

УДК 582.26.27:579:577.1

М.М. БАСОВА

Ин-т биологии южных морей НАН Украины,
Украина, 99011 Севастополь, пр. Нахимова, 2

**ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
МИКРОВОДОРОСЛЕЙ**

Проведен анализ литературных данных об изучении жирнокислотного состава липидов микроскопических водорослей в зависимости от условий их культивирования. 45 видов морских и солоноватоводных микроводорослей, принадлежащих к 7 классам, рекомендованы для промышленного культивирования с целью получения полиненасыщенных жирных кислот, необходимых в медицине, питании человека и животных.

Ключевые слова: микроводоросли, липиды, полиненасыщенные жирные кислоты.

Введение

Одноклеточные микроскопические водоросли (МКВ) обитают во всех водоемах планеты и широко распространены в природе. В водных экосистемах водоросли (фитопланктон, фитобентос) являются основными продуцентами органического вещества и именно этой группе организмов принадлежит доминирующая роль в формировании "глобальной первичной продукции" (Раймонт, 1983; Саут, Уиттик, 1990).

Одним из важнейших компонентов живого органического вещества являются липиды, в значительной степени определяющие структурно-функциональные особенности и энергетический потенциал как клетки, так и организма в целом. В составе липидов выделяют группу соединений – полиненасыщенные жирные кислоты, которые синтезируются только МКВ и незаменимы в рационе человека и животных. Поэтому изучение жирнокислотного состава липидов МКВ, и в частности фитопланктона, являющегося практически единственным источником незаменимых и важных биологически активных веществ – ПНЖК, представляет значительный интерес (Brockerhoff et al., 1968; Раймонт, 1983; Takahashi et al., 1985; Falk-Petersen et al., 1987; Henderson, Tocher, 1987; Bourdier, Amblard, 1989; Desvillrtes et al., 1994; Graeve et al., 1994; Sargent et al., 1995).

Исключительно важная биологическая роль ПНЖК способствует активному развитию в мире новых биотехнологий культивирования МКВ для получения и использования в промышленных масштабах ценных медицинских препаратов, продуктов питания, живых кормов для марикультуры и т.д. (Cohen, 1990, 1991, 1995; Ahlgren et al., 1992; Grima et al., 1993; Becker, 1994; Reitan et al., 1994; Renaud et al., 1994; Chen, 1996; Cohen, 1997; Braud, 1998; Durand-Chastel, 1999; Jiang et al., 1999).

В живом организме липиды выполняют энергетическую, транспортную, защитную функцию и являются важнейшими структурными компонентами кле-

точных мембран. У разных МКВ, в зависимости от видовой принадлежности и условий культивирования, содержание общих липидов в расчете на сухую массу варьирует от 2 до 44% (табл. 1). Минимальные величины этого показателя отмечены у синезеленых водорослей (представители родов *Anabaena* и *Oscillatoria* – около 2%, у *Spirulina* – 6-7%), а максимальные – у диатомовых водорослей 35-44% (Сиренко, Козицкая, 1988; Alvares-Cobelas, 1989; Cohen, 1997; Durand-Chastel, 1999). Известно, что при культивировании содержание липидов у многих видов МКВ максимально на стационарной фазе роста (Taub, Dollar, 1965; Materasi et al., 1980; Shifrin, Chisholm, 1981).

Фракционный состав липидов некоторых видов МКВ представлен в табл. 2, условия культивирования – в работе М.М. Басовой (2003). Среди главных липидных фракций МКВ – полярные липиды – фосфолипиды (ФЛ) и гликолипиды, являющиеся основными компонентами мембран, и нейтральные резервные липиды – триацилглицерины (ТАГ), в которых аккумулируются жирные кислоты для энергетического обеспечения процессов клеточного деления, мембранного статуса и других метаболических превращений (Dunstan et al., 1992). У большинства МКВ в составе тотальных липидов преобладают полярные липиды, включающие, помимо ФЛ и гликолипидов, также хлорофиллы. Так, у представителей *Chlorophyceae Dunaliella tertiolecta* и *Nannochloris atomus* содержание полярных липидов достигает 94-99%, у *Tetraselmis suecica* (*Prasinophyceae*) – 91,5% (см. табл. 2). Содержание ТАГ у некоторых МКВ составляет 85% суммарных липидов (Lewin, Cheng, 1989). Продуктируемые липиды сначала накапливаются в виде ТАГ и в основном синтезируются из CO₂, но небольшое их количество образуется из нелипидных компонентов (Roessler, 1990). У отдельных видов, в основном у некоторых представителей диатомовых, содержание полярных и главных резервных липидов – ТАГ примерно одинаково.

Таблица 1. Суммарные липиды некоторых родов и видов микроводорослей (% сухого вещества)

Класс (Identifying, 1987; Водоросли ..., 1989)	Вид	Содержание липидов, %	Литературный источник
1	2	3	4
Cyanophyceae	<i>Anabaena</i>	2-18	Сиренко, Козицкая, 1988
	<i>Amorphonostoc</i>	3,3-7,6	Сиренко, Козицкая, 1988
	<i>Aphanizomenon</i>	3,7	Сиренко, Козицкая, 1988
	<i>Caloixis</i>	3,3-7,6	Сиренко, Козицкая, 1988
	<i>Oscillatoria</i>	2-18	Сиренко, Козицкая, 1988
	<i>Sphaeronostoc</i>	3,3-7,6	Сиренко, Козицкая, 1988
	<i>Stratonostoc</i>	3,3-7,6	Сиренко, Козицкая, 1988
	Род <i>Spirulina</i>	16,6 7,2-12 6-13	Tornabene, 1985 Duran-Chastel, 1999 Cohen, 1997
Dinophyceae	<i>Fragilidium</i> sp.	13	Mansour et al., 1999a, b
	<i>Gymnodinium</i> sp.	13	Mansour et al., 1999a, b
	<i>G. sanguineum</i>	6	Pillsbury, 1985
	<i>Heterocapsa pygmaea</i>	13	Pillsbury, 1985
	<i>Prorocentrum minimum</i>	12	Pillsbury, 1985
	<i>Scrippsiella</i> sp.	16	Mansour et al., 1999a, b
	<i>Symbiodinium microadriaticum</i>	15	Mansour et al., 1999a, b

окончание табл. 1

1	2	3	4
<i>Chrysophyceae</i>	<i>Emiliania huxleyi</i>	23	Pillsbury, 1985
	<i>Isochrysis galbana</i>	23	Jeffrey et al., 1994
	<i>Isochrysis</i> sp. 1	20	Jeffrey et al., 1994
	<i>Isochrysis</i> sp. 2	15	Jeffrey et al., 1994
	<i>I. galbana</i>	30	Hua-Xueming et al., 1998
	<i>I. galbana</i>	29,8	Fernandes-Reiriz et al., 1999
	<i>I. aff. galbana</i>	23	Pillsbury, 1985
	<i>I. galbana</i>	26,6	Li Hefang et al., 1998
	<i>Pavlova lutheri</i>	12	Jeffrey et al., 1994
	<i>P. lutheri</i>	8,8	Jeffrey et al., 1994
	<i>P. salina</i>	12	Jeffrey et al., 1994
	<i>P. viridis</i>	25,3	Hua-Xueming et al., 1998
	<i>Tetraselmis chui</i>	13,9	Dunstan et al., 1992
	<i>Micromonas pusilla</i> CS-98	13,3	Dunstan et al., 1992
	<i>M. pusilla</i> CS-170	10,9	Dunstan et al., 1992
	<i>Nannochloropsis salina</i>	16,9	Volkman et al., 1993
	<i>N. oculata</i> CS-216	8,2	Volkman et al., 1993
	<i>N. oculata</i> CS-179	11	Volkman et al., 1993
	<i>N. oculata</i> CS-246	13,2	Volkman et al., 1993
	<i>Pycnococcus provasoli</i>	16,7	Dunstan et al., 1992
	<i>Pyramimonas cordata</i>	11,7	Dunstan et al., 1992
	<i>P. cordata</i>	9,5	Brown et al., 1992
	<i>Navicula</i>	35-44	Барашков, 1972
	<i>N. closterium</i>	24,2-27,8	Барашков, 1972
	<i>Boryococcus</i>	23	Dunstan et al., 1992
	<i>Chlorella</i> sp.	10,4-16,2	Dunstan et al., 1992
	<i>Ch. protothecoides</i>	12,8	Dunstan et al., 1992
	<i>Chlorella</i> sp. CS-247	18,4	Dunstan et al., 1992
	<i>Chlorella</i> sp. CS-195	17,0	Dunstan et al., 1992
	<i>Dunaliella salina</i>	28,1	Renaud et al., 1994
	<i>D. tertiolecta</i>	7	Pillsbury et al., 1985
	<i>Stichococcus</i>	9,9	Dunstan et al., 1992
	<i>Stichococcus</i> sp.	8,5	Dunstan et al., 1992
	<i>Porphyridium cruentum</i>	5,8-7,6	Reboloso Fuentes et al., 2000
	<i>P. cruentum</i>	9-14	Becker, 1994

В целом, в липидах МКВ доля более древних структурных липидов выше, что позволяет проследить эволюцию липидного компонента у разных экологических групп и таксонов.

Содержание полярных липидов и ТАГ, по сравнению с остальными липидными фракциями, практически у всех МКВ гораздо выше. Исключение составляют синезеленые водоросли. Так, у *Spirulina* sp. моногалактозилдиацилглицеролы, сульфохиновоцилдиацилглицеролы и фосфотидилглицерол составляют по 20-25%, на долю дигалактозилдиацилглицеролов приходится примерно 7-10%, в то время как на ТАГ – лишь 1-2% (Cohen, 1997).

