

УДК 577.1:597.552.5

РАЗЛИЧИЯ ЖИРНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА ПАУКОВ-КРУГОПРЯДОВ, ОБИТАЮЩИХ В ПРИБРЕЖЬЕ ОЗЕРА И В СТЕПИ, ОБУСЛОВЛЕННЫ ПОТРЕБЛЕНИЕМ РАЗНЫХ ТАКСОНОВ ИМАГО ХИРОНОМИД

© 2021 г. Н. Н. Сущик^{1,2,*}, Е. В. Борисова², И. А. Дёмина (Витковская)²,
О. Н. Махутова^{1,2}, член-корреспондент РАН М. И. Гладышев^{1,2}

Поступило 25.09.2020 г.

После доработки 09.10.2020 г.

Принято к публикации 09.10.2020 г.

Амфибионтные насекомые, хирономиды рр. *Glyptotendipes* и *Chironomus*, вылетающие из соленого оз. Ши́ра, различались по составу и содержанию жирных кислот, включая незаменимую эйкозапентаеновую кислоту (20:5n-3, ЭПК), и при вылете концентрировались на разных территориях: побережье и удаленные аридные степные участки соответственно. Потенциальные потребители имаго хирономид – пауки-кругопряды *Larinoidea suspicax*, обитавшие в побережье и степи, также различались по жирнокислотному составу. При этом основные различия были обусловлены более высоким уровнем ЭПК у обитателей прибрежного биотопа, вероятно, за счет потребления имаго хирономид р. *Glyptotendipes*, богатых этой кислотой и разлетающихся лишь в пределах данного биотопа. Повышенное содержание дефицитной в наземных экосистемах ЭПК у пауков-кругопрядов побережья соленого озера потенциально может способствовать их успешному выживанию в аридном ландшафте.

Ключевые слова: вылет амфибионтных насекомых, *Glyptotendipes*, *Chironomus*, *Larinoidea suspicax*, жирнокислотный состав, эйкозапентаеновая кислота, перенос веществ между экосистемами

DOI: 10.31857/S2686738921010236

Вылет амфибионтных насекомых из континентальных водоемов поставляет на сушу органические вещества, имеющие особенное значение для функционирования наземных экосистем в малопродуктивных аридных ландшафтах [1]. Амфибионтные насекомые, на личиночных стадиях включенные в водные трофические сети, выносят на сушу значительные количества длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот семейства омега-3 (ПНЖК), прежде всего эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК, 20:5n-3), представляющих собой незаменимые компоненты питания многих водных и наземных животных [2].

Однако многие амфибионтные насекомые, например, хирономиды (сем. Chironomidae, отр. Diptera), после вылета не преодолевают большие

расстояния, а концентрируются в узкой прибрежной полосе [3]. В связи с этим можно полагать, что наземные консументы, населяющие побережье и отдаленные от водных объектов участки, имеют разный доступ к пище водного происхождения. Поскольку амфибионтные насекомые содержат ПНЖК, дефицитные в наземных экосистемах [2], вероятно, что их наземные консументы, обитающие в зоне и вне зоны вылета, могут различаться как по численности, так и по физиолого-биохимическому статусу.

Ранее нами при изучении соленого озера Ши́ра, расположенного в аридном степном ландшафте (Республика Хакасия, 54°30' с.ш., 90°10' в.д.), было установлено, что две доминирующих в бентосе таксономических группы хирономид при вылете по-разному распределяются на суше: представители р. *Glyptotendipes* концентрируются преимущественно в 50-метровой прибрежной полосе, тогда как имаго р. *Chironomus* роятся на степных возвышенных участках, удаленных от берега озера на 100 и более метров [4, 5]. Одной из групп наземных потребителей имаго хирономид являются пауки-кругопряды (сем. Araneidae, отр. Araneae) [6]. В сообществе травостоя пауков побережья оз. Ши́ра доминировал паук-кругопряд

¹ Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук Федерального исследовательского центра “Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук”, Красноярск, Россия

² Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

*e-mail: labehe@ibp.ru

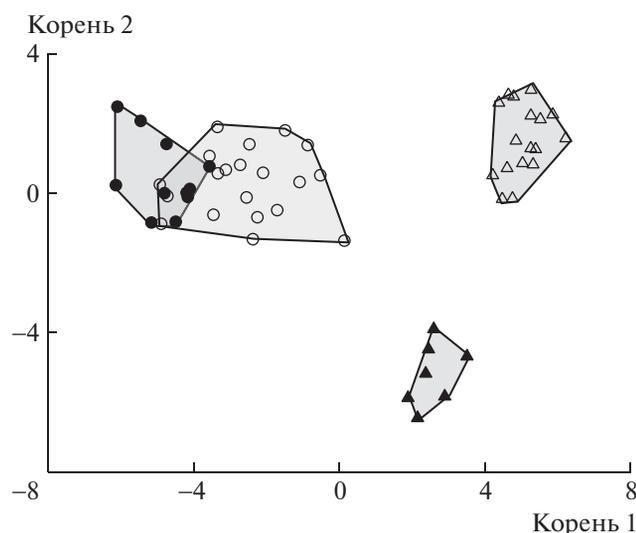


Рис. 1. Результаты дискриминантного анализа содержания жирных кислот (% от суммы ЖК) в биомассе наземных и амфибионтных животных, обитавших близ озера Ши́ра, Хакасия, май–август 2016–2019 гг. Незакрашенные кружки – пауки *Larinioides suspicax*, собранные в пределах 50 м от берега озера, закрашенные кружки – пауки *L. suspicax*, собранные в степи на удалении 300–400 м от берега озера, незакрашенные треугольники – имаго хирономид р. *Glyptotendipes*, собранные в пределах 50 м от берега озера, закрашенные треугольники – имаго хирономид р. *Chironomus*, собранные в степи на удалении 300–400 м от берега озера.

Larinioides suspicax (O. Pickard-Cambridge, 1876); особи этого вида также встречались и на отдаленных степных участках.

Целью работы было проверить, влияет ли местообитание на жирнокислотный состав пауков *L. suspicax*, и происходит ли накопление незаменимой ЭПК в их биомассе за счет потребления имаго хирономид.

В течение нескольких вегетационных сезонов (май–август 2016–2019 гг.) выполнены сборы имаго хирономид *Glyptotendipes* в 50-метровой прибрежной полосе оз. Ши́ра с помощью энтомологического сачка и имаго *Chironomus* на удалении 300–400 м от берега озера привлечением на свет. На тех же участках вручную собраны взрослые особи пауков-кругопрядов *L. suspicax*. Анализ жирных кислот (ЖК) амфибионтных и наземных животных проводили методом хромато-масс-спектрометрии, описанном ранее [7, 8]. Расчеты средних и стандартных ошибок, *t*-критерия Стьюдента и дискриминантный анализ выполнены с использованием пакета Statistica 9.0 (StatSoft Inc.).

Хирономиды *Glyptotendipes* характеризовались достоверно большими процентными уровнями (от суммы ЖК) 18:0, 18:1n-9, 18:3n-3, 20:5n-3, 20:0, 20:1 и 20:5n-3, а также большим содержанием

ЭПК на единицу сырой массы, по сравнению с таковыми р. *Chironomus* (табл. 1). В свою очередь, имаго *Chironomus* имели более высокие процентные уровни кислот 14:0, 15:0, 16:1n-7, 17:0, 17:1n-8, 18:2n-6, 18:3n-6, 20:4n-6, а также большее суммарное содержание ЖК на единицу массы. Пауки *L. suspicax* прибрежья содержали достоверно больше 16:1n-7, 16:2n-4, 17:0, 18:1n-7, 18:4n-3, 20:0, 20:1 и 20:5n-3, по сравнению с особями, обитавшими на отдаленных от берега степных участках (табл. 1).

