

УДК 574.5+(581.19: 547.9+543.42)

ЭКОСИСТЕМНОЕ И ИНДИКАТОРНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В СОСТАВЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНОГО МЕТАБОЛОМА ВОДНЫХ МАКРОФИТОВ

© 2024 г. Е. А. Курашов^{a, b, *}, Ю. В. Крылова^{a, b}, А. М. Чернова^a,
В. В. Ходонович^{b, c}, Е. Я. Явид^b

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^bИнститут озероведения Российской академии наук, Санкт-Петербургский
Федеральный исследовательский центр РАН, Санкт-Петербург, Россия

^cСанкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии им. Л.С. Берга, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2023 г.

После доработки 07.09.2023 г.

Принята к публикации 15.09.2023 г.

Впервые проведена проверка гипотезы, что при антропогенном воздействии (эвтрофирование и загрязнение) водные макрофиты синтезируют и включают в состав своего низкомолекулярного метаболома меньше жирных кислот (по составу и содержанию), чем в чистых, ненарушенных или малонарушенных водных местообитаниях (олиготрофные и мезотрофные условия). Имеющиеся данные свидетельствуют о снижении удельного продуцирования насыщенных и ненасыщенных жирных кислот макрофитами на единицу их биомассы с усилением процессов эвтрофирования и загрязнения в водных экосистемах. Данный факт имеет важное практическое значение, а именно, использование этой закономерности для индикаторной оценки антропогенного воздействия на водные экосистемы.

Ключевые слова: низкомолекулярный метаболом, жирные кислоты, водные макрофиты, антропогенное воздействие, эвтрофирование, цианобактерии, индикация экологического состояния

DOI: 10.31857/S0320965224050168, **EDN:** XQCWEJ

Известно, что жирные кислоты как активные аллелохимики очень важны для предотвращения опасных цианобактериальных “цветений” водных экосистем в процессе аллелопатического воздействия со стороны водных макрофитов (Nakai et al., 2005; Wang et al., 2014; Nezbyrta et al., 2022). Также особенно ненасыщенные жирные кислоты имеют огромное значение для здоровья человека, для обитателей водных и наземных экосистем, что определяет крайнюю важность проведения исследований в этой области для понимания закономерностей синтеза этих соединений и их перераспределения в водных и наземных экосистемах (Сушик, 2008; Gladyshev et al., 2009; Twining et al., 2015; Li et al., 2020).

При изучении распределения ненасыщенных жирных кислот в различных сообществах гидробионтов (за исключением макрофитов) М.И. Гладышев с соавт. (Gladyshev et al., 2009) обоснованно

постулировали, что антропогенно-индуцированные процессы, такие, как эвтрофирование и глобальное изменение климата могут качественно или количественно (или и то, и другое) приводить к снижению продуцирования и накопления ненасыщенных жирных кислот в водных экосистемах. Эти исследователи связали данное явление с тем, что, во-первых, эвтрофирование водных экосистем благоприятствует развитию цианобактерий, которые часто содержат очень мало (если вообще содержат) ненасыщенных жирных кислот, во-вторых, следствие повышения температуры в водных экосистемах — общий эффект снижения концентрации длинноцепочечных ПНЖК в липидах широкого круга водных организмов (Schlechtriem et al., 2006; Gladyshev et al., 2009).

Показано, что различные условия в водной экосистеме, например, обеспеченность биогенами или разные типы литоральных биотопов, влияют на вынос жирных кислот в наземные экосистемы, а также на эффективность их переноса

Сокращения: НМ — низкомолекулярный метаболом; ПНЖК — полиненасыщенные жирные кислоты.

от фитопланктона к планктонным ракообразным (Scharnweber et al., 2020; Бусева и др., 2021). При этом, можно ожидать, что стресс-факторы окружающей среды (включая антропогенные) совместно с изменением климата могут изменять сообщества водорослей и снижать поступление ПНЖК в водные пищевые сети (Bandara et al., 2023).

Птероэвтрофирование от колоний птиц также может приводить к снижению содержания жирных кислот (в том числе ПНЖК) в сестоне и зоопланктоне (Крылов и др., 2011). В большом числе исследований, включая приведенные выше, обсуждается влияние антропогенно-индуцированных воздействий и климатических изменений на характер синтеза и перераспределения жирных кислот в водных экосистемах и выноса их в наземные экосистемы в связи с изменениями, в основном, в водорослевых сообществах и сестоне. При этом, водные макрофиты как активные продуценты жирных кислот остаются за пределами этого обсуждения.