Таблица 2. Фракционный состав липидов (% суммарных липидов) некоторых микроводорослей по Volkman et al., 1989, 1991; Dunstan et al., 1994; Fernandez-Reitz et al., 1999

Таксон	Углеводороды, эфиры стеринов и восков, воска	Триацил-глицерины	Неэстерифицированные жирные кислоты	Диацил-глицерины, стиролы и спирты	Полярные липиды (фосфолипиды, гликолипиды, хлорофиллы)
<i>Isochrysis</i> sp.	0,4	2,8	следы	0,2	83,0
<i>I. galbana</i> (T-ISO)	следы	44,6	0,7	0,8	53,9
<i>Pavlova lutheri</i> CS-182	0,2-0,5	4-5,8	следы	6,3	72,8-78,3
<i>P. salina</i> CS-49	0,4	1,2	0,8	3,1	88,6
<i>Pavlova</i> sp.	следы	6,6-10,7	следы	4,2-4,5	84,0-87,3
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	следы	1,9-9,3	0,9	2,1	84,7-94,3
<i>Nannochloris atomus</i>	следы	следы	0,4	1,0	98,6
<i>Tetraselmis suecica</i>	1,8	3,3	0,8	1,9	91,5
<i>Chroomonas salina</i>	3,5	21,9	1,9	4,9	67,8
<i>Coscinodiscus</i> sp.	—	11,9	—	2,3	84,3
<i>Rhizosolenia setigera</i>	—	7,1	9,4	3,1	72,4
<i>Amphiprora hyalina</i>	—	2,1	6,8	1,4	81,4
<i>Amphora</i> sp.	—	3,1	2,1	0,9	92,4
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	0,4	8,4	11,4	6,1	72,8
<i>C. gracilis</i>	1,3	34,0	14,4	6,0	44,2
<i>Cylindrotheca fusiformis</i>	—	2,5	2,9	2,1	90,7
<i>Fragilaria pinnata</i>	—	5,0	0,9	3,7	89,1
<i>Haslea ostrearia</i>	—	14,5	14,7	1,7	53,9
<i>Navicula</i> sp.	—	47,7	—	0,1	50,1
<i>Nitzschia closterum</i>	—	0,3	1,0	0,3	89,7
<i>Sceletonema clostatum</i>	0,8	1,3-4,5	7,9-17,4	0,7-1,7	63,6-84,6
<i>Thalassionema nitzschoides</i>	—	2,5	5,1	1,8	85,2
<i>Thalassiothrix heteromorpha</i>	—	5,9	25,9	3,6	59,4
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	1,2	14,4	1,1	2,8	80,4

Известно, что повышенное содержание НЭЖК обычно связано с окислением липидов в результате стресса, неправильного или долгого хранения фиксированного материала и т.д. Это не относится к некоторым диатомовым, у которых очень высокий уровень НЭЖК обусловлен особенностями состава культуральной среды (Volkman et al., 1989).

На сегодняшний день имеются многочисленные данные о ЖКК липидов отдельных представителей микроводорослей, но обзорные работы, включающие сведения по всем классам и видам микроводорослей при разных условиях культивирования, отсутствуют (Ackman et al., 1968; Chuecas, Riley, 1969; Барашков, 1972;

Scott, Middleton, 1979; Baynes et al., 1979a, b; Ben-Amotz et al., 1987; Volkman et al., 1989, 1991, 1998, 1999; Yongmanitchai, Ward, 1989; Delaunay et al., 1993; Berntsson et al., 1997; Mansour et al., 1999a, b).

Цель данной работы – анализ существующих литературных данных об изменении ЖКС липидов МКВ разной таксономической принадлежности под влиянием условий культивирования.

Жирнокислотный состав липидов

Он определен для достаточно большого количества МКВ, причем представители различных классов и видов МКВ различаются содержанием насыщенных, моноеновых и полиеновых жирных кислот (Басова, 2003).

Насыщенные жирные кислоты суммарных липидов МКВ составляют 13,6–58,9% суммы жирных кислот. Среди насыщенных жирных кислот большинства МКВ, как правило, преобладает пальмитиновая кислота (C16:0), ее содержание варьирует от 2,9 до 63%. Особенно высок ее уровень у синезеленых водорослей *Spirulina* (25,8–63,0%). Миристиновая кислота (C14:0) преобладает у некоторых видов класса *Prymnesiophyceae* и *Bacillariophyceae* – 20–32,7%. В целом уровень миристиновой кислоты колеблется в зависимости от таксономической принадлежности МКВ от 0,2 до 32,7%. У большинства видов МКВ содержание стеариновой кислоты (C18:0) составляет 0,1–16,3%, а лауриновой (C12:0) – около 0,1–8,6%. У *Thalassionema nitzsoides* и *Thalassiothrix heteromorpha* доминирующей является лауриновая кислота (23,3 и 28,9%), а пальмитиновая кислота составляет 6,6 и 2,9%. Кислоты C15:0 и C17:0 обычно присутствуют в незначительных количествах до 1–2%; C 24:0 встречается редко.

Моноеновые жирные кислоты МКВ в сумме составляют 2,1–46,1%. В зависимости от систематического положения МКВ доминирующими могут быть разные жирные кислоты. Пальмитоолеиновая кислота 16:1 ω 7, содержание которой варьирует от 0,5 до 44,8% суммы жирных кислот, преобладает у *Bacillariophyceae*, *Prasinophyceae*, *Prymnesiophyceae*. Кислота 16:1 ω 9 составляет 0,1–30,1% суммы жирных кислот. Наиболее высокое содержание этой кислоты у *Phaeodactylum tricornutum* (*Bacillariophyceae*) – 17,9–30,1%. Содержание олеиновой кислоты 18:1 ω 9 варьирует от 0,1 до 35,5%. У *Isochrysis* (*Prymnesiophyceae*) доля этой кислоты составляет 7,3–25,6%, а у *Tetraselmis* sp. (*Prasinophyceae*) – 25,4–35,5%, и олеиновая кислота является главной моноеновой кислотой. Кислота 18:1 может быть промежуточным звеном и предшественником для длинноцепочечных ПНЖК у диатомовых водорослей (Moreno et al., 1979). У большинства МКВ кислота 18:1 ω 7 или отсутствует, или ее содержание не выше 4,3%, за исключением *Pyramimonas cordata* и *Micromonas pusilla* (*Prasinophyceae*), где она преобладает – 14,8 и 10,8% соответственно. Содержание кислоты 16:1 ω 5 составляет 0,1–6,8%, у многих МКВ ее нет. Кислота 20:1 ω 9 не превышает 4,4%, у целого ряда видов не идентифицируется.

Входящие в состав липидов МКВ кислоты 16:0 и 16:1 ω 7, включаясь далее в пищевые цепи в океане, являются доминирующими у массовых гидробионтов – рыб (Morris, Culkin, 1976; Ackman, 1980). При этом неспецифические насыщенные жирные кислоты с разветвленной цепью аккумулируются в неизменном виде в липидах рыб, что позволяет оценить их кормовую базу и проследить возникновение пищевых цепей (Addison, Ackman, 1969; Ackman et al., 1976). Наряду с этим,

моноеновые жирные кислоты при дальнейшем продвижении по пищевой цепи устойчивы к воздействию оксидантов, легко перевариваются и адсорбируются в организме гидробионтов и могут быть синтезированы рыбами из ацетата посредством биоконверсии (Ackman, 1976; Минюк и др., 1997).

Наиболее функционально значимы в живом организме полиненасыщенные жирные кислоты, которые содержат две и более двойные связи.

Среди диеновых жирных кислот МКВ доминирует линолевая кислота 18:2 ω 6, содержание которой у разных видов составляет 0,1-24,3%. Особенно высоко содержание линолевой кислоты у *Spirulina platensis* (Cyanophyceae), *Tetraselmis suecica* (Prasinophyceae), а также у *Nannochloris atomus*, родов *Chlorella* и *Dunaliella* (Chlorophyceae) и *Porphyridium cruentum* (Bangiophyceae). Кислота 16:2 ω 7, если она идентифицируется в липидах того или иного вида МКВ, составляет 0,1-4,59%.

Для многих МКВ доминирующей триеновой кислотой является линоленовая кислота. Известно, что биосинтез С 18-кислот происходит двумя путями, один из которых приводит к образованию альфа-линоленовой (АЛК) 18:3 ω 3, другой – гамма-линоленовой кислоты (ГЛК) 18:3 ω 6 (Судьина, Лозовая, 1982). Для всех незеленых водорослей, за исключением *S. platensis*, некоторых грибов и всех высших растений характерен синтез АЛК, в то время как для животных – ГЛК. Водоросли могут образовывать АЛК или ГЛК в зависимости от условий выращивания.

У большинства рассмотренных нами видов МКВ ГЛК отсутствует или составляет 0,1-5,8%, за исключением *Isochrysis galbana* и *Dunaliella tertiolecta* с необычно высоким содержанием ГЛК – до 35,5%. В то же время, у *S. platensis* уровень ГЛК достигает 13-40,1% суммы жирных кислот. ГЛК концентрируется в ФЛ и особенно в галактолипидах *S. platensis* – до 92% всей ГЛК, в то время как в ТАГ ее не более 1,5% (Cohen, 1995, 1997). Традиционно *S. platensis* считается практически единственным источником этой уникальной кислоты среди МКВ (Romano, 2000). В то же время, высокое содержание ГЛК у *I. galbana* и *D. tertiolecta* позволяет отнести эти виды к перспективным для промышленного получения ГЛК.

Содержание АЛК 18:3 ω 3 составляет у разных МКВ 0,1-14,2%, однако у некоторых видов эта кислота не обнаружена. У *Anabaena spiroides*, *Dunaliella tertiolecta*, *Tetraselmis chui*, *Chlorella* и *Stichococcus* sp. уровень АЛК достигает 25,2-43,5% и рассматриваемая кислота доминирует среди триеновых. Показано, что линоленовая кислота является более хорошим субстратом, по сравнению с линолевой кислотой, для десатураз, поскольку в 10 раз быстрее линолевой преобразует ПНЖК в длинноцепочечные (Pascaud, 1993).

Функциональная роль ди- и триеновых жирных кислот у растений очень велика. Их наличие в определенной мере связано с уровнем организации фотосинтетического аппарата, что прослеживается уже у эволюционно продвинутых Cyanophyceae (Судьина, Лозовая, 1982). Показано, что преобладающая в хлоропластах линоленовая кислота обеспечивает, благодаря более низкой точке плавления по сравнению с другими липидами, более жидкое состояние липидной фазы мембран (Shorland, 1963). Приведенные данные позволяют предполагать непосредственное участие этой кислоты в формировании адаптационного ответа у водорослей и растений.

