	-	23.34	0.85	22.65	1.14	27.32	1.82	-	19.09	2.27	23.03	3.14	20.22	4.16
17:0	1.43	0.55	1.37	0.79	1.71	0.71	-	0.90	0.09	0.96	0.09	1.26*1	0.06	+0.64	2.23	0.63	1.51	0.24	1.20	0.12
18:0	6.95	1.16	8.77	1.91	5.71	1.22	-	5.67	0.52	5.68	0.58	9.48*1,2	0.61	+0.62	6.56	0.41	4.81	0.56	7.05	0.97
20:0	0.37	0.08	0.27	0.04	0.32	0.10	-	0.13	0.01	0.20	0.02	0.12*1	0.02	-	0.19	0.03	0.21	0.04	0.18	0.05
22:0	0.35	0.10	0.29	0.03	0.27	0.05	-	0.13	0.02	0.16	0.05	0.22	0.05	-	0.63	0.17	0.30	0.07	0.47	0.18
24:0	0.66	0.16	0.39	0.05	0.37	0.05	-	0.40	0.05	0.34	0.04	0.36	0.06	-	0.72	0.06	0.53	0.11	0.91	0.22
Σ НЖК	30.98	2.62	32.84	2.38	30.67	3.42	-	33.68	1.36	33.01	1.80	42.39*1,2	2.03	+0.59	31.75	1.41	32.84	3.38	34.22	4.81
14:1	3.67	1.35	3.44	1.11	6.27	0.60	-	0.25	0.11	0.61	0.17	0.39	0.19	-	1.10	0.58	1.39	0.35	1.91	0.48