Учитывая приведенные факты об изменении синтеза и накопления жирных кислот в сестоне, фито- и зоопланктоне при эвтрофировании и используя имеющиеся данные по составу НМ различных макрофитов, нами проверена гипотеза, что при антропогенном воздействии (эвтрофировании и загрязнении), водные макрофиты (не исследованные в этом отношении ранее) синтезируют и включают в состав своего НМ меньше жирных кислот (по составу и содержанию), чем в чистых, ненарушенных или малонарушенных водных местообитаниях (олиготрофные и мезотрофные условия). Соответственно, при антропогенных воздействиях или других процессах, приводящих к увеличению уровня трофии можно ожидать, что в водной экосистеме будет создаваться дефицит жирных кислот, продуцируемых макрофитами, и уменьшаться их перенос по цепям питания от живых и отмерших макрофитов, в том числе и в наземные экосистемы. Например, лягушки-чесночницы (можно предположить, что и все лягушки) содержат большое количество жирных кислот (Bashinskiy et al., 2023). Головастики в водоемах в значительной степени потребляют растительный материал, который может состоять из свежих и опавших, разлагающихся листьев макрофитов, а также растительного детрита (Alford, 1999; Altig et al., 2007; Iwai, Kagaya, 2007). Если в макрофитах будет уменьшаться содержание жирных кислот, то это нарушит и уменьшит их поток, в частности, в наземные экосистемы через амфибий, а также предположительно и через других водных и околоводных организмов.

В табл. 1 представлены данные по числу и содержанию насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в составе НМ семи видов исследованных

нами макрофитов при различных условиях: в малонарушенных (олиго-мезотрофных) литоральных местообитаниях и нарушенных антропогенным воздействием (эвтрофных/загрязняемых). В качестве эвтрофных/загрязняемых биотопов/водоемов рассматривали различные литоральные биотопы: в Ладожском озере; озеро с изменяющимся трофическим состоянием (мезотрофное/эвтрофное) в Волго-Ахтубинской пойме; участок оз. Кузнечное на Карельском перешейке с повышенным антропогенным воздействием в зоне добычи гранита (Kurashov et al., 2018; Крылова и др., 2023).

Показано, что в антропогенно нарушенных биотопах/водоемах происходит снижение числа и содержания в НМ макрофитов насыщенных и ненасыщенных жирных кислот. Важны данные, полученные по *Lobelia dortmanna*, виду, который не произрастает в водоемах, подверженных антропогенному загрязнению. В условиях олиготрофного озера *Lobelia dortmanna* продемонстрировала высокое содержание жирных кислот в составе своего НМ по числу и их концентрации в единице биомассы (табл. 1).

Наиболее показательны данные по *Potamogeton perfoliatus* и *Ceratophyllum demersum*, полученные из одного и того же водоема, но при разном уровне трофности (табл. 1). В первом случае наблюдали пространственные различия биотопов с разным уровнем эвтрофирования и загрязнения (Крылова и др., 2023), во втором был один и тот же водоем, но с разным трофическим состоянием в разные годы (Kurashov et al., 2018). Данные по горцу земноводному *Persicaria amphibia*, полученные из Ладожского озера, оказались не столь показательны, поскольку различия между исследованными биотопами по антропогенному воздействию были не столь значительны (Крылова и др., 2020). В наиболее нарушенном биотопе абсолютное содержание всех жирных кислот в составе НМ *P. amphibia* было почти в 3 раза ниже, чем в менее нарушенных биотопах. Также значительные различия наблюдали в содержании и насыщенных, и ненасыщенных жирных кислот.

Можно предположить, что сокращение синтеза жирных кислот водными макрофитами при антропогенно-индуцированных стрессах и повышении трофии водных местообитаний означает ослабление сопротивляемости водной экосистемы к экспансии цианобактерий и развитию опасных "цветений", поскольку многие жирные кислоты являются активными аллелохемиками — подавляют и ограничивают развитие фитопланктона, включая цианобактерий (Li et al., 2020; Kurashov et al., 2021; Zhu et al., 2021).