Содержание тетраеновой арахидоновой кислоты 20:4 ω 6 у большинства видов МКВ составляет 0,1-8,8%, тогда как у *Porphyridium cruentum*

(*Bangiophyceae*) – 14,5-25,4% (Ackman et al., 1968; Poisson et al., 2000). Уровень кислоты 18:4 ω 3 у многих видов достигает 9-26% и данная кислота доминирует (*Dinophyceae*, *Cryptophyceae*, *Chrysophyceae*, некоторые представители *Prymnesiophyceae*, *Prasinophyceae*). У многих *Bacillariophyceae* 18:4 ω 3 не обнаружена. Содержание кислоты 20:4 ω 3 у большинства рассмотренных видов МКВ не превышает 2-3%.

Эйкозапентаеновая кислота 20:5 ω 3 (ЭПК) составляет 0,1-43,2% у разных МКВ. У многих представителей класса *Prasinophyceae* (*Eustigmatos vischeri* sp., *Nannochloropsis*, *Vischeria*) содержание ЭПК достигает 15,4-43,2% и она является доминирующей среди пентаеновых жирных кислот. Содержание ЭПК у *Chaetoceros calcitrans* достигает 17% суммы жирных кислот, у *Rhodomonas* sp. – 24% (Langdon, Newell, 1996), у *Phaeodactylum tricorneratum* и *Cyclotella pseudostelligera* – 25-35,1% (Desvillettes et al., 1997; Alonso et al., 2000).

Содержание кислоты 18:5 ω 3 варьирует от 0,3 до 43,1%. У ряда МКВ она не идентифицируется, например у всех исследованных представителей класса *Cyanophyceae*, у *Crypthecodinium cohnii* (*Dinophyceae*) и т.д. У многих видов – *Amphidinium carteri* (*Dinophyceae*), *Emiliania huxley* и *Syracospaera carterae* (*Chrysophyceae*) – и ряда других уровень кислоты 18:5 ω 3 не превышает 8%, а у некоторых представителей класса *Dinophyceae*, где она доминирует, достигает 20,8-43,1% (*Scripsiella* sp., род *Prorocentrum*). Очевидно, эта кислота у некоторых МКВ может образовываться путем укорочения ЭПК (Bell et al., 1986, 1997; Mansour et al., 1999a). Некоторые авторы (Sargent et al., 1995) считают кислоту 18:5 ω 3 продуктом укорочения ЭПК.

Кислота 22:5 ω 6 в составе липидов рассмотренных МКВ не идентифицирована, за исключением некоторых видов класса *Prymnesiophyceae* (0,1-11,1%).

Единственной идентифицированной гексаеновой кислотой у МКВ является докозагексаеновая кислота 22:6 ω 3 (ДГК). Содержание ДГК варьирует у разных видов – отсутствует у многих видов классов *Prasinophyceae* и *Bangiophyceae* и может достигать 51,12% у *Crypthecodinium cohnii* (*Dinophyceae*). В основном содержание ДГК у МКВ составляет 8-15,8% (*Bacillariophyceae*, *Chlorophyceae*, некоторые представители *Prymnesiophyceae*). У большинства видов класса *Dinophyceae*, рода *Pavlova* отмечается высокое содержание и ЭПК, и ДГК. Это, по-видимому, связано с тем, что ЭПК является предшественником ДГК. У наземных растений, в отличие от МКВ, ПНЖК с 20 и 22 атомами С идентифицируются, но ЭПК и ДГК в норме отсутствуют (Ackman et al., 1968).

Установлено, что ПНЖК, и в первую очередь ДГК, принадлежит важная роль в адаптациях животных к различным факторам среды – температуре (Крепс, 1981), давлению (Patton, 1975), солености (Leray, Chepelle, 1984), кислородному режиму (Chang, Roots, 1985). Универсальная роль ДГК в адаптациях обусловлена тем, что эта кислота входит в состав фосфолипидного матрикса мембраны и осуществляет важную мембраномодулирующую функцию – в значительной степени определяет жидкость мембраны, активность ферментов и участвует в формировании натриевых каналов, обеспечивающих ионный транспорт (Bell et al., 1986). Для многих видов рыб содержание ПНЖК и ДГК в тканях тесно связано с уровнем видовой и организменной функциональной активности (Шульман, Яковлева, 1983; Юнева, Шульман, 1987; Юнева и др., 1990; Shulman, Love, 1999). Так, высокое содержание ДГК отмечено в липидах морских хищных быстроплавающих рыб

(Ackman, 1980; Шульман, Яковлева, 1983; Шульман, Юнева, 1990). Уровень этой кислоты значителен в липидах метаболически активной печени и подвижных зрелых сперматозоидов черноморского калкана (Басова, 2001а, б; Basova, 2002).

Высокая функциональная и метаболическая активность характерна и для тканей организма человека, где содержится ДГК-мембран нейронов, зрительного анализатора и репродуктивных тканей. ДГК доминирует в составе жирных кислот серого вещества мозга и очень важна в раннем онтогенезе (питании новорожденных, при формировании мозга) (Jiang et al., 1999).

Для животных и человека абсолютно незаменимыми, или эссенциальными, ПНЖК являются линолевая и линоленовая кислоты, а частично незаменимы арахидоновая, эйкозапентаеновая и докозагексаеновая (Stryer, 1981; Tocher et al., 1989, 1998; Leninger, 1993; Brett & Muller-Navarra, 1997; Суцки и др., 2002). Линоленовая кислота очень важна для профилактики атеросклероза и коронарной болезни у человека, так как позволяет снижать уровень плазменных ТАГ и холестерина (Deshmum et al., 2000; Ионов, Басова, 2003а, б). Роль арахидоновой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот для метаболизма весьма значительна. Они необходимы для построения клеточных мембран и являются предшественниками биологически активных компонентов – эйкозаноидов (простагландинов, тромбоксанов, лейкотриенов и др. медиаторов), которые участвуют в регуляции многих клеточных процессов и обеспечивают нормальную жизнедеятельность (Strayer, 1971; Coutteau, Mourente, 1997; Титов, 1999; D'Souza, Loneragan, 1999; Амосова и др., 2000). Установлено, что мембраны морских организмов в основном состоят из ЭПК и ДГК (Lovern, 1964). Так, у морских рыб доминирующими полиеновыми жирными кислотами являются ЭПК (преобладает у фитофагов) и ДГК (доминирует у хищников) (Farcas, 1971).

Таким образом, биологическая и функциональная роль многих жирных кислот выявлена для человека, животных и многих гидробионтов. В то же время, функциональная роль ПНЖК (а также насыщенных и моноеновых) непосредственно для МКВ в литературе практически не рассматривается. Исключение составляют исследования липидов различных групп синезеленых водорослей, на основании которых сделаны выводы о принципах организации и структуры фотосистемы, ответственной за выделение кислорода – ФС II. Так, отсутствие у синезеленых водорослей ПНЖК с тремя и более двойными связями снимает, по мнению Е.Г. Судьиной с соавт. (1991), предположение о функциональной необходимости подобных кислот для осуществления фотосинтетических реакций, специфичных для ФС II.

В отличие от всех рассмотренных видов МКВ, у *Prorocentrum* (*Dinophyceae*) обнаружены "очень длинноцепочечные" (very-long-chain) высоконенасыщенные жирные кислоты с 22 и более атомами С – 27:7ω6 и 28:8ω3 (до 2%) (Mansour et al., 1999а). Пути биосинтеза и значение этих кислот остаются неясными.

Установлено четкое различие между системами десатурации полиеновых жирных кислот у животных и растений. У животных добавочные двойные связи всегда вводятся между имевшейся двойной связью и карбоксильной группой, а у растений – между двойной связью и концевой метильной группой. МКВ в этом отношении весьма специфичны – у некоторых *Cyanophyceae*, *Dinophyceae*, *Cryptophyceae* и *Chrysophyceae* обнаруживаются десатуразы как животного, так и растительного типа (Судьиная, 1991). М. Бузи с соавт. (Buzzi et al., 1997) предполагают у

рыб наличие новых путей биосинтеза ДГК, осуществляемых не известным уже способом десатурации кислоты 22:5 ω 3, а десатурацией длинноцепочечной кислоты 24:5 ω 3 до 24:6 ω 3, затем укорачиванием последней до ДГК. Укорачивание углеродной цепи известно для других ПНЖК. Так, предположение о пути укорачивания ЭПК до 18:5 ω 3 у некоторых видов динофлагеллят высказывает М. Мансур с соавт. (Mansour et al., 1999b). Очевидно, длинноцепочечным ПНЖК принадлежит особая роль в метаболизме МКВ.

Известно, что степень ненасыщенности жирных кислот в липидах мембран связана с адаптацией пойкилотермов к изменению условий среды – температуры, солености, давления (Sato et al., 1979, 1981; Крепс, 1981; Wada, Murata, 1990). Для наземных растений показано преобладание насыщенных жирных кислот у видов, произрастающих в южных районах (за исключением высокогорных) и повышение их ненасыщенности в северных регионах. Степень ненасыщенности жирных кислот семян высших растений также возрастает при понижении температуры (Судына, Лозовая, 1982). ПНЖК мембран растений, таким образом, принадлежит важная регуляторная роль в адаптациях к различным факторам среды, в первую очередь – температуре, что согласуется с приведенными данными для гидробионтов. У МКВ ПНЖК мембран выполняют, несомненно, важную роль в обеспечении адаптаций. Так, снижение температуры приводит к увеличению ненасыщенности жирных кислот мембранных липидов, а с повышением температуры содержание ПНЖК в липидах мембран уменьшается. У *Cyanophyceae* при снижении температуры клетки синтезируют десатуразы, которые вводят двойные связи в жирные кислоты липидов мембран. Температура фазового перехода мембраны в твердокристаллическое состояние геля или в жидкое состояние существенно падает, когда в жирных кислотах появляются одна-две двойные связи. Введение третьей и четвертой двойных связей не приводит к дальнейшему снижению температуры фазового перехода (Coolbear et al., 1983; Cossins, 1994). Это согласуется с данными (Stubbs, Smith, 1984), показавшими, что положение двойной связи в жирных кислотах гораздо больше влияет на жидкость мембран, чем их количество.

Таким образом, жидкость мембран автоматически саморегулируется и действие десатураз жирных кислот модулируется состоянием самой мембранной среды (Kasai et al., 1976; Martin et al., 1976; Крепс, 1981). Предположение (Deshnium et al., 2000) о том, что у *S. platensis* степень ненасыщенности жирных кислот, вероятно, не является ключевым механизмом при температурных изменениях, можно подтвердить расчетами по достаточной независимости конформационных параметров полиненасыщенных углеводородов от температуры (чем больше степень ненасыщенности, тем слабее связь) (Рабинович, Рипатти, 1990; Шт по Минюк и др., 1997). С другой стороны, степень ненасыщенности, а также качественный и количественный состав ПНЖК играют важную роль в специфических для МКВ адаптациях. Так, показано, что у *Cyanophyceae* степень ненасыщенности жирных кислот связана со способностью фотосинтетического аппарата выдерживать соленостный стресс (Allahverdiev et al., 1999).

