

УДК 594.3:577.115.3

ОСОБЛИВОСТІ РОЗПОДІЛУ ЖИРНИХ КИСЛОТ В ОРГАНІЗМІ ЧЕРЕВОНОГИХ ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ (MOLLUSCA:GASTROPODA)

Музика Л.В., Киричук Г.Є.

Особливості розподілу жирних кислот в організмі червоногих прісноводних молюсків (Mollusca:Gastropoda). — Л.В. Музика, Г.Є.Киричук. — Проведено узагальнення досліджень якісного складу жирних кислот (насичених (НЖК), мононенасичених (МНЖК), поліненасичених (ПНЖК)) тканин та органів 18 видів прісноводних червоногих молюсків – *Bellamyia bengalensis*, *Pila globosa*, *Planorbarius corneus*, *Lymnaea stagnalis*, *L. fragilis*, *Radix auricularia*, *Viviparus viviparus*, *Elimia virginica*, *Physa sp.*, *Cipangopaludina malleata*, *Megalovalvata baicalensis*, *M. piligera*, *Melanoides tuberculata*, *Theodoxus jordani*, *Falsipyrigula barroisi*, *Melanopsis praemorsa*, *Baicalia oviformis* та *Benedictia baicalensis*. Описано процеси синтезу та переносу ПНЖК по трофічних ланцюгах у прісноводних гідроценозах різного типу. Виявлено, що у молюсків *B. bengalensis*, *P. globosa*, *C. malleata*, *Physa sp.*, *P. corneus*, *V. viviparus*, *R. auricularia*, *L. stagnalis*, *E. virginica* за кількісними показниками переважають НЖК, в той час як для *M. baicalensis*, *M. piligera*, *M. tuberculata*, *T. jordani*, *F. barroisi*, *M. praemorsa*, *L. fragilis*, *B. oviformis* та *B. baicalensis* відмічено кількісне домінування ПНЖК.

Ключові слова: прісноводні молюски, насичені жирні кислоти, мононенасичені жирні кислоти, поліненасичені жирні кислоти, метаболічна адаптація.

Адреса: Житомирський державний університет імені Івана Франка, 10002, вул. В.Бердичівська, 40, Житомир, Україна, e-mail: Lidiya.Muzyka@ukr.net, kyrychuk@zu.edu.ua.

Characteristics of fatty acid distribution in bodies of freshwater gastropods (Mollusca:Gastropoda). — L.V. Muzyka, G. E. Kyrychuk. — A summary of the research of qualitative fatty acids composition (saturated (SFAs), monounsaturated (MUFAs), polyunsaturated (PUFAs) of tissues and organs of 18 freshwater gastropods species *Bellamyia bengalensis*, *Pila globosa*, *Planorbarius corneus*, *Lymnaea stagnalis*, *L. fragilis*, *Radix auricularia*, *Viviparus viviparus*, *Elimia virginica*, *Physa sp.*, *Cipangopaludina malleata*, *Megalovalvata baicalensis*, *M. piligera*, *Melanoides tuberculata*, *Theodoxus jordani*, *Falsipyrigula barroisi*, *Melanopsis praemorsa*, *Baicalia oviformis* and *Benedictia baicalensis* is given. The processes of synthesis and transport of PUFAs through food chains in freshwater agrocoenoses of different types are described. It is determined that in mussels *B. bengalensis*, *P. globosa*, *C. malleata*, *Physa sp.*, *P. corneus*, *V. viviparus*, *R. auricularia*, *L. stagnalis*, *E. virginica* in quantitative terms SFAs dominate, when in *M. baicalensis*, *M. piligera*, *M. tuberculata*, *T. jordani*, *F. barroisi*, *M. praemorsa*, *L. fragilis*, *B. oviformis* and *B. baicalensis* PUFAs dominate.

Keywords: freshwater mussels, saturated fatty acids, monounsaturated fatty acids, polyunsaturated fatty acids, metabolic adaptation.

Address: Zhytomyr Ivan Franko State University, V. Berdychivska str, 40, Zhytomyr, Ukraine, 10008, e-mail: Lidiya.Muzyka@ukr.net, kyrychuk@zu.edu.ua.