Важность жирных кислот, синтезируемых макрофитами, которые поступают в пищевые сети водоема, а затем способны перераспределяться

Таблица 1. Число и содержание жирных кислот в НМ водных растений при различных уровнях антропогенного воздействия.

Вид макрофитов	Местообитание	I			II		
		N	C1	C2	n	C1	C2
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	Олиготрофное озеро в Вологодской обл., РФ	11 (8; 3)	49.59 (40.06; 9.53)	98.57 (79.63; 18.94)	В эвтрофных условиях и при загрязнении не встречается		
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	Литоральные местообитания в Ладожском озере	4–9 (4–7; 0–2)	20.8–30.7 (12.0–22.5; 0–18.7)	19.44–55.79 (14.2–47.0; 0–22.07)	2–3 (1–3; 0–1)	1.3–5.9 (1.0–5.9; 0–0.3)	0.41–2.22 (0.32–2.22; 0–0.1)
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Delarbre	Литоральные местообитания в Ладожском озере	8 (5; 3)	50.1–60.6 (35.4–48.9; 11.7–14.7)	73.7–77.6 (52.2–62.6; 15.0–21.5)	7 (4; 3)	51.3 (34.6; 16.7)	21.26 (14.35; 9.91)
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Озеро с изменяющимся трофическим состоянием (мезотрофное/эвтрофное) в Волго-Ахтубинской пойме	4 (2; 2)	14.6 (8.5; 6.1)	8.6 (5.02; 3.58)	2 (1; 1)	0.27 (0.22; 0.05)	0.09 (0.07; 0.02)
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Олиготрофное оз. Узкое (Карельский перешеек); загрязнявшийся Щучий залив Ладожского озера)	15–18 (8–10; 7–8)	49.5–52.9 (16.6–20.5; 29.0–36.3)	142.0–320.4 (58.8–100.3; 83.2–220.1)	9 (4; 5)	26.18 (15.4; 10.78)	50.2 (29.5; 20.7)
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	Пойменные озера заповедной зоны Волго-Ахтубинской поймы; загрязняемая Волховская губа Ладожского озера	3–5 (2–4; 1)	29.27–39.91 (26.76–38.47; 1.44–2.51)	46.41–59.47 (33.77–54.37; 5.1–12.64)	2 (2; 0)	9.86 (9.86; 0)	8.66 (8.66; 0)
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm	Северная часть оз. Кузнечного; оз. Кузнечное в зоне добычи гранита	8 (5; 3)	83.59 (39.42; 44.17)	338.91 (159.39; 179.52)	9 (3; 6)	69.4 (44.56; 24.84)	160.83 (103.25; 57.58)

Примечание. n – число жирных кислот, в скобках – число насыщенных; число ненасыщенных. C1 – процентное содержание от суммы всех низкомолекулярных органических соединений НМ (дано суммарное содержание, в скобках – насыщенных; ненасыщенных. I – малонарушенные (олиго-мезотрофные) литоральные местообитания; II – нарушенные антропогенным воздействием (эвтрофные/загрязняемые).

и в наземные экосистемы определяется также фактом, что эти жирные кислоты могут служить прекурсорами для внутреннего биосинтеза физиологически важных соединений. Например, синтезируемая водными макрофитами в значительном количестве α-линоленовая кислота является пищевым предшественником для синтеза докозагексаеновой кислоты (n-3 длинноцепочечная ПНЖК) (Twining et al., 2021). Экосистемная интенсивность данного процесса также может уменьшиться в результате эвтрофирования/загрязнения водоемов.

Показано, что если оценивать общий количественный выход ПНЖК из пелагических экосистем, то их максимальный выход ($г \times км^{-2} \times год^{-1}$), связанный с уловами рыб, приходится на мезотрофные, а не олиготрофные или эвтрофные водные экосистемы (Gladyshev, 2018; Gladyshev, Sushchik, 2019). Кроме того, было отмечено, что за счет высокого развития других групп водорослей в холодное время года, помимо цианобактерий, которые развиваются в основном летом, в экоси-

стемах мезотрофного типа может не происходить снижения продукции ПНЖК на единицу площади или объема водной экосистемы в единицу времени, а уменьшается относительное содержание ПНЖК на единицу сестонового органического углерода или биомассы рыб (Gladyshev, Sushchik, 2019). Возможно, подобная ситуация будет справедлива и в отношении продуцирования жирных кислот макрофитами. Однако доказательство этого положения требует специальных исследований по оценке ресурсов различных макрофитов в водоемах различного трофического типа и, соответственно, продуцирования ими ресурсов жирных кислот в различных водных экосистемах, что является важной задачей для будущих исследований. В настоящее время можно лишь определенно говорить о снижении удельного продуцирования жирных кислот макрофитами на единицу их биомассы с усилением процессов эвтрофирования и загрязнения в водных экосистемах. Данное положение имеет важное практическое применение – использование этой закономерности для индика-

торной оценки антропогенного воздействия на водные экосистемы.