Если доказано, что ω -3 кислоты жиров рыб действительно происходят из зоопланктона, который потребляет МКВ (Yongmanitchai et al., 1989), то биосинтез de novo ω -3 кислот возможен только в растительных клетках, и поэтому длинноцепочечные ω -3 ПНЖК обнаруживаются в высоких концентрациях в морских МКВ (Pohl, 1982; Olsen, 1988). Таким образом, фитопланктон, являясь первичным

пищевым звеном Мирового океана, выступает единственным источником незаменимых и важных биологических веществ ПНЖК (Takahashi et al., 1985; Falk-Petersen et al., 1987; Henderson, Tocher, 1987; Bourdier, Amblard, 1989; Desvillettes et al., 1994; Graeve et al., 1994; Sargent et al., 1995; Yuzaburo Ishida et al., 2000). Особая 2-моноглицериновая структура, содержащая полиеновую кислоту, позволяет проходить жирным кислотам без изменений через всю пищевую цепь от МКВ до морских млекопитающих (цит по Brockhoff et al., 1968; Минюк и др., 1977).

Наиболее важные ПНЖК поступают в организм человека с жирами некоторых морских рыб. Высокая функциональная значимость этих ПНЖК обуславливает их терапевтическую и диетическую ценность (Weete et al., 1999). В этой связи ПНЖК используют в лечении тромбозов, атеросклероза, болезни сердца и т.д. (Simopolous et al., 1991; Титов, 1999; Амосова и др., 2000; Poisson et al., 2000). Являясь ключевым элементом при развитии и формировании мозга и спинного анализатора (Leger et al., 1994), ПНЖК обязательно включены в состав специального молока для недоношенных детей (Vilchez et al., 1997).

Липиды, и в первую очередь ПНЖК, особенно важны на ранних этапах онтогенеза гидробионтов (Pillsbury, 1985). Аккумулированные во время личиночного периода, они обеспечивают энергией весь процесс метаморфоза (Holland, Spencer, 1973; Lucas, 1982). Несмотря на то, что большинство морских организмов могут синтезировать ЭПК и ДГК из предшественника – линоленовой кислоты, скорость роста и выживаемость личинок возрастает, когда эти ПНЖК уже присутствуют в диете, а энерготраты на конверсию линоленовой кислоты в длинноцепочечные ЭПК и ДГК не осуществляются (Kanasawa et al., 1979; Langdon, 1981, 1996; Webb, Chu, 1983; Pillsbury, 1985; Rodgers, Barlow, 1987). ЭПК и ДГК особенно важны для роста креветок (Kanasawa et al., 1979), рыб (Watanabe, 1982, 1983) и моллюсков (Trider, Castell, 1980; Langdon, Waldock, 1981; Waldock, Holland, 1984; Uki et al., 1986; Walne, 1996), т.к. имеют очень низкую активность десатураз (Owen et al., 1975; de Moreno et al., 1976; Kanasawa et al., 1979; Waldock, Holland, 1984; Tocher et al., 1989). Итак, МКВ представляют собой сбалансированную смесь нутриентов, а также важнейших ПНЖК и в современной марикультуре рассматриваются как наиболее оптимальный корм для личинок зоопланктона, ракообразных, рыб и моллюсков (De Moreno et al., 1976; Baynes et al., 1979; Wikfors et al., 1984; Alvarez Cobelas, 1989; Volkman et al., 1989, 1993). Так, кислоты 16:1 ω 7 и 20:5 ω 3 без изменений аккумулируются липидами устриц из корма (*Skeletonona costatum*), что значительно улучшает рост моллюсков и повышает качество мяса (Wikford, 1984; Fernandez-Reiriz, Labarta, 1999; Piveteau et al., 2000a, b). Такие же закономерности получены и для рыб (Hirano, Suyama, 1985).

Таким образом, морские МКВ, благодаря своему составу и наличию ПНЖК, представляют огромный интерес как корм для марикультуры и сырье для косметической и фармацевтической промышленности (Viron et al., 2000).

Благодаря тому, что жирные кислоты прослеживаются по всем трофическим уровням, специфические жирные кислоты можно использовать в качестве био- и хемотаксономических маркеров в морских экосистемах (Desvillettes et al., 1994; StJohn, 1996; Desvillettes et al., 1997; Jonsson et al., 1999). Так, например, редкая для липидов растений и обнаруженная в *N. pungens* в необычайно высоких концентрациях кислота 16-4:0:1 предложена в качестве хемотаксономического маркера этой токсичной диатомеи при исследовании пищевых цепей (Жукова и

др., 1998). На сегодняшний день жирнокислотные биомаркеры обнаружены для отдельных классов МКВ (Volkman et al., 1992, 1998) и роль хемотаксономии в очень неоднозначной систематике водорослей все более возрастает (Мальшев, 1989).

Условия культивирования микроводорослей

Несмотря на высокую биологическую ценность и перспективность использования в разных аспектах, ПНЖК из МКВ получают недостаточно. Оптимизация получения ПНЖК из МКВ в промышленных масштабах тесно связана с условиями культивирования, которые влияют на содержание липидов и жирных кислот (Enright et al., 1986; Mortensen et al., 1988; Sukenik et al., 1989, 1991; Dunstan et al., 1992, 1993, 1994). При культивировании МКВ для максимального получения ПНЖК можно выделить наиболее важные факторы:

1. Выбор вида. В настоящее время липиды рыб и культивируемые МКВ-фотоавтотрофы являются главными промышленными источниками получения ПНЖК – линолевой, линоленовой, арахидоновой, ЭПК и ДГК (Lewis et al., 1999). Но содержание ДГК, например, в жире рыб варьирует, рыбий жир содержит жирорастворимые витамины, большое количество насыщенных и ω -6 жирных кислот (до 80%). Получаемые из липидов рыб ПНЖК не стабильны, обладают специфическим вкусом и запахом. Выделение и очистка ДГК из липидов рыб – дорогостоящая процедура, поэтому самым перспективным источником получения ДГК считают морские МКВ (Jiang et al., 1999). Попытки получить ДГК с помощью фотоавтотрофов в фотобиореакторах не увенчались успехом в связи двумя нерешенными проблемами – ограничением освещенности и аккумуляцией кислорода в среде (Grima et al., 1993; Chen, 1996). Напротив, при гетеротрофном типе питания МКВ фактор света исключается и можно значительно увеличить плотность клеток и их продуктивность. При этом у гетеротрофов более простой биосинтез ПНЖК и очень высокое содержание ДГК, как, например, у *Cryptocodinium cohnii* (Jiang, 1999). *C. cohnii* – морская динофлагеллята, у которой доминируют кислоты 16:0 и 22:6 ω 3 (Henderson et al., 1990). ДГК составляет 30-50% суммарных жирных кислот, а содержание других ПНЖК достигает лишь 1%, что позволяет рассматривать *C. cohnii* как перспективный вид для промышленного получения ДГК (Henderson et al., 1988). Отбор МКВ для гетеротрофной продукции арахидоновой, ЭПК и ДГК является отдельной очень важной задачей.

Проведенный литературный анализ позволяет рекомендовать виды МКВ, наиболее перспективные для получения ПНЖК в промышленных масштабах (табл. 3).

2. Плотность культуры. Этот фактор тесно коррелирует со скоростью роста, но чем она больше, тем выше содержание ПНЖК. В настоящее время наиболее перспективным признано высокоплотностное культивирование (Jiang, 1999).

3. Питание (состав культуральной среды). Морские диатомеи реагируют на недостаток силикатов в среде в первую очередь. Так, при культивировании *Chaetoceros gracilis* с уменьшением доступности силикатов уменьшается уровень ω -3 ПНЖК (Spector, 1984; Mortensen et al., 1988), а при их отсутствии подавляется биосинтез ПНЖК у *Cyclotella cryptica* (Shifrin, Chisholm, 1981). Известно, что относительное содержание ЭПК и ДГК с ограничением фосфора снижается (Reitan et

al., 1994). Хлорид аммония ингибирует рост культуры *Spirulina platensis*, но приводит к возрастанию ГЛК (Cohen, 1997).

4. Возраст культуры. В большинстве случаев, чем старше культура, тем ниже уровень ПНЖК (Kates, Volkani, 1996).

Таблица 3. Представители микроводорослей с высоким содержанием наиболее важных полиненасыщенных жирных кислот (% суммы жирных кислот)