Вступ

Жирні кислоти (ЖК) – важливий компонент метаболізму у всіх живих організмів, біологічна і фармакологічна роль яких обумовлена широким спектром їх біологічної активності. Зокрема, ЖК є важливим чинником регулювання проникності мембран, оскільки вони впливають на поверхневі властивості фосфоліпідів, на білок-ліпідні та ліпід-ліпідні взаємодії, на регуляцію функціонування мембранно-зв'язаних ферментів, на функціонування імунної системи та підтримку всіх гормональних систем організму [8; 25; 26], в тому числі аденілатциклазної і Na^+ , K^+ -АТФ-азної.

Особливо велика біологічна роль відводиться поліненасиченим жирним кислотам (ПНЖК), які в порівнянні з насиченими кислотами (НЖК) мають більш низьку температуру плавлення, яка, як відомо, поряд з їх асиметричною будовою і є однією з основних характеристик, які збільшують плинність біологічних мембран і відповідно зумовлюють високу метаболічну

активність мембранних ферментів. Відомо [8; 25; 26], що чим більше подвійних зв'язків у молекулі, тим складніша просторова конфігурація радикалів ЖК, що і обумовлює більш «рихлу» структуру ліпідного бішару. Крім того, ПНЖК родин n-3 (ω -3) та n-6 (ω -6) відрізняються між собою за фізичними властивостями: температура плавлення кислот n-6 вища, ніж у n-3 кислот, тому мембрани, збагачені n-6 кислотами більш стабільні до впливу несприятливих чинників середовища [4]. Співвідношення ПНЖК n-3/n-6 є одним з важливих показників, що характеризує в'язкість і текучість біологічних мембран [8; 25; 26].

Крім цього, ПНЖК є субстратом для біосинтезу великої кількості ефемерних фізіологічно активних речовин та кофактором низки ферментів, які беруть участь у синтезі ендогормонів – ейкозаноїдів (простагландинів, лейкотрієнів, тромбоксанів) [19; 39]. Так, найхарактерніша для прісноводних молюсків ПНЖК $\text{C}_{20:4\omega6}$ є найбільш важливим попередником простагландинів, які є медіаторами в основних

фізіологічних функціях, іонній регуляції, функціях нирок, репродуктивному процесі [37] та регулюванні поглинання іонів Na^+ [30]. Вміст арахідонової кислоти і її метаболітів в тваринному організмі збільшується при багатьох патологічних станах, зокрема, при запальних процесах, а зниження її вмісту свідчить про інтенсивне використання як в процесах ферментативного (генерація простагландинів), так і неферментативного перекидного окислення [1]. Незвичайна структура виявлених у прісноводних молюсків неметиленроздільних жирних кислот (НМРЖК) надає їм фізико-хімічні властивості, що дозволяють компенсувати недолік поліенів звичайної будови, забезпечуючи організм молюсків киснем, здійснюючи адсорбцію речовин з води та захищаючи організм цих тварин від впливу мікроорганізмів [36]. У тканинах та органах прісноводних молюсків жирні кислоти також відіграють важливу роль у фізіологічних та відтворювальних процесах, є основними джерелами метаболічної енергії та будівельним матеріалом для формування клітин і тканинних мембран [4].

В умовах зростаючого антропогенного навантаження на водні екосистеми жирно-кислотний склад організму гідробіонтів швидко і чітко реагує на постійно мінливі умови водного середовища, забезпечуючи адаптивні можливості організму молюсків [4;5;7] та відображаючи гідрохімічний склад водного середовища, що дозволяє виявляти фізіолого-біохімічні порушення в їх організмі ще до прояву морфологічних і популяційних змін.

Відомо, що ЖК надходять до організму людини, проходячи через відповідний трофічний ланцюг. У прісноводних екосистемах ланцюги живлення беруть початок від фітопланктону (первинні продуценти), після чого передача та трансформація речовини здійснюється шляхом поглинання фітопланктону рослиноїдними організмами – зоопланктоном – рибами – до ссавців більш високих трофічних рівнів, в тому числі і людини [6]. Майже всі живі організми здатні синтезувати насичені ЖК. Разом із цим ненасичені жирні кислоти *de novo* майже виключно синтезуються як вищими, так і нижчими рослинами оскільки ці організми здатні утворювати ЖК з подвійними зв'язками в положенні n-6 і n-3, так як мають гени, які кодуєть десатурази $\Delta 15$ та $\Delta 12$ [13]. Деякі види мікрофітопланктону (діатомові, джугітові), будучи важливою ланкою ланцюгів живлення, містять значну кількість ПНЖК з довгим ланцюгом (особливо $\text{C}_{20:5\omega 3}$ і $\text{C}_{22:6\omega 3}$, а також $\text{C}_{16:0}$, $\text{C}_{16:1\omega 7}$ і $\text{C}_{14:0}$ [32]), а більш за розміром фітопланктонні організми (дінофлагеляти) переважно містять $\text{C}_{20:5\omega 3}$, $\text{C}_{22:6\omega 3}$, $\text{C}_{16:0}$ і $\text{C}_{18:4\omega 3}$ [31]. Маркером діатомових водоростей вважають $\text{C}_{16:1\omega 7}$, в той час як кислота $\text{C}_{18:1\omega 9}$ не обмежується однією групою фітопланктону. Важливим джерелом для