Поскольку конкретный состав НМ водных макрофитов зависит от его реакции на биотические и абиотические факторы водной среды, включая антропогенный (Kurashov et al., 2014), то выявленные особенности изменения жирнокислотного состава НМ, по крайней мере, тех видов макрофитов, которые представлены в табл. 1, открывают возможность использовать их в качестве интегрального индикатора антропогенного воздействия на водные экосистемы и ухудшения их экологического состояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, уменьшение числа и абсолютного содержания насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в НМ макрофитов какого-либо водоема в ходе мониторинговых исследований может свидетельствовать, что данная водная экосистема подвергается увеличивающемуся антропогенному прессу (эвтрофированию или загрязнению). Возможно, выявленная закономерность будет характерна не для всех видов водных макрофитов в силу особенностей их индивидуальных биологических и экологических свойств, в частности, устойчивости к стрессовым факторам (в том числе антропогенным). Это определяет необходимость более широких исследований состава НМ водных макрофитов с расширением списка изучаемых видов в различных экологических условиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 22-24-00658, <https://rscf.ru/project/22-24-00658>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бусева Ж.Ф., Гладышев М.И., Сущик Н.Н. и др. 2021. Эффективность переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к планктонным ракообразным мезотрофномоз. Обстерно (Беларусь) // Биология внутр. вод. № 4. С. 367. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030037>
- Крылов А.В., Гладышев М.И., Косолапов Д.Б. и др. 2011. Влияние колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) на планктон малого озера и содержание в нем незаменимых полиненасыщенных жирных кислот // Сиб. экол. журн. Т. 18. № 1. С. 59.
- Крылова Ю.В., Курашов Е.А., Русанов А.Г. 2020. Сравнительный анализ компонентного состава низкомолекулярного метаболома горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) Delarbre) из разнотипных местообитаний в Ладожском озере // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 95. <https://doi.org/10.17076/lim1141>
- Крылова Ю.В., Курашов Е.А., Протопопова Е.В. и др. 2024. Состав низкомолекулярного метаболома *Potamogeton perfoliatus* L. как индикатор трансформации экологического состояния литоральной зоны // Биология внутр. вод. № 4 С. (С. 355.).
- Сущик Н.Н. 2008. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общ. биол. Т. 69. № 4. С. 299.
- Alford R.A. 1999. Ecology: resource use, competition, and predation // Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Altig R., Whiles M.R., Taylor C.L. 2007. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats // Freshwater Biol. V. 52. P. 386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.016>
- Bandara T., Brugel S., Andersson A. et al. 2023. Retention of essential fatty acids in fish differs by species, habitat use and nutritional quality of prey // Ecol. Evol. V. 13. № 6. e10158. <https://doi.org/10.1002/ece3.10158>
- Bashinskiy I.W., Dgebuadze Yu.Yu., Sushchik N.N. et al. 2023. Spadefoot Pelobates vespertinus (Amphibia, Pelobatidae) as a transmitter of fatty acids from water to land in a forest-steppe floodplain // Sci. Tot. Environ. V. 877. P. 162819. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162819>
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N. 2019. Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: assumptions and challenges // Biomolecules. V. 9. № 9. P. 485. <https://doi.org/10.3390/biom9090485>
- Gladyshev M.I., Arts M.T., Sushchik N.N. 2009. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems // Lipids in Aquat. Ecosyst. P. 179. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_8
- Gladyshev M.I. 2018. Quality and quantity of biological production in water bodies with different concentration of phosphorus: case study of eurasian perch // Dokl. Biochem. and Biophys. V. 478. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1134/s1607672918010015>
- Iwai N., Kagaya T. 2007. Positive indirect effect of tadpoles on a detritivore through nutrient regeneration // Oecologia. V. 152. P. 685. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0682-6>
- Kurashov E., Krylova J., Protopopova E. 2021. The Use of allelochemicals of aquatic macrophytes to suppress the development of cyanobacterial "blooms" // Plankton Communities. London: IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.95609>
- Kurashov E.A., Krylova J.V., Mitrukova G.G. et al. 2014. Low-molecular-weight metabolites of aquatic macrophytes growing on the territory of Russia and their role in hydroecosystems // Contemp. Probl. Ecol. V. 7. № 4. P. 433. <https://doi.org/10.1134/S1995425514040064>
- Kurashov E.A., Mitrukova G.G., Krylova J.V. 2018. Inter-annual variability of low-molecular metabolite composition in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllace-