Поли- еновая кислота	Содержа- ние, %	Вид	Класс	Источник
1	2	3	4	5
18:3ω3	32.2	<i>Anabaena spiroides</i>	<i>Cyanophyceae</i>	Desvillettes et al., 1997
	11.9-14.2	<i>Chroomonas</i>	<i>Cryptophyceae</i>	Volkman et al., 1989
	10.5	<i>Pavlova lutheri</i>	<i>Prasinophyceae</i>	Baynes et al., 1979
	18.9-25.2	<i>Tetraselmis</i>	<i>Prasinophyceae</i>	Dunstan et al., 1992
	28.2-43.5	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	<i>Chlorophyceae</i>	Volkman et al., 1989
	27.0-41.5	<i>Chlorella</i>	-"	Dunstan et al., 1992
	21.7	<i>Nannochloris atomus</i>	-"	Volkman et al., 1989
	36.7	<i>Pediastrum duplex</i>	-"	Desvillettes et al., 1997
28.2	<i>Stichococcus</i> sp.	-"	Dunstan et al., 1992	
18:3ω6	до 40.1	<i>Spirulina platensis</i>	<i>Cyanophyceae</i>	Pascaud, 1993
	9.9-12.3	<i>Isochrysis galbana</i>	<i>Prymnesiophyceae</i>	Scott & Middleton, 1979
	17.4-35.5	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	<i>Chlorophyceae</i>	Baynes et al., 1979
20:4ω6	14.5	<i>Porphyridium cruentum</i>	<i>Bangiophyceae</i>	Ackman et al., 1968
	24.3-25.4	<i>Porphyridium</i> sp.	-"	Poisson et al., 2000
	20.9	<i>Fragilidium</i> sp.	<i>Dinophyceae</i>	Mansour et al., 1999a
20:5ω3	21.8	<i>Olisthodiscus</i> sp.	<i>Chrysophyceae</i>	Ackman et al., 1968
	до 28.3	<i>Pavlova lutheri</i>	<i>Prymnesiophyceae</i>	Scott & Middleton, 1979
	до 28.2	<i>P. salina</i> CS-49	-"	Volkman et al., 1991
	23.5-25.0	<i>Pavlova</i> sp. CS-50	-"	Volkman et al., 1989
	21.5-24.2	<i>Pavlova</i> sp. CS-63	-"	-"
	26.1	<i>P. pinguis</i> CS-286	-"	Volkman et al., 1997
	20.9	<i>P. pinguis</i> CS-375	-"	-"
	27.1	<i>Diacronema viktamum</i> CS-266	-"	-"
	26.0	<i>Coscinodiscus</i> sp.	-"	Dunstan et al., 1994
	15.6-20.2	<i>Chaetoceros</i> sp.	<i>Prymnesiophyceae</i>	Reitan et al., 1994
19.3	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	-"	Volkman et al., 1989	
25.6	<i>Odontella aurita</i>	-"	Braud, 1998	
20.1	<i>Pseudonitzschia pungens</i>	-"	Zhukova et al., 1998	
35.1	<i>Cyclotella</i>	-"	Desvillettes et al., 1997	
20:5ω3	14.7-30.14	<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	-"	Scott & Middleton, 1979
	30	<i>Amphiprora hyalina</i> CS-28	-"	Dunstan et al., 1992
	30.2	<i>Amphora</i> sp. CS-10	-"	-"
	20.3-20.7	<i>Cylindrotheca fusiformis</i> CS-13	-"	-"
	21.0	<i>Fragilaria innata</i> CS-121	-"	-"
	24.2	<i>Navicula</i> sp. CS-46	-"	-"
	25.2	<i>Nitzschia closterium</i> CS-5	-"	-"
	21.8-37.2	<i>Thalassionema nitzschioides</i> CS-146	<i>Prasinophyceae</i>	Volkman et al., 1999

окончание таблицы

	35.3	<i>Olishodiscus</i> sp.	-"	-"
	43.2	<i>Vischeria punctata</i> sp. CS-142	<i>Prasinophyceae</i>	Volkman et al., 1999
	15.8-39.8	<i>V. helvetica</i> CS-143	-"	Hodgson et al., 1991
	19.4	<i>Eustigmatos vischeri</i> sp. CS-144	<i>Chlorophyceae</i>	Reitan et al., 1994
	23.3	<i>Nannochloropsis oculata</i>	<i>Bangiophyceae</i>	Poisson et al., 2000
	14.5-20.3	<i>N. oculata</i> <i>N. atomus</i> <i>Porphyridium cruentum</i> <i>Porphyridium</i> sp.	-"	Ackman et al., 1968
	18.8	<i>Scrippsiella</i> sp.	<i>Dinophyceae</i>	Mansour et al., 1999a
	22.0-32.3	<i>Gymnodinium</i> sp.	-"	-"
	26.3	<i>Fragilidium</i> sp.	-"	-"
	18.3	<i>Prorocentrum mexicanum</i>	-"	-"
	22.0	<i>P. micans</i>	-"	-"
22.603	до 50.1	<i>Cryptocodinium cohnii</i>	-"	Jiang et al., 1999
	14.7-15.5	<i>Pavlova lutheri</i>	<i>Prymnesiophyceae</i>	Reitan et al., 1994
	15.4 -19.4	<i>Isochrysis galbana</i>	-"	-"
	12.0-12.9	<i>Isochrysis</i> sp. T-ISO	-"	Brown et al., 1993
	15.0-15.8	<i>Isochrysis</i> sp.	-"	-"

5. *Температура*. При повышении температуры от 18 до 28 °С содержание ПНЖК снижается: ЭПК и ДГК у *Pavlova lutheri* в 3 и более раз; ГЛК у *Dunaliella tertiolecta* примерно в 2 раза; ЭПК у *Phaeodactylum tricorutum* в 4,5 раз (Scott, Middleton, 1979). Снижается содержание ГЛК у *Spirulina platensis* при повышении температуры от 22 до 40 °С (Deshnium et al., 2000).

6. *Фотопериод*. Варьирование освещенности у некоторых МКВ может вызывать изменения в соотношении мембранных ФЛ (Sukenic, Wahnon, 1991). Интенсивность солнечного света мало влияет на продукцию ПНЖК у *Isochrysis*. Для *S. platensis* показано, что при цикле 12:12 продуктивность ГЛК максимальна, особенно в конце темного периода (Cohen, 1997). При увеличении освещенности *Isochrysis* sp. от 50 до 1000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ концентрация ЭПК снижается, а ДГК значительно увеличивается (Brown et al., 1993).

7. *Фаза роста*. Во время стационарной фазы роста у многих МКВ возрастает содержание суммарных липидов и ТАГ (Hodgson et al., 1991). При этом увеличивается относительное содержание насыщенных и моноеновых кислот и, как следствие, снижается содержание ПНЖК.

8. *Поликультура*. При комбинированном культивировании диатомей *Odontella aurita* и макрофитов *Chondrus crispus* выход биомассы, а соответственно и ПНЖК каждого из видов, повышается на 44% по сравнению с монокультурой (Braud, 1998).

Важными при культивировании являются также соленость, аэрация, тип культиватора и др., влияние которых предстоит установить.

Заключение

Практически все представленные в обзоре МКВ являются морскими и солоноватоводными видами. Они отличаются от пресноводных наличием или высоким содержанием ПНЖК. Значительная вариабельность содержания жирных кислот у разных видов МКВ зависит от биологии вида и условий культивирования (Ackman et al., 1968; Ben-Amotz et al., 1987; Volkman et al., 1989). Соотношение между насыщенными, мононенасытыми и полиненасытыми жирными кислотами изменяется с ограничением питания (в природе и при культивировании) и может быть показателем физиологического состояния МКВ (Ahlgren et al., 1992; Reitan et al., 1994). Жирнокислотный состав МКВ в значительной степени зависит от таксономического положения, биологии и условий культивирования. Более 45 видов, принадлежащих к 7 классам морских и солоноватоводных МКВ, могут быть рекомендованы для промышленного культивирования для получения ПНЖК.

Накоплены многочисленные данные о роли липидов и жирных кислот в адаптациях гидробионтов к условиям среды, в то время как функциональная роль, превращение и биосинтез жирных кислот МКВ остаются во многом не изученными. Результаты исследований жирнокислотного состава МКВ помогут в разработке биотехнологий для получения с помощью направленного синтеза биологически ценных веществ и выведения штаммов с заданными физиологическими и биохимическими характеристиками. К тому же, очень древнее происхождение водорослей является своеобразным ключом к познанию магистральных путей становления и организации веществ и их метаболизма, что способствует углублению понимания биохимической эволюции организмов в целом.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

МКВ	--- микроводоросли
ПНЖК	--- полиненасыщенные жирные кислоты
ФЛ	--- фосфолипиды
ТАГ	--- триацилглицерины
НЭЖК	--- неэстерифицированные жирные кислоты
АЛК	--- альфа-линоленовая кислота
ГЛК	--- гамма-линоленовая кислота
ЭПК	--- эйкозапентаеновая кислота
ДГК	--- докозагексаеновая кислота

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность к.б.н. Р.П. Тренкеншу, д. б. н. Л.А. Сиренко и Г.Г. Миничевой, принявшим участие в обсуждении результатов работы.

M.M. Basova

Institute of Biology of Southern Seas, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Nakhimov Pr., 99011 Sevastopol, Ukraine

FATTY ACID COMPOSITION OF LIPIDS IN MICROALGAE

The review deals with the analysis of the data available in literature of researchers on the fatty acid composition of different species of microalgae depending on conditions of their cultivation. Certain species of microalgae are recommended for commercial cultivation to obtain polyunsaturated fatty acids and their products.

Keywords: microalgae, lipids, polyunsaturated fatty acids.

- Амосова К.М., Кротенко О.В., Ширококов В.П., Конольова Л.Ф., Брюзгина Т.С., Афонина Г.Б. Ліпідкоригуюча та імуномодуюча ефективність нового вітчизняного препарату текому при лікуванні нестабільної стенокардії // Укр. кардіол. журн. – 2000. – № 1/2. – С. 31-36.
- Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. – М.: Пищ. пром-сть, 1972. – 336 с.
- Басова М.М. Половые особенности химического состава черноморского калкана *Psetta maotica* (Pallas) // Доп. НАН України. – 2001а. – № 2. – С. 171-176.
- Басова М.М. Тканевые особенности химического состава черноморского калкана *Psetta maotica* (Pallas) // Там же. – 2001б. – № 3. – С. 168-173.
- Басова М.М. Жирнокислотный состав липидов микроводорослей. Препр. / НАНУ, ИНБИОМ. – Севастополь, 2003. – 34 с.
- Водоросли: Справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
- Жукова Н.В., Орлова Т.Ю., Аїздайчер Н.А. Жирнокислотный состав как показатель физиологического состояния диатомовой водоросли *Pseudonitzschia pungens* в природной среде и в культуре // Биол. моря. – 1998. – 24, № 1. – С. 44-49.
- Ионов В.А., Басова М.М. Коррекция иммуновоспалительных реакций у больных ИБС с нарушением липидного обмена применением микроводоросли *Spirulina platensis* // 3-й Междунар. науч.-практ. конф. "Наука и социальные проблемы общества: медицина, фармация, биотехнология", 21-23 мая 2003 г., Харьков: Тез. докл. – Харьков, 2003а. – С. 18.
- Ионов В.А., Басова М.М. Биотехнологии третьего тысячелетия в лечении атеросклероза: опыт применения биомассы *Spirulina platensis* в коррекции липидных и гемостатических нарушений у больных ишемической болезнью сердца // Вопр. питания РАИ. – 2003б. – № 6. – С. 28-31.
- Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. – Л.: Наука, 1981. – 339 с.
- Мальшеев Л.И. Систематика растений в прошлом и перспективы развития // Изв. Сиб. Отд. АН СССР. Сер. биол. – 1989. – 3. – С. 76-81.
- Милюк Г.С., Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Юнева Т.В. Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом). – Севастополь, 1997. – 137 с.
- Рабинович А.Л., Рипатти П.О. О конформационных свойствах и функциях докозагексаеновой кислоты // ДАН СССР. – 1990. – 314, № 3. – С. 752-756.
- Раймонт Джон Э.Дж. Планктон и продуктивность океана: В 2-х т. Фитопланктон / Пер. с англ. под ред. В.И. Велерникова, В.В. Сапожникова. – М.: Легк. пром-сть, 1983. – Т. 1. – 586 с.
- Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии / Пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – 597 с.
- Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. – Киев: Наук. думка, 1988. – 256 с.

