

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 червононогих 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 червононогих молюсків — *Bellamya 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*, *Falsipyrghula 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 *Bellamya 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*, *Falsipyrghula 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  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -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 плин-

ність 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 ( $\omega$ -3) та n-6 ( $\omega$ -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  $C_{20:4\omega6}$  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 перекисного окислення [1]. Незвичайна структура виявлених у прісноводних молюсків неметилених жирних кислот (НМРЖК) надає їм фізико-хімічні властивості, що дозволяють компенсувати недолік полієнів 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, джгутикові), будучи важливою ланкою ланцюгів живлення, містять значну кількість ПНЖК з довгим ланцюгом (особливо  $C_{20:5\omega3}$  і  $C_{22:6\omega3}$ , а також  $C_{16:0}$ ,  $C_{16:1\omega7}$  і  $C_{14:0}$  [32]), а більші за розміром фітопланктонні організми (дінофлагелати) переважно містять  $C_{20:5\omega3}$ ,  $C_{22:6\omega3}$ ,  $C_{16:0}$  і  $C_{18:4\omega3}$  [31]. Маркером діатомових водоростей вважають  $C_{16:1\omega7}$ , в той час як кислота  $C_{18:1\omega9}$  не обмежується однією групою фітопланктону. Важливим джерелом для молюсків ЖК типу  $C_{18\omega3}$  мо-

жуть 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 ( $C_{18:2n-6}$ ) і ліноленову кислоти ( $C_{18:3n-3}$ ), 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 (ейкозатрієнова) ( $C_{20:4n-6}$ , АРК), ейкозапентаєнова кислота ( $C_{20:5n-3}$ , ЕПК) та докозагексаєнова кислота ( $C_{22:6n-3}$ , 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. Адже 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 *Bellamya 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), *Falsipyrghula 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 молюсків 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  $C_{25}$  кислот: від  $C_{12}$  до  $C_{27}$  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 молюсків, 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, триєнових та полієнових ЖК, основними серед яких визначено ейкозопентаєнову (9,43–20,06%), арахідонову (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* жирнокислотні 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 молюсків

**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
<b>Насичені жирні кислоти</b>																			
$C_{5:0}$									+										[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]