Таблица 1. Окончание

Размерная группа	Жабры						Гепатопанкреас						Алдуктор							
	1		2		3		1		2		3		1		2		3			
	<i>m</i>	SE	<i>m</i>	SE	<i>m</i>	SE	<i>r</i>	<i>m</i>	SE	<i>m</i>	SE	<i>r</i>	<i>m</i>	SE	<i>m</i>	SE	<i>r</i>			
16:1	3.71	0.60	3.31	0.59	3.93	0.54	—	8.49	2.28	9.61	2.50	8.71	1.28	7.61	1.13	14.36	2.73	11.32	2.03	—
18:1n-9	0.14	0.03	0.14	0.02	0.15	0.03	—	0.21	0.01	0.23	0.04	0.27	0.02	4.03	1.83	7.73	0.44	10.83	1.80	+0.51
18:1n-7	2.16	0.27	2.10	0.41	1.41	0.21	—	4.55	0.32	4.39	0.21	5.16	0.41	3.45	0.30	3.57	0.31	4.00	0.41	—
20:1	2.57	0.38	2.19	0.37	2.13	0.32	—	4.07	0.37	4.43	0.51	6.43* ^{1,2}	+0.56	5.52	0.52	4.43	0.48	5.71	1.44	—
22:1	2.71	1.44	1.92	0.75	3.24	1.43	—	0.57	0.19	0.58	0.06	0.41	0.10	0.91	0.25	1.23	0.62	0.96	0.29	—
24:1	0.51	0.05	0.28	0.04	0.39	0.08	—	0.20	0.01	0.26	0.06	0.24	0.06	0.42	0.08	0.55	0.30	0.59	0.15	—
Σ МНЖК	15.47	2.21	13.38	1.25	17.52	1.59	—	18.33	1.89	20.11	2.14	21.61	0.91	23.04	2.30	33.27	3.35	35.31	1.68	+0.69
16:3n-3	0.72	0.26	0.68	0.15	0.54	0.10	—	0.09	0.01	0.18	0.03	0.25	0.09	0.44	0.13	0.27	0.07	0.32	0.09	—
18:3n-3	0.13	0.03	0.07	0.01	0.10	0.01	—	0.17	0.02	0.18	0.02	0.12	0.03	0.20	0.03	0.16	0.02	0.16	0.02	—
20:3n-3	0.14	0.03	0.19	0.03	0.13	0.02	—	0.19	0.02	0.18	0.01	0.14	0.02	0.76	0.24	0.38	0.12	0.21* ²	0.03	-0.60
20:5n-3	7.16	1.12	7.06	1.33	6.42	1.33	—	12.03	0.89	12.78	1.26	8.26* ²	0.64	10.52	0.71	9.85	1.47	8.27	2.79	—
22:5n-3	0.41	0.06	0.41	0.05	0.39	0.07	—	0.16	0.02	0.28	0.05	0.26	0.08	0.63	0.13	0.39	0.10	0.82	0.19	—
22:6n-3	7.29	1.49	6.47	0.39	4.72	0.75	-0.48	6.18	0.34	5.87	0.59	6.21	0.83	8.00	0.70	6.35	1.31	7.22	3.01	—
Σ n-3 ПНЖК	15.85	2.49	14.88	1.25	12.32	2.07	—	18.82	0.88	19.46	1.19	15.23	1.36	20.55	1.35	17.40	2.64	17.01	5.64	—
18:2n-6	3.20	0.87	3.91	1.57	2.17	0.39	—	3.86	0.22	3.25	0.35	2.81	0.40	3.14	0.32	2.36	0.33	1.89	0.26	-0.61
18:3n-6	0.83	0.14	0.69	0.11	0.78	0.07	—	2.91	0.17	2.75	0.21	1.62* ^{1,2}	0.09	2.44	0.18	2.05	0.23	1.08* ^{1,2}	0.13	-0.77
20:2n-6	0.44	0.18	0.32	0.05	0.24	0.04	—	0.14	0.04	0.13	0.03	0.10	0.02	0.20	0.04	0.10	0.03	0.12	0.03	—
20:3n-6	0.25	0.06	0.20	0.03	0.24	0.08	—	0.34	0.08	0.37	0.07	0.21	0.03	0.34	0.06	0.24	0.09	0.20	0.04	—
20:4n-6	4.37	1.22	4.83	1.50	2.16	0.41	—	0.96	0.13	0.70	0.12	1.71	0.66	1.52	0.22	1.20	0.31	0.86	0.11	-0.47
22:2n-6	0.42	0.09	0.46	0.04	0.36	0.02	—	0.25	0.02	0.36	0.04	0.27	0.05	0.69	0.17	0.47	0.09	0.54	0.13	—
22:4n-6	0.33	0.07	0.36	0.09	0.29	0.03	—	0.19	0.04	0.18	0.06	0.21	0.05	0.41	0.11	0.23	0.05	0.46	0.13	—
22:5n-6	0.37	0.06	0.30	0.06	0.28	0.04	—	0.18	0.03	0.25	0.07	0.19	0.03	0.69	0.13	0.35	0.06	0.51	0.13	—
Σ n-6 ПНЖК	10.22	1.88	11.08	3.03	6.50	0.67	—	8.81	0.39	8.00	0.61	7.13	0.95	9.44	0.28	7.00	0.62	5.64* ²	0.29	-0.80
Σ НМРЖК	3.10	0.74	3.10	0.59	2.98	0.72	—	2.56	0.28	2.91	0.51	2.25	0.23	3.22	0.26	2.57	0.34	2.37	0.53	—
Σ ПНЖК	26.06	3.20	25.95	2.86	18.82	2.48	—	27.63	1.21	27.46	1.09	22.37* ^{1,2}	1.38	29.99	1.42	24.40	3.22	22.65	5.66	—
НЖК/ПНЖК	1.24	0.11	1.31	0.13	1.69	0.16	+0.53	1.24	0.11	1.22	0.10	1.95* ^{1,2}	0.20	1.08	0.09	1.47	0.22	2.22	0.61	—
n-3/n-6 ПНЖК	1.70	0.27	1.71	0.31	1.90	0.24	—	2.14	0.06	2.51	0.26	2.31	0.33	2.18	0.14	2.44	0.16	3.04	1.05	—
ИН	4.27	0.34	3.95	0.35	3.46	0.41	—	4.27	0.34	4.44	0.35	2.99	0.34	5.07	0.39	4.89	1.05	5.55	2.03	—

Примечание. *^{1,2,3} — обозначены различия в составе липидов и жирных кислот отдельного органа в зависимости от размерной группы миллий, критерий Краскелла-Уоллиса, $P < 0.05$; r — коэффициент ранговой корреляции Спирмена (где стоит прочерк “—” — корреляции не достоверны); НЖК — насыщенные жирные кислоты, МНЖК — мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК — полиненасыщенные жирные кислоты, НМРЖК — полиненасыщенные жирные кислоты, НМРЖК — неметилгенерализованные жирные кислоты, ИН — индекс ненасыщенности. Расчет ИН производился по формуле: ИН = (сумма % моноеновых ЖК) + (2 • сумма % диеновых ЖК) + (3 • сумма % триеновых ЖК) + (4 • сумма % тетраеновых ЖК) + (5 • сумма % пентаеновых ЖК) + (6 • сумма % гексаеновых ЖК) / (сумма % насыщенных ЖК).