Мультивариантный дискриминантный анализ позволил выявить те кислоты, которые вносили наибольший вклад в общие различия ЖК составов имаго двух изученных родов хирономид и пауков из разных местообитаний (рис. 1, табл. 2). Максимальные различия по корню 1 были между хирономидами *Glyptotendipes*, роившимися в прибрежье, и пауками *L. suspicax*, обитавшими в степи, вследствие отличий в уровнях 20:5n-3 и 18:4n-3 – маркёров органического вещества, синтезируемого некоторыми водорослями, с одной стороны, и 18:0, синтезируемой всеми животными, с другой стороны (табл. 2). Второй корень выявил наибольшие различия между каноническими средними для *Chironomus* и *Glyptotendipes* за счет различия в уровнях 18:3n-6 (маркёр питания зелеными водорослями на личиночных стадиях) и 20:5n-3 (маркёр питания диатомовыми и криптофитовыми водорослями на личиночных стадиях) (табл. 2). Значительные различия ЖК состава хирономид двух изученных таксонов, разлетавшихся на разные территории, отмечены нами и ранее при сравнении особей на стадиях личинки [7], и были связаны с приуроченностью личинок *Chironomus* и *Glyptotendipes* к разным биотопам озера [9].

Основные различия жирнокислотного состава пауков *L. suspicax* были обусловлены более высоким уровнем 20:5n-3 у обитателей прибрежного биотопа, по сравнению с таковым у степных особей (табл. 1, 2, рис. 1). Высокий уровень незаменимой ЭПК у пауков прибрежья, очевидно, был связан с потреблением хирономид *Glyptotendipes*, разлетавшихся лишь в пределах 50 м. Пауки, обитавшие в степи, могли ловить и потреблять только имаго *Chironomus* с достоверно меньшим содержанием незаменимой ЭПК (табл. 1).

Важно отметить, что ЖК состав пауков не являлся простым отображением состава их пищи. Например, имаго *Chironomus*, потенциально доступные для пауков степи, имели достоверно большие уровни омега-6 ПНЖК (18:2n-6, 18:3n-6, 20:4n-6), по сравнению с таковыми у *Glyptotendipes*, однако, уровни этих кислот в биомассе пауков из сравниваемых местообитаний достоверно не отличались (табл. 1). Вероятно, омега-6 ПНЖК, содержащиеся в значительных количествах в ор-

Таблица 1. Содержание жирных кислот (% от суммы или мг/г сырой массы, среднее значение \pm стандартная ошибка) в биомассе наземных и амфибионтных животных, отловленных близ озера Шира, Хакасия, май–август 2016–2019 гг. Величины имели нормальное распределение (согласно критерия Колмогорова–Смирнова) и сравнивались с помощью t -критерия Стьюдента. Статистически достоверные значения t ($p < 0.05$) приведены жирным шрифтом, n – число проб

ЖК	Пауки <i>L. suspicax</i> (1)	Пауки <i>L. suspicax</i> (2)	t_{1-2}	Хирономиды <i>Glyptotendipes</i> (3)	Хирономиды <i>Chironomus</i> (4)	t_{3-4}
	прибрежье, $n = 20$	степь, $n = 11$		прибрежье, $n = 17$	степь, $n = 8$	
%						
12:0	0.5 \pm 0.1	0.3 \pm 0.1	1.27	0.4 \pm 0.0	0.5 \pm 0.3	0.28
14:0	1.5 \pm 0.2	1.7 \pm 0.4	0.44	1.3 \pm 0.1	3.0 \pm 0.3	5.96
i15:0	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	2.16	0.2 \pm 0.0	1.0 \pm 0.2	4.35
15:0	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	0.36	0.2 \pm 0.0	0.9 \pm 0.1	5.29
16:0	11.4 \pm 0.5	11.9 \pm 0.7	0.57	15.9 \pm 0.4	16.8 \pm 0.7	1.12
16:1n-9	0.4 \pm 0.0	0.4 \pm 0.0	0.45	0.8 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	2.07
16:1n-7	3.9 \pm 0.6	2.4 \pm 0.2	2.55	4.4 \pm 0.5	9.1 \pm 1.0	4.24
i17:0	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	1.73	0.2 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1	2.26
16:2n-4	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	2.85	0.8 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	0.03
17:0	0.7 \pm 0.1	0.6 \pm 0.0	2.77	0.8 \pm 0.0	1.1 \pm 0.1	2.40
17:1n-8	0.3 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	1.07	0.3 \pm 0.0	1.1 \pm 0.1	7.38
18:0	11.8 \pm 0.7	10.1 \pm 0.7	1.77	7.9 \pm 0.2	5.8 \pm 0.5	3.81
18:1n-9	19.6 \pm 1.0	24.6 \pm 1.6	2.63	8.3 \pm 0.2	6.8 \pm 0.4	3.09
18:1n-7	6.8 \pm 0.6	4.0 \pm 0.4	4.01	7.5 \pm 0.1	7.2 \pm 0.2	1.29
18:2n-6	19.7 \pm 1.0	19.9 \pm 0.6	0.24	15.0 \pm 0.6	18.6 \pm 1.4	2.36
18:3n-6	0.2 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	0.23	0.1 \pm 0.0	0.5 \pm 0.1	4.97
18:3n-3	5.1 \pm 0.4	8.4 \pm 1.2	2.50	11.1 \pm 0.1	7.0 \pm 1.6	2.57
18:4n-3	0.2 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	2.26	1.5 \pm 0.2	1.1 \pm 0.1	1.71
20:0	0.9 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	3.01	1.7 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	4.85
Σ 20:1	1.0 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	2.54	0.4 \pm 0.0	0.2 \pm 0.1	2.31
20:4n-6	3.2 \pm 0.3	3.3 \pm 0.5	0.17	1.7 \pm 0.0	2.9 \pm 0.3	4.68
20:5n-3	9.6 \pm 0.6	6.8 \pm 0.6	3.10	17.4 \pm 0.6	7.5 \pm 0.7	10.63
мг/г						
20:5n-3	2.1 \pm 0.2	1.7 \pm 0.2	1.51	3.1 \pm 0.2	1.9 \pm 0.2	4.04
Сумма ЖК	22.4 \pm 1.8	27.4 \pm 3.2	1.38	18.5 \pm 1.6	25.1 \pm 2.3	2.35