продовження таблиці 1																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
9-Me-C <sub>14:0</sub>										+									[40]
14-Me-C <sub>15:0</sub>									+	+									[40]
14-Me-C <sub>16:0</sub>									+	+									[40]
15-Me-C <sub>16:0</sub>									+	+									[40]
2-OH-C <sub>16:0</sub>										+									[40]
7-Me-C <sub>16:0</sub>						+	+						+						[23]
anteiso-C <sub>13:0</sub>			+	+	+			+			+			+		+	+		[16], [17], [18], [28]
anteiso-C <sub>15:0</sub>	+	+	+	+	+			+				+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
anteiso-C <sub>16:0</sub>						+	+						+						[23]
anteiso-C <sub>17:0</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
anteiso-C <sub>19:0</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
cyclo- cis-C <sub>19</sub>									+										[40]
cyclo-C <sub>19</sub>										+									[40]
cyclo-C <sub>21</sub>										+									[40]
cyclo-cis-C <sub>17</sub>									+	+									[40]
cyclo-trans-C <sub>17</sub>									+	+									[40]
cyclo-trans-C <sub>19</sub>									+										[40]
iso-C <sub>12:0</sub>	+	+																	[15]
iso-C <sub>13:0</sub>			+	+	+			+						+		+	+		[16], [17], [18], [28]
iso-C <sub>14:0</sub>	+	+	+	+	+			+			+			+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [28]
iso-C <sub>15:0</sub>	+	+	+					+						+	+			+	[15], [17], [18]
iso-C <sub>16:0</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[15], [16], [17], [18], [23], [28]
iso-C <sub>17:0</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [28]
iso-C <sub>18:0</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
iso-C <sub>19:0</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17] [18] [28]
неодеканова кислота									+										[40]
прістанова кислота			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
ундеканова кислота									+										[40]
Мононенасичені жирні кислоти																			
C <sub>12:1</sub>	+	+																	[15]
C <sub>14:1</sub>			+	+	+	+	+	+											[16], [18], [23]
C <sub>14:1n-5</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>14:1n-7</sub>	+	+									+	+		+	+	+	+	+	[15], [17], [28]
C <sub>15:1</sub>						+	+						+						[23]
C <sub>15:1n-6</sub>	+	+													+			+	[15]
C <sub>15:1n-8</sub>	+	+																	[15]
C <sub>16:1n-5</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>16:1n-7</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>16:1n-9</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>16:1n-13</sub>	+	+																+	[15]
C <sub>17:1n-5</sub>				+															[16]
C <sub>17:1n-8</sub>	+		+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>18:1n-5</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>18:1n-7</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>18:1n-9</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>18:1n-11</sub>			+	+	+			+			+	+				+	+		[16], [18], [28]
C <sub>18:1n-13</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>19:1n-8</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>19:1n-10</sub>	+	+																	[15]
C <sub>19:1*</sub>			+	+	+			+						+					[16], [17], [18]
C <sub>19:1nb</sub>											+					+			[28]
C <sub>20:1n-5</sub>													+						[23]
C <sub>20:1n-7</sub>				+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>20:1n-9</sub>	+		+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>20:1n-11</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>20:1n-11+9</sub>						+	+						+						[23]
C <sub>20:1n-13</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>20:1n-15</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>21:1</sub>	+																		[15]
C <sub>21:1n-9</sub>			+	+	+			+						+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:1n-11+13</sub>						+	+						+						[23]
C <sub>22:1n-7</sub>	+		+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>22:1n-9</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:1n-11</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:1n-13</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:1n-15</sub>			+	+	+			+			+			+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>23:1</sub>	+																		[15]
C <sub>23:1n-9</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>24:1n-9</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+		+	+		[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>24:1n-11</sub>			+					+						+					[17], [18]

продовження таблиці 1																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
C <sub>25:1n-8</sub>	+																		[15]
C <sub>26:1n-3</sub>	+																		[15]
10-C <sub>18:1</sub>									+	+									[40]
11-C <sub>16:1</sub>										+									[40]
11-C <sub>20:1</sub>									+	+									[40]
13-C <sub>22:1</sub>									+										[40]
3-trans-C <sub>16:1</sub>			+	+	+			+						+		+	+		[16], [17], [18], [28]
6-C <sub>18:1</sub>										+									[40]
7-Me-8-C <sub>16:1</sub>										+									[40]
7-C <sub>18:1</sub>									+										[40]
7-C <sub>22:1</sub>										+									[40]
cis-7-C <sub>16:1</sub>									+	+									[40]
cis-9-C <sub>16:1</sub>									+	+									[40]
cis-9-C <sub>18:1</sub>									+	+									[40]
trans-8-C <sub>18:1</sub>										+									[40]
trans-C <sub>16:1n-13</sub>	+																		[15]
Поліненасичені жирні кислоти																			
C <sub>16:2n-4</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>16:2n-6</sub>	+	+	+			+	+	+					+		+			+	[15], [17], [23], [28]
C <sub>16:2n-9</sub>											+	+				+	+		[28]
C <sub>18:2n-3</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>18:2n-4</sub>						+	+						+						[23]
C <sub>18:2n-6</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>18:2n-9</sub>			+	+	+			+						+					[16], [17], [18]
C <sub>20:2n-3</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>20:2n-6</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>20:2n-9</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:2n-6</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:2n-9</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>24:2*</sub>				+	+									+					[16], [17]
C <sub>24:2a</sub>			+					+											[18]
C <sub>24:2b</sub>											+	+				+	+		[28]
C <sub>16:3n-3</sub>	+	+		+	+	+	+				+	+	+		+	+	+	+	[15], [16], [23], [40]
C <sub>16:3n-4</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>16:3n-6</sub>				+	+						+	+		+		+	+		[16], [17], [28]
C <sub>18:3n-3</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>18:3n-6</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>20:3n-3</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[18], [16], [17], [23], [28]
C <sub>20:3n-6</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>20:3n-9</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:3n-3</sub>			+					+											[18]
C <sub>22:3n-6</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>22:3n-9</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>16:4n-1</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+			+	+		[16], [18], [23], [28]
C <sub>16:4n-3</sub>	+	+		+	+									+					[15], [16], [17]
C <sub>18:4b</sub>			+	+	+			+						+			+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>18:4n-3</sub>			+					+											[18]
C <sub>19:4b</sub>											+	+				+	+		[28]
C <sub>19:4*</sub>			+	+	+			+						+					[16], [17], [18]
C <sub>20:4n-3</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [28]
C <sub>20:4n-6</sub>	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	[15], [16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>22:4n-3</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:4n-6</sub>			+	+	+	+	+	+				+							[16], [18], [23]
C <sub>24:4n-6</sub>	+	+	+	+	+			+			+	+		+	+	+	+	+	[16], [15], [18], [28]
C <sub>18:5n-3</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>20:5n-3</sub>			+	+	+		+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>21:5n-3</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>22:5n-3</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>22:5n-6</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>24:5n-6</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
C <sub>22:6n-3</sub>			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		+	+		[16], [17], [18], [23], [28]
C <sub>24:6n-3</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
фуранові кислоти			+	+	+			+					+	+					[16], [17], [18], [23]
6,11-C <sub>18:2</sub>										+									[40]
10,13-C <sub>18:2</sub>									+										[40]
9,11-C <sub>18:2</sub>									+										[40]
cis-9 cis-12-C <sub>18:2</sub>									+	+									[40]
5,13-C <sub>20:2</sub>				+	+									+					
10,13-C <sub>20:2</sub>									+	+									[40]
11,13-C <sub>20:2</sub>										+									[40]