компонентов мембран – фосфолипидов и стеридов (в частности, холестерина) – у крупных мидий (табл. 1) может указывать на переключение их метаболизма с формирования мембранных липидов на аккумуляцию высокоэнергетических компонентов в мягких тканях.

Таким образом, фекальные пеллеты двустворчатых моллюсков могут служить источником длинноцепочечных НЖК (22:0 и 24:0), олеиновой 18:1*n*-9 кислоты и *n*-6 ПНЖК (в частности 18:2*n*-6 и АК) для обитателей бентосных сообществ и морских экосистем в целом. Основная доля *n*-3 ПНЖК, поступающих моллюскам с пищей в составе сестона, накапливается в тканях и используется на собственные нужды организма. Распределение основных классов липидов и их жирных кислот по тканям мидий зависит от размера тела моллюсков и указывает на стратегию, направленную на накопление высокоэнергетических компонентов в тканях.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках Государственных заданий № 0218-2019-0076 (№ АААА-А17-117031710039-3) и № АААА-А19-119022690122-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Newell R.I.E.* Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review // *Journal of Shellfish Research*. 2004. 23 (1): 51–62
2. *Алимов А. Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. Москва, Наука, 2000
3. *Dalsgaard J., John M. S., Kattner G., et al.* Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // *Advances in marine biology*. 2003. 46: 225–340 [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)46005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7)
4. *De Troch M., Boeckx P., Cnudde C., et al.* Bioconversion of fatty acids at the basis of marine food webs: insights from a compound-specific stable isotope analysis // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. 465: 53–67 <https://doi.org/10.3354/meps09920>
5. *Napolitano G.E.* Fatty acids as trophic and chemical markers in freshwater ecosystems // *Lipids in freshwater ecosystems*. Springer, New York, NY, 1999. P. 21–44 https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_3
6. *Tiselius P., Hansen B.W., Calliari D.* Fatty acid transformation in zooplankton: from seston to benthos // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. 446: 131–144 <https://doi.org/10.3354/meps09479>
7. *Irisarri J., Fernández-Reiriz M.J., De Troch et al.* Fatty acids as tracers of trophic interactions between seston, mussels and biodeposits in a coastal embayment of mussel rafts in the proximity of fish cages // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2014. 172: 105–115 <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2014.04.006>
8. *Fokina N.N., Ruokolainen T.R., Nemova N.N.* The effect of intertidal habitat on seasonal lipid composition changes in blue mussels, *Mytilus edulis* L., from the White Sea // *Polar Record*. 2018. 54 (2): 133–151 <https://doi.org/10.1017/S0032247418000293>
9. *Müller-Navarra D.C.* Food web paradigms: the biochemical view on trophic interactions // *International Review of Hydrobiology*. 2008. 93 (4–5): 489–505 <https://doi.org/10.1002/iroh.200711046>
10. *Smith G.G., Thompson P.A., Ritar A.J., et al.* Effects of starvation and feeding on the fatty acid profiles of Stage I phyllosoma of the spiny lobster, *Jasus edwardsii* // *Aquaculture Research*. 2003. 34 (5): 419–426 <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00825.x>
11. *Langdon C.J., Waldock M.J.* The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1981. 61 (2): 431–448. <https://doi.org/10.1017/S0025315400047056>

FATTY ACIDS DISTRIBUTION IN SESTON, TISSUES AND FAECAL PELLETS OF BLUE MUSSELS *Mytilus edulis* L.

N. N. Fokina^{a, #}, T. R. Ruokolainen^a, Corresponding Member of the RAS N. N. Nemova^a, D. M. Martynova^b, and A. A. Sukhotin^b

^a *Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russian Federation*

^b *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation*

[#] *e-mail: fokinann@gmail.com*

n-3 polyenic fatty acids (phytoplankton origin) dominate in fatty acid composition of seston, which is food source for bivalve mollusks; this indicates the predominance of diatoms in seston composition. The distribution of the main classes of lipids and their fatty acids in the tissues of blue mussels depends on the mollusk body size. As the body size the mollusk increases, the ratio of membrane lipids decreases, and an accumulation of high-energy saturated and monounsaturated fatty acids is observed in the composition of reserve lipids. The bulk of *n*-3 polyenic acids consumed by mollusks in seston (i.e., their food) accumulates in mollusk tissues and is used for their metabolism, while long-chain saturated fatty acids, oleic acid and *n*-6-polyenoic acids are excreted with fecal pellets.

Keywords: assimilation, lipids, polyunsaturated fatty acids, food web, bivalves, seston, faecal pellets