- Судьина Е.Г., Лозовая Г.И. Основы эволюционной биохимии растений. – Киев: Наук. думка, 1982. – 203 с.
- Судьина Е.Г. Биохимические исследования в таксономии водорослей // Альгология. – 1991. – № 3. – С. 3-16.
- Сулиц Н.Н., Гладышев М.И., Калачева Г.С. и др. Сезонная динамика зоопланктона и содержания незаменимых жирных кислот в sestone небольшого пруда // Биол. внутр. вод. – 2002. – № 2. – С. 60-68.
- Титов В.Н. Биологическое обоснование применения полиненасыщенных жирных кислот семейства ω -3 в профилактике атеросклероза // Вопр. питания. – 1999. – № 3. – С. 34-41.
- Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб // Гидробиол. журн. – 1990. – 26, № 4. – С. 43-51.
- Шульман Г.Е., Яковлева К.К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журн. общ. биол. – 1983. – 44, № 4. – С. 529-540.
- Юнева Т.В., Шульман Г.Е. и др. Связь содержания докозагексаеновой кислоты в теле производителей с выживаемостью икры и предличинок горбуши // Биол. науки. – 1990. – 10. – С. 85-89.
- Юнева Т.В., Шульман Г.Е. и др. Содержание докозагексаеновой кислоты в липидах самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период нереста // Журн. эвол. биохим. и физиол. – 1987. – 6. – С. 707-710.
- Ackman R.G., Tocher C.S., McLachlan J. Marine phytoplankter fatty acids // J. Fish. Res. Board of Canada. – 1968. – 25, N 8. – P. 1603-1620.
- Ackman R.G., Eaton C.A., Hingley J.H. Menhaden Body Lipids: Details of Fatty Acids in Lipids from an Untapped Food Resource // J. Sci. Food Agric. – 1976. – 27. – P. 1132-1136.
- Ackman R.G. Fish lipids. Part I // Adv. Fish. Sci. and Technol. – P. 86-103.
- Addison R.E., Ackman R.G., Hingley J.H. Free fatty acids of herring oils: possible derivation from both phospholipids and triglycerides in fresh herring // J. Fish. Res. Board Can. – 1969. – 26, N 6. – P. 1577.
- Ahlgren G., Gustafsson I.-B., Boberg M. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae // J. Phycol. – 1992. – 28. – P. 37-50.
- Allakhverdiev S. I., Nishiyama Y., Suzuki I., Tasaka Y., Murata N. Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1999. – 96. – P. 5862-5867.
- Alonso D.L., Belarbi E.-H., Fernandez-Sevilla J.M., Rodriguez-Ruiz J., Grima E.M. Acyl lipid composition variation related to culture age and nitrogen concentration in continuous culture of the microalga *Phaeodactylum tricoratum* // Phytochemistry. – 2000. – 54. – P. 461-471.
- Alvarez Cobelas M. Lipids in microalgae: a review. Part II // Environ. Grass. Acet. – 1989. – 40. – P. 213-223.
- Basova M.M. Physiological and biochemical features in the chemical composition of the Black Sea turbot tissues *Psetta maotica* Pallas // Soc. Intern. Conf.: Oceanography of the Eastern Mediter. and Black Sea: Similarities and differences of the two interconnected basins: Abstr. (METU Cultural and Convention Center, Ankara, Turkey, 14-18 Oct. 2002). – Ankara, 2002. – P. 417.
- Baynes S.M., Emerson L., Scott A.P. Culture of algae for larval fish and shellfish rearing. Part 3. Production of algae for use in the rearing of larval fish // Fish. Res. Tech. Rep. MAFF Direct. Fish. Res. Lowestoft. – 1979a. – 53. – P. 13-18.
- Baynes S.M., Scott A.P. Unicellular algae in the diet of turbot larvae // J. Brit. Phycol. 1979b. – 14. – P. 119.
- Becker E.W. Microalgae biotechnology and microbiology. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994.
- Bell M.V., Henderson R.J., Sargent J.R. The role of polyunsaturated fatty acids in fish // Comp. Biochem. Physiol. – 1986. – 83B, N 4. – P. 711-719.

- Bell M.V., Dick J.R., Pond D.M. Octadecapentaenoic acid in a raphidophyte alga, *Heterosigma akashiwo* // Phytochemistry. – 1997. – 45. – P. 303-306.
- Ben-Amotz A., Fishler R., Shmeller A. Chemical composition of dietary species of unicellular algae and rotifer with emphasis on fatty acids // Mar. Biol. – 1987. – 95. – P. 31-36.
- Berntsson K., Jonsson P.R., Wangberg S.A., Carlsson A.S. Effects of broodstock diets on fatty acid composition, survival and growth rates in larvae of *Ostrea edulis*. – Amsterdam: Aquaculture, 1997. – V. 45. – P. 139-153.
- Bourdier G., Amblard C. Lipids in *Acanthodiptomus denticornis* during starvation and fed on three different algae // J. Plankt. Res. – 1989. – 6. – P. 1201-1212.
- Braud J.P. Simultaneous culture in pilot tanks of the macroalga *Chondrus crispus* (Gigartinaeae) and the microalgae *Odontella aurita* (Eupodiscaceae) producing EPA // Actes Colloq. IFREMER. – 1998. – N 21. – P. 39-47.
- Brett M.T., Muller-Navarra D.C. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes // Freshwater Biol. – 1997. – 38. – P. 483-499.
- Brockerhoff H., Hwang P.C., Hoyle R.J., Litchfield C. Positional distribution of fatty acids in depot triglycerides of aquatic animals // Lipids. – 1968. – 3, N 1. – P. 24-29.
- Brown M. R., Dunstan G.A., Jeffrey S.W., Volkman J. K., Barrett S.M., Leroy J.-M. The influence of irradiance on the biochemical composition of the *Prymnesiophyte Isochrysis* sp. (clone T-ISO) // J. Phycol. – 1993. – 29. – P. 601-612.
- Buzzi M., Henderson R.J., Sargent J.R. Biosynthesis of docosahexaenoic acid in trout hepatocytes proceeds via 24-carbon intermediates // Comp. Biochem. Physiol. – 1997. – 116B. – P. 263-267.
- Chang M.C.J., Roots B.J. The effect of temperature and oxygen acclimation on phospholipids of goldfish (*Carassius auratus* L.) brain mitochondria // Neurochem. Res. – 1985. – 10, N 9. – P. 1231-1246.
- Chen F. High cell density culture of microalgae in heterotrophic growth // Trends Biotechnol. – 1996. – 14. – P. 421-416.
- Chuecas L., Riley J.P. Component fatty acids of the total lipids of some marine phytoplankton // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1969. – 49. – P. 97-116.
- Cohen Z. The production potential of eicosapentaenoic and arachidonic acids by the red alga *Porphyridium cruentum* // J. Amer. Oil Chem. Soc. – 1990. – 67. – P. 916-920.
- Cohen Z., Cohen S. Preparation of eicosapentaenoic acid (EPA) concentrate from *Porphyridium cruentum* // Ibid. – 1991. – 68. – P.16-19.
- Cohen Z., Norman H.A., Heimer Y.M. Microalgae as a source of ω -3 fatty acids // A.P. Simopoulos (ed.). World Rev. Nutr. Diet., Basel, Karger. A.P. – 1995. – Vol. 77. – P. 1-31.
- Cohen Z. The Chemicals of *Spirulina* // *Spirulina platensis* (*Arthrospira*): Physiology, cell-biology and biotechnology / Ed. A. Vonshak. – London: Bristol, Taylor & Francis, 1997. – P. 175-204.
- Coolbear K.P., Berde C.B., Keough K.M.W. Gel to liquid-crystalline phase transition of aqueous dispersions of polyunsaturated mixed-acid phosphatidylcholines // Biochem. – 1983. – 22. – P. 1466-1473.
- Cossins A.R. Homeoviscous adaptation of biological membranes and functional significance // Temperature adaptation of biological membranes. – London: Portland Press, 1994. – P. 63-76.
- Coutteau P., Mourente G. Lipid classes and their content of n-3 highly unsaturated fatty acids (HUFA) in *Artemia franciscana* after hatching, HUFA enrichment and subsequent starvation // Mar. Biol. – 1997. – 30. – P. 81-91.
- D'Souza F.M.L., Lonergan N. Effects of monospecific and mixed-algae diets on survival, development and fatty acid composition of penaeid prawn (*Penaeus* spp.) larvae // Ibid. – 1999. – 133. – P. 621-633.
- De Moreno J.E.A., Moreno V. J., Brenner R.R. Lipid metabolism of the yellow clam, *Mesodesma macroides*: 2-Polyunsaturated fatty acid metabolism // Lipids. – 1976. – 11. – P. 561-566.