продовження таблиці 1																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
11,14-C <sub>20:2</sub>									+										[40]
5,11-C <sub>20:2</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
7,13-C <sub>22:2</sub>				+	+			+	+	+	+	+		+		+	+		[16], [17], [28], [40]
7,15-C <sub>22:2</sub>			+	+	+			+	+	+	+	+		+		+	+		[16], [17], [28], [40]
9,12,15-C <sub>18:3</sub>									+	+									[40]
5,11,14-C <sub>20:3</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
7,10,13-C <sub>20:3</sub>									+										[18]
9,12,15-C <sub>22:3</sub>				+	+				+					+					[16], [17], [40]
7,10,13,16-C <sub>22:4</sub>									+	+									[40]
5,11,14,17-C <sub>20:4</sub>			+	+	+			+			+	+		+		+	+		[16], [17], [18], [28]
5,8,11,14-C <sub>20:4</sub>									+	+									[40]
7,10,13,16,19-C <sub>20:5</sub>									+	+									[40]
5,8,11,14,17-C <sub>20:5</sub>									+	+									[40]
7,10,13,16,19-C <sub>22:5</sub>									+										[40]
4,7,10,13,16,19-C <sub>22:6</sub>									+	+									[40]
НМРЖК C <sub>20:2</sub>	+	+					+	+						+		+		+	[15], [23]
НМРЖК C <sub>22:2</sub>	+	+													+			+	[15]

Примітка: + – наявність жирної кислоти; \* – невідоме положення подвійного зв'язку (ів), яке було визначено за часом утримування і значенням молекулярного іону метилового ефіру. а – Визначені тільки на підставі часу утримування і мас-спектри метилового ефіру. б – ймовірно, 18:4n-6, але положення подвійних зв'язків не підтверджено GC/MS