ганическом веществе наземного происхождения [10], в избытке поступали из доступных пищевых источников и поддерживались в биомассе пауков на некотором оптимальном уровне. Напротив, ЭПК, недостаток которой в пище может лимитировать рост и развитие многих наземных животных [11], накапливалась в биомассе пауков при наличии соответствующего пищевого источника – имаго *Glyptotendipes*.

Следует отметить, что у пауков иных таксонов отр. Agapeae, обитающих в прибрежье различных озер и рек, также были обнаружены повышенные уровни незаменимой ЭПК, по сравнению с пауками, населяющими отдаленные от воды участки [12, 13]. При этом доказано положительное влия-

ние повышенного уровня ЭПК в биомассе на физиологическое состояние (иммунный статус) пауков [12].

Таким образом, согласно нашим данным, дефицитная омега-3 ЭПК преимущественно накапливалась в биомассе изученного вида пауков, как это отмечено для других консументов [12, 13], тогда как имеющиеся в пище в избытке омега-6 ПНЖК консервативно поддерживались на одном уровне.

В результате, на примере пауков-кругопрядов *L. suspicax*, впервые обнаружены достоверные различия в жирнокислотном составе консументов, обитающих в прибрежной полосе соленого озера аридного ландшафта и в степи. Обнаружен-

Таблица 2. Результаты дискриминантного анализа процентных уровней жирных кислот (% от суммы ЖК) у наземных и амфибионтных животных, отловленных близ озера Ши́ра, Хакасия, май–август 2016–2019 гг.

Характеристики канонических переменных; предмет анализа: таксоны, жирные кислоты	Корень 1	Корень 2
Канонический <i>R</i>	0.972	0.906
χ -квадрат	244	113
Степень свободы	39	24
<i>P</i>	0.000000	0.000000
Канонические средние		
пауки <i>L. suspicax</i> , побережье	–2.55	0.27
пауки <i>L. suspicax</i> , степь	–4.80	0.47
хинономиды <i>Glyptotendipes</i> , побережье	5.05	1.53
хинономиды <i>Chironomus</i> , степь	2.55	–5.20
Коэффициенты структурных факторов		
14:0	–0.01	–0.28
16:0	0.25	–0.17
16:1n-7	0.11	–0.34
i17:0	0.11	–0.28
17:0	0.12	–0.26
17:1n-8	0.10	–0.65
18:0	–0.18	0.22
18:1n-7	0.15	–0.01
18:2n-6	–0.15	–0.13
18:3n-6	–0.01	–0.43
18:3n-3	0.16	0.15
18:4n-3	0.34	0.03
20:5n-3	0.36	0.44

Примечание: в анализе использованы только жирные кислоты с нормальным распределением; кислоты Σ 14:1, 20:0, Σ 20:1, 20:4n-6, 22:0 были автоматически исключены из модели в ходе пошаговой процедуры.