- Delahunty F., Marty Y., Moal J., Samain J.-F. The effect of monospecific algal diets on growth and fatty acid composition of *Pecten maximus* (L.) larvae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1993. – 173. – P. 163-179.
- Deshnium P., Paitoonrangsid K., Suphatrakul A., Meesapyodsuk D., Tanticharoen M., Cheevadhanarak S. Temperature-independent and -dependent expression of desaturase genes in filamentous cyanobacterium *Spirulina platensis* strain C1 (*Arthrospira* sp. PCC 9438) // FEMS Microbiol. Lett. – 2000. – 184. – P. 207-213.
- Desvillettes C., Bourdier G., Breton J.C., Combrouze P. Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond // J. Plankt. Res. – 1994. – 16. – P. 643-659.
- Desvillettes C.H., Bourdier G., Amblard C.H., Barth B. Use of fatty acids for the assessment of zooplankton grazing on bacteria, protozoans and microalgae // Freshwater Biol. – 1997. – 38. – P. 629-637.
- Dunstan G.A., Volkman J.K., Jeffrey S.W., Barrett S.M. Biochemical composition of microalgae from the green algal classes *Chlorophyceae* and *Prasinophyceae*. 2. Lipid classes and fatty acids // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1992. – 161. – P. 115-134.
- Dunstan G.A., Volkman J.K., Barrett S.M., Garland C.D. Changes in the lipid composition and maximisation of the polyunsaturated fatty acid content of three microalgae grown in mass culture // J. Appl. Phycol. – 1993. – 5. – P. 71-83.
- Dunstan G.A., Volkman J.K., Barrett S.M., Leroi J.-M., Jeffrey S.W. Essential polyunsaturated fatty acid from 14 species of diatom (*Bacillariophyceae*) // Phytochem. – 1994. – 35, N 1. – P. 155-161.
- Durand-Chastel H. Production of *Spirulina* biomass rich in gamma-linolenic acid and sulfolipids // Bull. de l'Institut océanographique. Monaco. – 1999. – 19. – P. 541-546.
- Enright C.T., Newkirk G.F., Craigie J.S., Castell J.D. Growth of juvenile *Ostrea edulis* L. fed *Chaetoceros gracilis* Schutt of varied chemical composition // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1986. – 96. – P. 15-26.
- Falk-Petersen S., Sargent J.R., Tande K. Lipid composition of zooplankton in relation to the subArctic food web // Polar Biol. – 1987. – 8. – P. 115-120.
- Farcas T. A possible explanation for the differences in the fatty acid composition of fresh water and marine fishes // Mag. Acad. Tihany Biol. Kufatointez. Ekv. – 1971. – 38. – P. 143-152.
- Fernandez-Reiriz M.J., Labarta U., Albertosa M., Perez-Camacho A. Lipid profile and growth of the clam spat, *Ruditapes decussatus* (L), fed with microalgal diet and cornstarch // Comp. Biochem. Physiol. – 1999. – Part B, 124. – P. 309-318.
- Graeve M., Kattner G., Hagen W. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers // J. Experim. Mar. Biol. Ecol. – 1994. – 182. – P. 97-110.
- Grima E.M., Perez J.A.S., Camacho F.G., Sanchez J.L.G., Alonso D.L. n-3 PUFA productivity in chemostat cultures of microalgae // Appl. Microbiol. Biotethnol. – 1993. – 38. – P. 599-605.
- Henderson R.J., Tocher D.R. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish // Progr. Lipid Res. – 1987. – 26. – P. 28-347.
- Henderson R.J., Leftley J.W., Sargent J.R. Lipid composition and biosynthesis in the marine dinoflagellate *Cryptecodinium cohnii* // Phytochemistry. – 1988. – 27. – P. 1679-1683.
- Henderson R.J., Macklinlay E.E., Hodson P., Harwood J.L. Differential effects of the substituted pyridazinone herbicide sandoz on lipid composition and biosynthesis in photosynthetic and non-photosynthetic marine microalgae // J. Exp. Bot. – 1990. – 41. – P. 729-736.
- Hirano T., Suyama M. Effect of dietary micro-algae on the quality of cultured ayu // J. Tokyo Univ. Fish. Tokyo Suisan. Kemp. – 1985. – 72, N 1. – P. 21-41.
- Hodgson P.A., Henderson R.J., Sargent J.R., Leftley J.W. Patterns of variation in the lipid class and fatty acid composition of *Nannochloropsis oculata* (*Eustigmatophyceae*) during batch culture // J. Appl. Phycol. – 1991. – 3. – P. 169-181.

- Holland D.L., Spencer B.E. Biochemical changes in fed and starved oysters, *Ostrea edulis* L. during larval development, metamorphosis, and early spat growth // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1973. – 61. – P. 431-448.
- Hua-Xuemeng Chen Deng, Zhou Hongqi, Ding Zhuoping, Zhang Dengli. Effect of salinity on the growth, total lipids and fatty acid composition of microalgae // J. Shang. Fish. Univ., Shanghai Shuichan Daxue Xuebao. – 1998. – 7, suppl. – P. 338-344.
- Identifying Marine Phytoplankton / Ed. C.R. Tomas. – San Diego, etc.: Acad. Press, 1997. – 858 p.
- Ishida Yuzaburo, Hiragushi Norihiro, Kitaguchi Hirotaka, Mitsutani Atsushi, Nagai Satoshi, Yoshimura Minoru. A highly CO₂-tolerant diatom, *Thalassiosira weissflogii* H1, enriched from coastal sea, and its fatty acid composition // Fish. Sci. – 2000. – 66, N 4. – P. 655-659.
- Jeffrey S.W., Brown M.R., Volkman J.K. Haptophytes as feedstocks in mariculture // The Haptophyte. – Oxford, Clarendon Press, 1994. – P. 287-302.
- Jiang Y., Chen F., Liang S.-Z. Production potential of docosahexaenoic acid by the heterotrophic marine dinoflagellate *Cryptocodinium cohnii* // Proc. Biochem. – 1999. – 34. – P. 633-637.
- Jonsson P.R., Bernittson K.M., Andre C., Wangberg S.-A. Larval growth and settlement of the European oyster (*Ostrea edulis*) // Mar. Biol. – 1999. – 134. – P. 559-570.
- Kanasawa A., Teshima S.-I., Kazuo O. Relationship between essential fatty acid requirements of aquatic animals and the capacity for bioconversion of linolenic acid to highly unsaturated fatty acids // Comp. Biochem. Physiol. – 1979. – 63B. – P. 295-298.
- Kasai R.Y., Kitajama Y., Martin C.E., Nozawa Y., Skriver L., Thompson G.A. Molecular control of membrane properties during temperature acclimation: membrane fluidity regulation of fatty acid desaturase action // Biochemistry. – 1976. – 15, N 24. – P. 5228-5233.
- Kates M., Volkani B.E. Lipid content of Diatoms // Biochem. Biophys. Acta. – 1996. – 116. – P. 264-278.
- Langdon C.J., Waldock M.J. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1981. – 61. – P. 431-448.
- Langdon C.J., Newell R.E. Digestion and nutrition in larvae and adults // The eastern oyster *Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant. College Park, 1996. – P. 231-269.
- Leger C.L., Bouvier S., Fouret G., Sarda P., Descomps B. Acide docosahexaénoïque et développement rétinien // J. Chevreul et Colloque GERLI, Acides Gras et Santé. Marseille, France, October, 1994.
- Lehninger A.L., Nelson D.L., Cox M.M. Principles of biochemistry. – New York: Worth Publ., 1993. – 1010 p.
- Leray C., Chépelle S. et al. Changes in fluidity and 22:6 (n-3) content in phospholipids of trout in testinal brush-border membrane as related to environmental salinity // Biochem. Biophys. Acta. – 1984. – 778, N 2. – P. 233-238.
- Lewin R.A., Cheng L. Some lipogenic, eukariotic, picoplankton algae from the Caribbean region // Phycologia. – 1989. – 28. – P. 96-108.
- Lewis T.E., Nichols P.D., McMeekin T.A. The Biotechnological Potential of *Thraustochytrids* // Mar. Biotechnol. – 1999. – 1, N 6. – P. 580-587.
- Li Hefang, Fan Yunzhen, Liu Fayi. Studies on polyunsaturated fatty acids of marine microalgae. I. Composition of lipids and fatty acids of some marine microalgae used in aquaculture // Stud. Mar. Sin: Haiyang Kexue Jikan. – 1998. – 40. – P. 149-153.
- Lovern J.A. The lipids of marine organisms // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. – 1964. – 2. – P. 169-191.
- Lucas A. La nutrition des larves de bivalves // Oceania. – 1982. – 8, N 5. – P. 363-388.
- Mansour M.P., Volkman J.K., Holdworth D.G., Jackson A.E., Blackburn S.I. Very-long-chain (C₂₈) highly unsaturated fatty acids in marine dinoflagellates // Phytochemistry. – 1999a. – 50. – P. 541-548.
- Mansour M.P., Volkman J.K., Jackson A. E., Blackburn S. I. The fatty acid and sterol composition of five marine dinoflagellates // J. Phycol. – 1999b. – 35. – P. 710-720.