молюсків ЖК типу $\text{C}_{18\omega 3}$ можуть слугувати також ціанобактерії і зелені водорості.

Переважає ж більшість безхребетних тварин, у тому числі і молюски, та всі хребетні, включаючи людину, не здатні синтезувати низку поліненасичених жирних кислот через відсутність ферментів-десатураз, які виконують функцію введення подвійного зв'язку в певне місце вуглецевого ланцюга жирних кислот [10]. Зокрема, тварини не здатні синтезувати незамінні 18-атомні ЖК родин n-6 та n-3 – лінолеву ($\text{C}_{18:2n,6}$) і ліноленову кислоти ($\text{C}_{18:3n,3}$), а отримують їх, як і інші ПНЖК, лише з кормового раціону, перетворюють їх з однієї форми в іншу шляхом елонгації та десатурації. Основна функціональна роль цих ЖК полягає у тому, що вони можуть виступати біохімічними попередниками фізіологічно значимих довголанцюгових ПНЖК з 20-22 атомами карбону, які є частково незамінними в організмі тварин: арахідонова кислота (ейкозапрієнова) ($\text{C}_{20:4n,6}$, АРК), ейкозапентаєнова кислота ($\text{C}_{20:5n,3}$, ЕПК) та докозагексаєнова кислота ($\text{C}_{22:6n,3}$, ДГК) [38]. У синтезі цих речовин беруть участь ферменти, що подовжують вуглецевий скелет (елонгази), а також десатурази $\Delta 5$ та $\Delta 6$. Однак ефективність синтезу довголанцюгових ПНЖК у тварин та людини невелика, хоча саме ці кислоти відіграють важливу роль у функціонуванні їх організму. Адаже відомо, що систематичний дефіцит ЕПК та ДГК у раціоні людини є основною причиною виникнення у неї серцево-судинних захворювань, нервових розладів та депресій. Тому після синтезу на рівні первинних продуцентів ПНЖК не «спалюються», а накопичуються у біомасі організмів верхніх трофічних рівнів [40].

Отже, водні екосистеми займають унікальне положення на Землі як основне харчове джерело ПНЖК для всіх тварин, в тому числі і для мешканців наземних екосистем. Однак процеси продукування та переносу ПНЖК по трофічних ланцюгах у прісноводних гідроценозах різного типу досліджені мало. А дослідження жирно-кислотного складу гідробіонтів, пов'язаних кормовими відносинами, дозволяє прослідкувати шляхи трансформації та пересування ліпідів та їх жирно-кислотних компонентів по ланках ланцюга живлення, а також визначити роль організмів початкових трофічних рівнів у накопиченні ліпідів. Крім цього, на даний час питання жирно-кислотного складу у прісноводних молюсків залишається дискусійним, оскільки є зовсім небагато досліджень, присвячених цій проблемі. Одночасно з цим вміст жирних кислот у тканинах та органах представників морської малакофауни досліджено досить широко. Що ж стосується молюсків прісноводних акваторій, то їх дослідження є малочисельними та фрагментарними.