Встановлено наявність нетипових жирних кислот C<sub>19:4</sub>, C<sub>18:5n-3</sub>, C<sub>24:4n-6</sub>, C<sub>24:5n-6</sub>, C<sub>24:6n-3</sub> та фуранових кислот [15;17;18]. В *L. fragilis*, серед НЖК, найвищі кількісні значення відзначено для пальмітинової кислоти (20,74%) у нейтральній ліпідній фракції. Гліко- і фосфоліпідні фракції мали невелику кількість насичених жирних кислот – від 7 до 9%. У нейтральній фракції ліпідів також знайдено найбільшу кількість МНЖК, що становили понад 40% усіх ідентифікованих ЖК. Крім цього, зареєстровано велику розмаїтість *iso*- й *anteiso*-форм ЖК, серед яких визначено 7 *iso*- і 4 *anteiso* кислоти. Серед МНЖК показано наявність чотирьох ізомерів, у тому числі транс-один для 16-вуглецевої кислоти та 5 ізомерів для кожної з 18-, 20- і 22-карбонових кислот. Серед дієнових кислот визначено НМРЖК, причому в нейтральній фракції їх вміст становив не більше 1%. ПНЖК в основному зосереджені в фосфо- і гліколіпідних фракціях на рівні понад 50%. Суми арахідонової та ейкозапентаєнової кислот зустрічались лише у фосфо-і гліколіпідних фракціях та знаходились в діапазоні від 5,5 до 11% [17].

У *B. oviformis* та *B. baicalensis* частка НЖК варіювала від 17,14 до 18,20% у загально-ліпідній фракції [18]. Серед НЖК основними визначено C<sub>14:0</sub>, C<sub>16:0</sub> та C<sub>18:0</sub>. Окрім того, у значних кількостях виявлено МНЖК – від C<sub>14:0</sub> до C<sub>24:1n-9</sub>. Кислоти C<sub>18</sub>, C<sub>20</sub> та C<sub>22</sub> мали по 5 ізомерів, а C<sub>16:1</sub> – 4: n-5, n-7, n-9 і 3-trans-C<sub>16:1</sub>. МНЖК (28 ЖК) від C<sub>14</sub> до C<sub>24</sub> виявлено у кількостях менших за 1%, у той час як вміст C<sub>16:1n-9</sub>, C<sub>18:1n-9</sub>, C<sub>20:1n-9</sub> та C<sub>22:1n-9</sub> у *B. oviformis* та *B. baicalensis* перевищував 1%. Визначено 14 дієнових ЖК, серед яких 0,8% становили НМРЖК – 5,11-C<sub>20:2</sub>, 5,13-C<sub>20:2</sub>, 7,13-C<sub>22:2</sub> і 7,15-C<sub>22:2</sub>. Стосовно ПНЖК, то серед них за кількісним вмістом домінували C<sub>18:4n-3</sub>, C<sub>18:4n-6</sub>, C<sub>20:3n-3</sub> і C<sub>24:4n-6</sub> [18].

Встановлено, що у *M. baicalensis* та *M. piligera* з оз. Байкал за кількісним вмістом переважають ПНЖК [15]. Частка насичених жирних кислот у досліджених видів варіювала від 43,93 до 41,16% у нейтральних ліпідах. Основними насиченими кислотами у цих видів є C<sub>14:0</sub>, C<sub>16:0</sub> і C<sub>18:0</sub>. Серед полієнових кис-

лот виявлено високий відсоток основних кислот C<sub>18:3n-3</sub>, C<sub>18:3n-6</sub> і C<sub>20:4n-6</sub> в фосфоліпідній і гліколіпідній фракції; серед насичених кислот було виявлено високий відсоток *iso*- (3,56-4,25%) і *anteiso*- (2,02 і 2,75%) кислот у нейтральних фракціях [15].