- ae) from a Floodplain lake with a changeable trophic status // *Contemp. Probl. Ecol.* V. 11. № 2. P. 179. <https://doi.org/10.1134/S1995425518020063>
- Li B., Yin Y., Kang L. et al. 2020. A review: Application of allelochemicals in water ecological restoration – algal inhibition // *Chemosphere.* P. 128869. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.128869>
- Nakai S., Yamada S., Hosomi M. 2005. Anti–cyanobacterial fatty acids released from *Myriophyllum spicatum* // *Hydrobiologia.* V. 543. P. 71–78. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-6822-7>
- Nezbrytska I., Usenko O., Konovets I. et al. 2022. Potential use of aquatic vascular plants to control cyanobacterial blooms: a review // *Water.* V. 14. № 11. P. 1727. <https://doi.org/10.3390/w14111727>
- Scharnweber K., Chaguaceda F., Dalman E. et al. 2020. The emergence of fatty acids – aquatic insects as vectors along a productivity gradient // *Freshwater Biol.* V. 65. P. 565. <https://doi.org/10.1111/fwb.13454>
- Schlechtriem C., Arts M.T., Zellmer I.D. 2006. Effect of temperature on the fatty acid composition and temporal trajectories of fatty acids in fasting *Daphnia pulex* (Crustacea, Cladocera) // *Lipids.* V. 41. № 4. P. 397. <https://doi.org/10.1007/s11745-006-5111-9>
- Twining C.W., Brenna J.T., Hairston N.G. et al. 2015. Highly unsaturated fatty acids in nature: what we know and what we need to learn // *Oikos.* V. 125. № 6. P. 749. <https://doi.org/10.1111/oik.02910>
- Twining C.W., Parmar T.P., Mathieu-Resuge M. et al. 2021. Use of fatty acids from aquatic prey varies with foraging strategy // *Frontiers in Ecol. and Evol.* <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.735350>
- Zhu X., Dao G., Tao Y. et al. 2021. A review on control of harmful algal blooms by plant-derived allelochemicals // *J. Hazardous Mat.* V. 401. P. 123403. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123403>
- Wang H.Q., Zhu H.J., Zhang L.Y. et al. 2014. Identification of antialgal compounds from the aquatic plant *Elodea nuttallii* // *Allelopathy J.* V. 34. P. 207.

On the Ecosystem and Indicator Significance of Fatty Acids in the Composition of the Low-Molecular Metabolom of Water Macrophytes

E. A. Kurashov^{1,2,*}, J. V. Krylova^{1,2}, A. M. Chernova¹, V. V. Khodonovich^{2,3}, E. Ya. Yavid²

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzsky raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*Institute of Lake Science of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

³*St. Petersburg Branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography” named after L.S. Berg, St. Petersburg, Russia*

*e-mail: evgeny_kurashov@mail.ru

The hypothesis that aquatic macrophytes produce and include in their low molecular weight metabolome fewer fatty acids (in composition and content) under anthropogenic impact (eutrophication and pollution) than in clean, undisturbed, or slightly disturbed aquatic habitats (oligotrophic and mesotrophic conditions) was tested for the first time. The available data really give grounds to definitely speak about a decrease in the specific production of saturated and unsaturated fatty acids by macrophytes per unit of their biomass with an increase in the processes of eutrophication and pollution in aquatic ecosystems. The use of this pattern for the indicator assessment of anthropogenic influence on aquatic ecosystems is a significant practical application of this regularity.

Keywords: low molecular weight metabolome, fatty acids, aquatic macrophytes, anthropogenic impact, eutrophication, cyanobacteria, indication of the ecological state