Вміст жирних кислот в організмі прісноводних молюсків

Досліджено 18 видів прісноводних черевонігих молюсків *Bellamyia bengalensis* (Lamarck, 1882), *Pila globosa* (Swainson, 1822) [40]; *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) (авт.: *Coretus corneus*), *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), *Radix auricularia* (Linnaeus, 1758), *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) [15]; *Lymnaea fragilis* (Linnaeus, 1758) [17];

Elimia virginica (Say, 1817) (авт.: *Goniobasis virginica*), *Physa* sp. (Draparnaud, 1801), *Cipangopaludina malleata* (Reeve, 1863) (авт.: *Viviparus malleatus*) [23]; *Megalovalvata baicalensis* (G. Gerstfeldt, 1859) (авт.: *Valvata baicalensis*), *Megalovalvata piligera* (Lindholm, 1909) (авт.: *Valvata piligera*) [16]; *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774), *Theodoxus jordani* (Sowerby, 1832), *Falsipyrgula barroisi* (Dautzenberg, 1894) (авт.: *Pyrgula barroisi*), *Melanopsis praemors* (Linnaeus, 1785) [28]; *Baicalia oviformis* (W. Dybowski, 1875) та *Benedictia baicalensis* (Gerstfeldt, 1859) [18] (назви видів наведено за [11]).

Порівняльний аналіз вмісту жирних кислот у прісноводних моллюсків басейну р. Волга (*P. corneus*, *L. stagnalis*, *R. auricularia* і *V. viviparus*) показав однотипові композиції ліпідів і жирних кислот з представниками морської малакофауни, що належать до того ж класу, хоча різноманітність ЖК, виявлених у прісноводній групі, є меншою за якісним складом ніж у морських видів [15].

У *P. corneus* виявлено широкий діапазон насичених C₂₅ кислот: від C₁₂ до C₂₇ в кількостях, як правило, менших ніж 1%, однак, вміст кислот C_{14:0}, C_{16:0}, C_{17:0} та C_{18:0}, які були характерні для

усіх досліджених видів моллюсків, значно перевищував 1%. Загальна частка ненасичених жирних кислот у *L. stagnalis* становила 33,77%, з яких переважали C_{16:1n-7}, C_{16:1n-9} та C_{18:1n-9}. В організмі *P. corneus* зареєстровано 24 жирні кислоти – від C_{12:1} до C_{26:1} та trans жирні кислоти C_{16:1n-13}, які не виявлені у *L. stagnalis*, *R. auricularia* і *V. viviparus*.

Стосовно ізомерів, то їх діапазон був найширшим для кислот C_{16:1} і C_{18:1} – п'ять та чотири ізомери відповідно. У *P. corneus*, *L. stagnalis*, *R. auricularia* і *V. viviparus* відмічено кількісне переважання дієнових, трисєнових та полієнових ЖК, основними серед яких визначено ейкозопентаєнову (9,43–20,06%), арахідоєнову (3,69–12,18%) та НМРЖК [15].

Високі показники вмісту кислот C_{20:5n-3} і C_{20:4n-6} узгоджуються з раніше отриманими даними [16]. Встановлено, що в організмі *L. fragilis*, *B. oviformis*, *B. baicalensis*, *M. baicalensis* та *M. piligera* жирно-кислотні композиції у фосфо-, гліко- і нейтральних ліпідних фракціях представлені 95 жирними кислотами, серед яких 23 – насичених, 28 – моноєнових, 14 – дієнових та 30 – полієнових ЖК (табл. 1).

Таблиця 1. Жирно-кислотний склад організму прісноводних моллюсків

Table 1. Fatty acid composition of freshwater mussel

Жирна кислота	ВИД																		Автор
	<i>P. corneus</i>	<i>V. viviparus</i>	<i>B. baicalensis</i>	<i>M. baicalensis</i>	<i>M. piligera</i>	<i>C. malleata</i>	<i>Physa</i> sp.	<i>B. oviformis</i>	<i>P. globosa</i>	<i>B. bengalensis</i>	<i>F. barroisi</i>	<i>M. praemors</i>	<i>E. virginica</i>	<i>L. fragilis</i>	<i>L. stagnalis</i>	<i>M. tuberculata</i>	<i>Th. Jordani</i>	<i>R. auricularia</i>	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Насичені жирні кислоти																			
C _{5:0}																			[40]
C _{6:0}																			[40]
C _{9:0}																			[40]
C _{10:0}																			[23]
C _{11:0}																			[40]
C _{12:0}	+	+																	[15], [23], [40]
C _{13:0}	+	+																	[15], [16], [17], [28], [40]
C _{14:0}	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28], [40]
C _{15:0}	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28], [40]
C _{16:0}	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28], [40]
C _{17:0}	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28], [40]
C _{18:0}	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28], [40]
C _{19:0}	+	+	+	+	+														[15], [16], [17], [18], [28], [40]
C _{20:0}	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28], [40]
C _{21:0}	+																		[15], [40]
C _{22:0}	+	+	+	+	+														[15], [16], [17], [18], [23], [28], [40]
C _{23:0}	+	+																	[15]
C _{24:0}	+	+	+	+	+	+	+	+											[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C _{25:0}	+	+																	[15]
C _{26:0}	+																		[15]
C _{27:0}	+	+																	[15]
12-Me-C _{13:0}																			[40]
4,8,12-C _{13:0}																			[40]
4,8,12-TMe-C _{13:0}				+	+	+													[16], [17], [18], [28]
12-Me-C _{14:0}																			[40]
13-Me-C _{14:0}																			[40]
9-Me-C _{14:0}																			[40]
14-Me-C _{15:0}																			[40]
14-Me-C _{16:0}																			[40]