Аналіз літературних джерел показав, що переважну більшість досліджень жирно-кислотного складу прісноводних молюсків здійснено на цілісному організмі, а тканинно-органний розподіл цих сполук досліджено лише частково. Як відомо, якісний склад жирних кислот у клітинах різних тканин та органів суттєво відрізняється, і чим складніша функція органу, тим більше довголанцюгових ПНЖК міститься у клітинах тканин, що його складають. Досліджено розподіл жирних кислот і жирних альдегідів у мантиї, нозі та «травній залозі» *B. bengalensis* і *P. globosa* [40]. Основними ЖК цих молюсків є насичені кислоти (48–60%), у той час як частка МНЖК та ПНЖК становить лише 18–30% та 21–33% відповідно. Також у «травній залозі» обох видів ідентифіковано циклопропанові жирні кислоти [40], широко розповсюджені в організмі бактерій та риб [12, 14]. У мантиї *B. bengalensis* і *P. globosa* зареєстровано приблизно рівні кількості насичених (50,0 та 48,33%), мононенасичених (18,90 та 18,84%) та поліненасичених (31,10 та 33,01%) жирних кислот, у той час як в нозі обох видів відмічено різні кількісні показники вмісту НЖК (44,4% у *B. bengalensis* та 52,74% у *P. globosa*) та МНЖК (29,40 та 20,84% для обох видів відповідно) та значення одного порядку ПНЖК (26,20 та 26,42%). Таку ж динаміку відмічено і для гепатопанкреасу.

Серед НЖК у мантиї, нозі та гепатопанкреасі *B. bengalensis* і *P. globosa* переважають міристинова (C<sub>14:0</sub>), пальмітинова (C<sub>16:0</sub>) і стеаринова (C<sub>18:0</sub>) кислоти, причому максимальні показники отримано для пальмітинової кислоти, зміна кількісного вмісту якої в мантиї і гепатопанкреасі зумовлює зміну вмісту сумарних НЖК. Так, кількість C<sub>16:0</sub> в *B. bengalensis*

становить відповідно 23,40, 24,90 і 26,30% у гепатопанкреасі, нозі і мантиї. Окрім того, у гепатопанкреасі *B. bengalensis* та *P. globosa* відзначено високі показники 4,8,12-триметил- $C_{13:0}$  кислоти. Серед МНЖК переважають *cis*-9- $C_{18:1}$  жирні кислоти, які в основному знайдені в гепатопанкреасі обох молюсків – 17,50% у *B. bengalensis* та 12,82% у *P. globosa*. У гепатопанкреасі *P. globosa* максимальні показники 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 гексаєнної кислоти [40]. Ліпідний вміст травної залози визначено і для *Pila globosa* [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. Масконет-конг (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 лінолевої (2,7-4,1%) і арахідонової кислоти (приблизно у 12% у обох *Physa* і *Cipangopaludina* і у 8% в *Elimia*), однак, відсотковий вміст ДГК (докозагексаєнної кислоти) ( $C_{22:6n-3}$ ) був нижчим у порівнянні з вмістом ЕПК (ейкозапентаєнної кислоти) ( $C_{22:5n-3}$ ). Вміст НМРЖК ( $C_{20:2}$ ), які характерні, як правило, для морських молюсків, 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 ейкозапентаєнної кислот в організмі цих молюсків не є не-

звичним, оскільки ці кислоти були зареєстровані як основні жирні кислоти у *Biomphalaria glabrata* і іншими дослідниками [15; 23]. Відмінності у жирно-кислотних профілях цих трьох молюсків, ймовірно, відображають внутрішні відмінності у ліпідному складі кожного виду. Окрім цього зауважено, що використані в експерименті молюски *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-молюсків [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 молюсків *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. oviformus* та *B. baicalensis*.

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

Динаміка якісного складу цих сполук у тканинах та органах молюсків 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 молюсків 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. Тойволен, 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. Смолянинов К.Б. Метаболизм полиненасыщенных жирных кислот / К.Б. Смолянинов // Биология животных. – 2002. – Т. 4, № 1–2. – С. 16–31.
7. Фокина Н. Н. Биохимические адаптации морских двусторчатых 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., Schileiko A.A., Sysoev A.V.]. – 2010. – 330 c. Downloadable at:
12. [http://www.ruthenica.com/documents/Continental\\_Russian\\_molluscs\\_ver 2-3-1.pdf](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  $\omega$ -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. 819–35.
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 *Nitzschia 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, R.K. 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