ные различия в первую очередь были обусловлены более высоким уровнем незаменимой ЭПК у обитателей прибрежного биотопа, который обеспечивался наличием ее значительного пищевого источника: вылетающих из озера хинономид р. *Glyptotendipes*.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа поддержана грантами РФФИ 19-34-90099, 20-04-00346а и Государственными заданиями в рамках программы фундаментальных исследований РФ, темы № 51.1.1 и № FSRZ-2020-0006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Millan A., Velasco J., Gutierrez-Canovas C., et al. // Journal of Arid Environments. 2011. V. 75. P. 1352–1359.
2. Gladyshev M.I., Gladysheva E.E., Sushchik N.N. // Ecological Complexity. 2019. V. 38. P. 140–145.
3. Muehlbauer J.D., Collins S.F., Doyle M.W., et al. // Ecology. 2014. V. 95. P. 44–55.
4. Борисова Е.В., Толмеев А.П., Дроботов А.В., и др. // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2019. Т. 12 (№ 2). С. 196–215.
5. Витковская И.А., Борисова Е.В., Сущик Н.Н. // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2019. Т. 12(№ 2). С. 216–226.
6. Sanchez-Ruiz J.A., Phillips J.S., Ives A.R., et al. // Polar Biol. 2018. V. 41. P. 1547–1554.
7. Makhutova O.N., Borisova E.V., Shulepina S.P., et al. // Contemporary Problems of Ecology. 2017. V. 10 (№ 3). P. 230–239.
8. Gladyshev M.I., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., et al. // Journal of Food Composition and Analysis. 2020. V. 90. P. 103489.
9. Толмеев А.П., Шулепина С.П., Махутова О.Н., и др. // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2018. Т. 11 (№ 4). С. 367–383.

10. Fontaneto D., Tommaseo-Ponzetta M., Galli C., et al. // Ecology of Food and Nutrition. 2011. V. 50. P. 351–367.
11. Twining C.W., Brenna J.T., Hairston N.G. Jr., et al. // Oikos. 2015. V. 125. P. 749–760.
12. Fritz K.A., Kirschman L.J., McCay S.D., et al. // Freshwater Science. 2017. V. 3. P. 893–900.
13. Chari L.D., Richoux N.B., Moyo S., et al. // Food Webs. 2020. V. 24. P. e00152.

DIFFERENCES IN FATTY ACID COMPOSITION BETWEEN ORB-WEAVER SPIDERS INHABITED A RIPARIAN ZONE AND A STEPPE ARE ASSOCIATED WITH THE CONSUMPTION OF DIFFERENT CHIRONOMID TAXA

N. N. Sushchik^{a,b,#}, E. V. Borisova^b, I. A. Demina (Vitkovskaya)^b,
O. N. Makhutova^{a,b}, and Corresponding Member of RAS M. I. Gladyshev^{a,b}

^a Institute of Biophysics of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences”, Krasnoyarsk, Russian Federation

^b Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation

[#]e-mail: labehe@ibp.ru

Amphibiotic insects, chironomids of *Glyptotendipes* and *Chironomus* genera, that emerged from saline Lake Shira differed in composition and content of fatty acids, including the essential eicosapentaenoic acid (20:5n-3, EPA), and upon flying out they were concentrated in different territories, the riparian zone and remote arid steppe zone, respectively. Potential consumers of chironomids adults, the orb-weaver spiders *Larinoidea suspicax*, which inhabited both zones, also differed in fatty acid composition. The main difference in their biochemical composition was a significantly higher level of EPA in spiders from the riparian zone that likely to be explained by consumption of the *Glyptotendipes* adults enriched in this fatty acid and concentrated only within this zone. The higher level of EPA, which is deficient in terrestrial ecosystems, in orb-weaver spiders from the riparian zone of the saline lake may potentially promote a successful survival of the consumers in the arid landscape.

Keywords: Emergence of amphibiotic insects, *Glyptotendipes*, *Chironomus*, *Larinoidea suspicax*, fatty acid composition, eicosapentaenoic acid, transfer of matter between ecosystems