отримано для кислоти 10,13- $C_{18:2}$ (11,91%), однак у цьому ж органі *B. bengalensis* відмічено переважання *cis*-9, *cis*-12- $C_{18:2}$ (5,30%) і 5,8,11,14- $C_{20:4}$ (5,00%) ЖК. У *B. bengalensis* найбільш поширеними є пентаєнові жирні кислоти, у той час як у мантиї і нозі *P. globosa* відмічено значний вміст гексаєнової кислоти [40]. Ліпідний вміст травної залози визначено і для *Pila globose* [34].

Пальмітинова ($C_{16:0}$) та стеаринова ($C_{18:0}$) кислоти – переважаючі насичені жирні кислоти у *E. virginica*, *Physa sp.* та *C. malleata* з оз. Маскнетконг (Нью-Джерсі) [23]. В організмі *E. virginica* ідентифіковано 44 ЖК, у *Physa sp.* та *C. malleata* – по 43. У всіх трьох видів 50-55% вмісту припадало на $C_{16:0}$, $C_{18:0}$, $C_{20:4n-6}$, $C_{20:1n-11+9}$, $C_{18:1n-9}$, $C_{20:5n-3}$, $C_{18:2n-6}$. Загальний відсоток насичених жирних кислот знаходиться у діапазоні від 28 до 32%. Пальмітинова кислота була основною жирною кислотою серед насичених кислот (11 – 14%), а частка стеаринової кислоти становила 4,8 – 7,6%. Другою найбільш поширеною групою ЖК виступали МНЖК, вміст яких коливався від 24% в *Physa sp.* до 29% в *E. virginica*. Ідентифіковано $C_{16:1n-7}$, $C_{18:1n-9}$, $C_{18:1n-7}$, $C_{20:1n-11+9}$ і $C_{22:1n-11+13}$, які складали всі мононенасичені кислоти організму цих тварин і ї від загальної кількості усіх ЖК. У *E. virginica*, *Physa sp.*, та *C. malleata* виявлено значну кількість ліноленової (2,7-4,1%) і арахідонової кислоти (приблизно у 12% у обох *Physa* і *Cipangopaludina* і у 8% в *Elimia*), однак, відсотковий вміст ДГК (докозагексаєнової кислоти) ($C_{22:6n-3}$) був нижчим у порівнянні з вмістом ЕПК (ейкозапентаєнової кислоти) ($C_{22:5n-3}$). Вміст НМРЖК ($C_{20:2}$), які характерні, як правило, для морських моллюсків, варіював від 2 до 3% в *E. virginica*, *Physa sp.*, та *C. malleata*. Кількість олеїнової кислоти у *Physa* і *Cipangopaludina* була в два рази більша ніж у *Goniobasis*. Кількісні показники тетраєнових кислот коливались від 9,9% (в *Elimia*) до 16,2% (в *Physa*). Стосовно ПНЖК, то їх діапазон (6,2-18%) був ширшим ніж у дієнових (8-12%). Великі кількості пальмітинової, арахідонової, стеаринової, олеїнової і ейкозапентаєнової кислот в організмі цих моллюсків не є незвичним, оскільки ці кислоти були зареєстровані як основні жирні кислоти у *Biomphalaria glabrata* і іншими дослідниками [15; 23]. Відмінності у жирно-кислотних профілях цих трьох моллюсків, ймовірно, відображають

внутрішні відмінності у ліпідному складі кожного виду. Окрім цього зауважено, що використані в експерименті моллюски *Physa* і *Cipangopaludina* були неінвазованими, у той час як усі *Elimia* були заражені не ідентифікованими спороцистами трематод [23]. Добре відомо, що личинкові трематоди впливають на склад жирних кислот їх проміжних хазяїв-моллюсків [21; 33].

Основними компонентами жирних кислот у *M. tuberculata*, *T. jordani*, *F. barroisi* та *M. praemorsa* були ПНЖК [28]. У всіх видів виявлено невеликі кількості $C_{24:5n-6}$ та $C_{24:6n-3}$, зовсім незначні показники вмісту $C_{18:4n-3}$ та $C_{16:4n-1}$ (менше 1%), а також високий відсотковий вміст (до 12,63%) $C_{22:6n-3}$. Основними жирними кислотами в *M. tuberculata*, *T. jordani*, *F. barroisi* та *M. praemorsa* виступали $C_{16:3n-6}$, $C_{18:3n-6}$ (23%), $C_{20:4n-6}$ і $C_{22:6n-3}$. Переважаючими НЖК були $C_{14:0}$ та $C_{16:0}$ [28].

Виявлено високий вміст ненасичених жирних кислот $C_{20:1}$ у гепатопанкреасі *B. glabrata* [9]. Головним чином вони були представлені пальмітиновою ($C_{16:0}$), лінолевою ($C_{18:2}$) і міристиновою ($C_{14:0}$) кислотами у всьому організмі *B. alexandrina* [22, 35].

Висновки

Отже, проведено узагальнення досліджень жирно-кислотного складу (насичені (НЖК), мононенасичені (МНЖК), поліненасичені (ПНЖК) жирні кислоти) тканин та органів 18 видів прісноводних червоногих моллюсків *B. bengalensis*, *P. globosa*, *P. corneus*, *L. stagnalis*, *L. fragilis*, *R. auricularia*, *V. viviparus*, *E. virginica*, *Physa sp.*, *C. malleata*, *M. baicalensis*, *M. piligera*, *M. tuberculata*, *T. jordani*, *F. barroisi*, *M. praemorsa*, *B. oviformis* та *B. baicalensis*.

Показано, що якісний склад жирних кислот організму прісноводних моллюсків вивчено недостатньо, відомості про нього малочисельні та фрагментарні.

Динаміка якісного складу цих сполук у тканинах та органах моллюсків є складовою частиною комплексу неспецифічних реакцій у відповідь на будь-яку несприятливу дію та виступає одним із чинників адаптації клітинного метаболізму за умов стресу.

Саме тому дослідження вмісту жирних кислот у тканинах та органах прісноводних моллюсків є актуальним і потребує подальшого, більш детального вивчення.

1. Адаптационные изменения в спектрах жирных кислот тканевых липидов сига *Coregonus lavaretus* L. при влиянии антропогенных нагрузок / Л.В. Тойвонен, З.А.Нефедова, В.С.Сидоров, Ю.Н. Шарова // Прикладная биохимия и микробиология. – 2001. – Т. 37, № 3. – С. 364–368.
2. Влияние антропогенного загрязнения на содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в звеньях трофической цепи речной экосистемы / [М.И. Гладышев, О.В. Анищенко, Н.Н. Сушик и др.] // Сибирский экологический журнал. – 2012. – 4. – С.511–521.

3. Гладышев М.И. Незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты и их пищевые источники для человека / М.И. Гладышев // Journal of Siberian Federal University. Biology 4. – 2012 – 5. – С. 352–386.
4. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов / Е.М. Крепс. – Л., 1981. – 339 с.
5. Оценка состояния водных организмов по биохимическому статусу / Н.Н.Немова, О.В. Мещерякова, Л.А. Лысенко, Н.Н. Фокина // Труды Карельского научного центра РАН. – 2014. – № 5. – С. 18–29.

6. Смолянінов К.Б. Метаболізм поліненасичених жирних кислот / К.Б. Смолянінов // Біологія тварин. – 2002. – Т. 4, № 1–2. – С. 16–31.
7. Фокина Н. Н. Биохимические адаптации морских двустворчатых моллюсков к аноксии (обзор) / Н. Н. Фокина, З.А. Нефедова, Н.Н. Немова // Труды Карельского научного центра РАН. – 2011. – № 3. – С. 121–130.
8. Хочачка П. Стратегия биохимической адаптации / П. Хочачка, Дж. Сомеро. – М.: Мир, 1977. – 398 с.
9. Allan D. The phospholipid and fatty acid composition of *Schistosoma mansoni* and of its purified tegumental membranes / D. Allan, G. Payares, W.H. Evans // *Mol Biochem Parasitol.* – 1987. – 23(2). – P.123–128.
10. Bell M.V. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions / M.V. Bell, D.R. Tocher // *Lipids in Aquatic Ecosystems.* – 2009. – P.211–236.
11. Catalogue of the continental mollusks of Russia and adjacent territories [Electronic resource]: Version 2.3.1 / [Kantor Y.I., Vinarski M.V., Schileyko A.A., Sysoev A.V.]. – 2010. – 330 c. Downloadable at:
12. http://www.ruthenica.com/documents/Continental_Russian_molluscs_ver 2-3-1.pdf.
13. Christie W.W. Cyclopropane and cyclopropane fatty acids / W.W. Christie // *Topics in Lipid Chemistry.* – 1970. – Vol. 1. – P. 1–449. (edited by F.D. Gunstone, Logos Press, London).
14. Cohen Z. Microalgae as a source of ω -3 fatty acids / Z. Cohen, H.A. Norman, Y.M. Heimer // *World Rev Nutr Diet.* – 1995. – V. 77. – P. 1–31.
15. Cosper C.I. Occurrence of cis-9,10-methylenehexadecanoic and cis-9,10-methyleneoctadecanoic acids in the lipids of immature and mature *Fundulus heteroclitus* (L.) and in roe / C.I. Cosper, R.G. Ackman // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1983. – 75B. – P 649–654.
16. Dembitsky V.M. Comparative investigation of phospholipids and fatty acids of freshwater molluscs from Volga River Basin / V.M. Dembitsky, A.G. Kashin, K. Stefanow // *Comp Biochem Physiol.* – 1992. – 102B. – P. 193–198.
17. Dembitsky V.M. Comparative study of the endemic freshwater fauna of Lake Baikal. 4. Phospholipid and fatty acid compositions of two gastropod mollusks of the genus *Valvata* / V.M. Dembitsky, T.Rezanka, A.G. Kashin // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1994. – 107B. – P.325–330.
18. Dembitsky V.M. Fatty acid and phospholipids composition of freshwater molluscs *Anadonta piscinalis* and *Lymnaea fragilis* from the River Volga / V.M. Dembitsky, T. Rezanka, A.G.Kashin // *Comparative Biochemistry and Physiology.* – 1993. – 105 (3–4). – 597–601.
19. Dembitsky V.M. Comparative study of the endemic freshwater fauna of lake Baikal–I. Phospholipid and fatty acid composition of two mollusc species, *Baicalia oviformis* and *Benedictia baicalensis* / Valery M. Dembitsky, Tomas Rezanka, Andrey G. Kashin // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry.* – 1993. – Volume 106, Issue 4. – P. 819–823.
20. Effects of arachidonic acid and the other long-chain fatty acid on the membrane currents in the squid giant axon / [Takenaka Toshifumi, Hidenori Horie, Hideaki Hori, Tadashi Kawakami] // *J.Membrane Biol.* – 1988. – 106, № 2. – P. 141–147.
21. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir / [M.I. Gladyshev, N.N. Sushchik, O.V. Anishchenko et. al.] // *Oecologia* – 2011b. – 165. – P.521–531.
22. Fried B. Fatty acid composition of *Echinostoma trivolvis* (Trematoda) rediae and adults and of the digestive gland-gonad complex of *Helisoma trivolvis* (Gastropoda) infected with the intramolluscan stages of this echinostome / B. Fried, K.S. Rao, J. Sherma, J.E. Huffman // *Parasitol Res.* – 1993. – 79(6). – P.471–474.
23. Fried B. Fatty acid composition of *Biomphalaria Glabrata* (Gastropoda: Planorbidae) fed hen's egg yolk versus leaf lettuce / Bernard Fried, K. Sundar Rao, Joseph Sherma // *Camp. Biochem. Physiol.* – 1992. – Vol. 101, № 2. – P. 351–352.
24. Fatty acid composition of *Goniobasis virginica*, *Physa* sp. and *Viviparus malleatus* (Mollusca: Gastropoda) from lake Musconetcong, New Jersey / [Fried B., Rao K.S., Sherma J., Huffmani J.E.] // *Biochemical Systematic and Ecology.* – 1993. – 21, 8. – P. 809–812.
25. Gardner D. The component fatty acids of the lipids of some species of marine and freshwater molluscs / D. Gardner, J.P. Riley // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* – 1972. – 52. – P. 827–838.
26. Gillis T.E. Influences of subzero thermal acclimation on mitochondrial membrane composition of temperate zone marine bivalve mollusks // T.E. Gillis, J.S.Ballantyne // *Lipids.* – 1999 b. – Vol. 34, № 1. – P. 59–66.
27. Gillis T.E. Mitochondrial membrane composition of two arctic marine Bivalve mollusks, *Serripes groenlandicus* and *Mya truncata* / T.E. Gillis, J.S. Ballantyne // *Lipids.* – 1999a. – Vol.34. – №1. – P. 53–57.
28. Gleicka Peter H. Basic Water Requirements for Human Activities: Meeting Basic Need // *Water International.* – 1996. – Volume 21, Issue 2. – P. 83–92.
29. Go J.V. Variability of fatty acid component of marine and freshwater gastropod species from the littoral zone of the Red Sea, Mediterranean Sea and Sea of Galilee / J.V. Go, T.Rezanka, M.Srebnik, V.M. Dembitsky // *Biochem Syst Ecol.* – 2002. – 30, №9. – P. 819–835.
30. Gunnel Ahlgren Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae / Ahlgren Gunnel, Gustafsson Inga-Britt, Boberg Merike // *Journal of Phycology.* – 1992. – Volume 28, Issue 1. – P. 37–50.
31. Hagar A.F. Seasonal changes in the lipid composition of gill tissue from the freshwater mussel *Carunculina texasensis* / A.F. Hagar, T.H. Dietz // *Physiol Zool.* – 1986. – 59. – P. 419–428.
32. Leblond J.D. Lipid class distribution of highly unsaturated long chain fatty acids in marine dinoflagellates / J.D. Leblond, P.J. Chapman // *J Phycol.* – 2000. – 36, №6. – P.1103–1108.
33. Lipid composition of the toxic marine diatoms *Nitzschis pungens* / [C.C. Parrish, A.S. DeFritas, G. Bodenec et al.] // *Phytochemistry.* – 1991. – 30. – P. 113–116.
34. Lunetta J.E. Fatty acid composition of parasitized and nonparasitized tissue of the mud-flat snail, *Nassarius absoleta* (Say) / J.E. Lunetta, W.B. Vernberg // *Exp Parasitol.* – 1971. – 30(2). – P. 244–248.
35. Mitra S. Changes in the lipid and carbohydrate contents of the digestive gland during aestivation of two gastropods *Achatina fulica* and *Pila globosa* / S. Mitra, RK. Sur // *Environment and Ecology (Kalyani).* – 1989. – 73. P. 658–662.
36. Nabih I. Studies on fresh water snails, specific intermediate hosts for schistosomiasis-1. Isolation of total lipids from native and irradiated snails / I. Nabih, A. M. Soliman, A.Z. Abde-Hamid // *Cell Mol. Biol.* – 1989. – 35. – P.373–377.
37. Paradis M. Potential for employing the distribution of anomalous nonmethylene-interrupted dienoic fatty acids in several marine invertebrates as part of food web studies / M. Paradis, R.G. Ackman // *Lipids.* – 1977. – 12 P. 170–176.
38. Stanley-Samuelson D.W. Physiological roles of prostaglandins and other eicosanoids in invertebrates / D.W. Stanley-Samuelson // *Biol Bull.* – 1987 – 173. P. 92–109.
39. Stark A.H. Update on alpha-linolenic acid / A.H. Stark, M.A. Crawford, R. Reifen // *Nutrition Reviews.* – 2008. – 66. – P. 326–332.
40. Tocher D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in Teleost fish / D.R. Tocher // *Reviews in fisheries science.* – 2005. – 11(2). – P. 107–184.
41. Variability in fatty acids and fatty aldehydes in different organs of two prosobranch gastropod molluscs / [Misra K.K., Shkrob I., Rakshit S. et al.] // *Biochem System Ecol.* – 2002. – 30. – 749–761.

Отримано: 26 квітня 2016 р.
 Прийнято до друку: 16.06.2016