- Martin C.E., Hiramatsu K., Kitajama Y., Nozawa Y., Skriver L., Thompson G.A. Fatty acid desaturase regulation of membrane fluidity in acclimation of *Tetrahymena* cells // *Biochemistry*. – 1976. – 15, N 24. – P. 5218-5228.
- Materasi R., Paoletti C., Balloni W., Florenzano C. Some considerations on the production of lipid substances by micro-algae and cyanobacteria // *Algae biomass*. – Amsterdam: Elsevier/North – Holland Biomed. Press, 1980. – P. 619-625.
- Moreno V.J., de Moreno J.E., Brenner R.R. Biosynthesis of unsaturated fatty acids in the diatom *Phaeodactylum tricorneratum* // *Lipids*. – 1979. – 14. – P. 15-19.
- Morris R.J., Culkin F. Marine lipids: analytical techniques and fatty acid ester analyses // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* – 1976. – 14. – P. 391-433.
- Mortensen S.H., Borsheim K.Y., Rainuzzo J.R., Knutsen G. Fatty acid and elemental composition of the marine diatom *Chaetoceros gracilis* Schutt. Effect of silicate deprivation, temperature and light intensity // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1988. – 122, N 1. – P. 173-185.
- Olsen Y. Phosphate kinetics and competitive ability of planktonic blooming cyanobacteria under variable phosphate supply. Dr. Tech. Thesis, Univ. of Trondheim, Trondheim, Norway, 1988. – 58 p.
- Owen J.M., Adron J.W., Middleton C., Cowey C.B. Elongation and desaturation of dietary fatty acids in turbot, *Scophthalmus maximus* L., and rainbow trout, *Salmo gairdnerii* // *Lipids*. – 1975. – 10. – P. 528-531.
- Pascaud M. The essential polyunsaturated fatty acids of *Spirulina* and our immune response // *Spiruline*, algue de vie. *Algae of life*. – Monaco: Musee Oceanographique, 1993. – Vol. 12. – P. 49-58.
- Patton J.S. The effect of pressure and temperature on phospholipid and triglyceride fatty acid of fish white muscle: a comparison of deepwater and surface marine species // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1975. – 52B, N 1. – P. 105-110.
- Pillsbury K.S. The relative food value and biochemical composition of five phytoplankton diets for queen conch, *Strombus gigas* Linne larvae // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1985. – 90. – P. 221-231.
- Piveteau F., Baud J.-P., Demainay M. Variation of fatty acid composition of *Crassostrea gigas* cultured with a new procedure using *Skeletonema costatum* // *Mar. Lipids*. – 2000a. – N 27. – P. 183.
- Piveteau F., Gandemer G., Baud J.-P., Demainay M. A supply of *Skeletonema costatum* for six week changes chemical and fatty acid composition of adult oyster // *Ibid.* – 2000b. – P. 111-122.
- Pohl P. Lipids and fatty acids of microalgae // *CRC Handbook of Biosolar Resources*. – Boca Raton: CRC Press (Florida), 1982. – V. 1, part 1. – P. 383-404.
- Poisson L., Jan S., Ergon F. Study on lipase-catalysed esterification of arachidonic acid in view of further PUFA enrichment of microalgae lipid extracts // *Mar. Lipids*. – 2000. – 27. – P. 204-211.
- Reboloso Fuentes M.M., Acién Fernandez G.G., Sanchez Perez J.A., Guil Guerrero J.L. Biomass nutrient profiles of the microalgae *Porphyridium cruentum* // *Food Chem.* – 2000. – 70. – P. 345-353.
- Reitan K.I., Rainuzzo J.R., Olsen Y. Effect of nutrient limitation on fatty acid and lipid content of marine microalgae // *J. Phycol.* – 1994. – 30. – P. 972-979.
- Renaud S.M., Parry D.L., Thih Luong Van. Microalgae for use in tropical aquaculture. 1: Gross chemical and fatty acid composition of twelve species of microalgae from the Northern Territory, Australia // *J. Appl. Phycol.* – 1994. – 6, N 3. – P. 337-345.
- Rodgers L.J., Barlow C.G. Better nutrition enhances survival of barramundi larvae // *Austr. Fish.* – 1987. – 46, N 7. – P. 30-32.
- Roessler P. G. Environmental control of glycolipid metabolism in microalgae: commercial implications and future research direction // *J. Phycol.* – 1990. – 26. – P. 393-399.
- Romano I., Belliti M.R., Nicolaus B., Lama L., Manca M.C., Pagnotta E., Gambacorta A. Lipid profile: a useful chemotaxonomic marker for classification of a new cyanobacterium in *Spirulina* genus // *Phytochemistry*. – 2000. – 54, N 3. – P. 289-294.

- Sargent J.R., Bell M.V., Henderson R.J. Protists as sources of (n-3) polyunsaturated fatty acids for vertebrate development // *Protistol. Actual.* – 1995. – P. 54–64.
- Sato N., Murata N. Studies on the temperature shift-induced desaturation of fatty acids in monogalactosyl diacylglycerol in the blue-green alga (cyanobacterium), *Anabaena variabilis* // *Plant Cell Physiol.* – 1981. – 22. – P. 1043-1050.
- Sato N., Murata N., Miura Y., Ueta N. Effect of growth temperature on lipid and fatty acid composition in the blue-green alga (cyanobacterium), *Anabaena variabilis* and *Anacystis nidulans* // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1979. – 572. – P. 19-28.
- Scott A.P., Middleton C. Unicellular algae as a food for turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larvae – the importance of dietary long-chain polyunsaturated fatty acid // *Aquaculture.* – 1979. – 18, N 3. – P. 227-240.
- Shifrin N.S., Chisholm S.W. Phytoplankton lipids: interspecific differences and effects of nitrate, silicate and light-dark cycles // *J. Phycol.* – 1981. – 17, N 2. – P. 374-384.
- Shulman G.E., Love R.M. The Biochemical Ecology of Marine Fishes: Advances in Marine Biology. – New York, Acad. Press, 1999. – V. 36. – 351 p.
- Simopolous A.P., Kifer R.R., Martin R.E., Barlow S.M. Health effects of ω -3 polyunsaturated fatty acids. – Basel (Switzerland): Karger, 1991. – V. 74. – P. 448.
- Spector D.L. Dinoflagellate. – New York: Acad. Press, 1984.
- StJohn M.A., Lund T. Lipid biomarkers: linking the utilization of frontal plankton biomass to enhanced condition of juvenile North Sea cod // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1996. – 131. – P. 75 – 85.
- Stryer L. Biochemistry. – San Francisco: Freeman W.H & Co., 1981. – 949 p.
- Stubbs C.D., Smith A.D. The modification of mammalian membrane polyunsaturated fatty acid composition in relation to membrane fluidity and function // *Biochem. Biophys. Acta.* – 1984. – 779. – P. 89-137.
- Sukenik A., Carmeli Y., Berner T. Regulation of fatty acid composition by growth irradiance level in the eustigmatophyte *Nannochloropsis* sp. // *J. Phycol.* – 1989. – 25. – P. 686-692.
- Sukenik A., Wahnon R. Biochemical quality of marine unicellular algae with special emphasis on lipid composition. I. *Isochrysis galbana* // *Aquaculture.* – 1991. – 97. – P. 61-72.
- Takahashi K., Ichioka K., Matano M., Zama K. Seasonal variation of sardine (*Sardinops melanostomica*) muscle lipids and other components // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* – 1985. – 36, N 4. – P. 248-257.
- Taub F.B., Dollar A.M. Control of protein levels in *Chlorella* // *J. Food Sci.* – 1965. – 30. – P. 359-364.
- Tocher D.R., Carr J., Sargent J.R. Polyunsaturated fatty acid metabolism in fish cells: Differential metabolism of (n-3) and (n-6) series acids by cultured cells originating from a freshwater teleost fish and from a marine teleost fish // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1989. – 94B. – P. 367-374.
- Tocher D.R., Leaver M.J., Hodson P.A. Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturases // *Progr. Lipid Res.* – 1998. – 37, № 2/3. – P. 73-117.
- Tornabene T.G., Bourne T.F., Rziuddin S., Ben-Amity A. Lipid and lipopolysaccharide constituents of cyanobacterium *Spirulina platensis* (Cyanophyceae, Nostocales) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1985. – 22. – P. 121-125.
- Trider D.J., Castell J.D. Effect on dietary lipids on growth, tissue composition and metabolism of the oyster (*Crassostrea virginica*) // *J. Nutr.* – 1980. – 110. – P. 1303-1309.
- Uki N., Sigiura M., Watanabe T. Requirement of essential fatty acids in the abalone *Haliotis discus hannai* // *Nippon Suis. Gakkaishi.* – 1986. – 52. – P. 1013-1023.
- Vilchez C., Garbayo I., Lobato M.V., Vega J.M. Microalgae-mediated chemical production and wastes removal // *Enzyme Microbiol. Technol.* – 1997. – 20. – P. 562-572.

- Viron C., Lafosse M., Saunols A., Andre P. Evaluation of a porous graphitic carbon phase for semi-preparative liquid chromatography of unsaturated fatty acids. *Marina lipids: Proc. Symp. (Brest, 19-20 Nov., 1998)*. Plouane France, IFREMER, 2000. – N 27. – P. 28.
- Volkman J.K., Jeffrey S.W., Nichols P.D., Rogers G.I., Garland C.D. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1989. – 128. – P. 219-240.
- Volkman J.K., Dunstan G.A., Jeffrey S.W., Kearney P.S. Fatty acids from microalgae of the genus *Pavlova* // *Phytochemistry.* – 1991. – 30, N 6. – P. 1855-1859.
- Volkman J. K., Barrett S. M., Dunstan G. A., Jeffrey S. W. C30-C32 alkyl diols and unsaturated alcohols in microalgae of the class *Eustigmatophyceae* // *Org. Geochem.* – 1992. – 18. – P. 131-138.
- Volkman J.K., Brown M.R., Dunstan G.A., Jeffrey S.W. The biochemical composition of marine microalgae from the class *Eustigmatophyceae* // *J. Phycol.* – 1993. – 29. – P. 69-78.
- Volkman J.K., Farmer C.L., Barrett S.M., Sikes E.L. Unusual dihydroxysterols as chemotaxonomic markers for microalgae from the order *Pavloales (Haptophyceae)* // *Ibid.* – 1997. – 33. – P. 1016-1023.
- Volkman J.K., Barrett S.M., Blackburn S.I., Mansour M.P., Sikes E.L., Gelin F. Microalgal biomarkers: A review of recent research developments // *Org. Geochem.* – 1998. – 29. – P. 1163-1179.
- Volkman J.K., Barrett S.M., Blackburn S.I. Fatty acids and hydroxy fatty acids in the three species of freshwater *Eustigmatophytes* // *J. Phycol.* – 1999. – 35. – P. 1005-1012.
- Wada H., Murata N. Temperature-induced changes in the fatty acid composition of the cyanobacterium, *Synechocystis PCC6803* // *Plant Physiol.* – 1990. – 92. – P. 1062-1069.
- Waldock M.J., Holland D.L. Fatty acid metabolism in young oysters, *Crassostrea gigas*: polyunsaturated fatty acids // *Lipids.* – 1984. – 19. – P. 332-336.
- Walne P.R. Experiments in the large-scale culture of the larvae of *Ostrea edulis* L. // *Fish. Invest. Ser. II.* – 1996. – 25. – P. 53.
- Watanabe T. Lipid nutrition in fish // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1982. – 73 B. – P. 3-15.
- Watanabe T., Kitajima C., Fujita S. Nutritional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: a review // *Aquaculture.* – 1983. – 34. – P. 115-143.
- Webb K.L., Chu F.-L. Phytoplankton as a food source for algae: Proc. 2nd Int. Conf. Aquaculture Nutrition, La. // *World Mar. Soc. (Louisiana)*. – 1983. – P. 272-291.
- Weete J.D., Kim H., Gandhi S.R., Wang Y., Dute R. Lipids and ultrastructure of *Thraustochytrium* sp. ATCC 26185 // *Lipids.* – 1997. – 32. – P. 839-845.
- Wikfors G.H., Twarog J.W.J., Ukeles R. Influence of chemical composition of algal food sources on growth of juvenile oysters, *Crassostrea virginica* // *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)*. – 1984. – 167. – P. 251-263.
- Yongmanitchai W., Ward O.P. ω-3 fatty acid: alternative sources of production // *Proc. Biochem.* – 1989. – 24/25. – P. 117-125.

Получена 29.04.04

Подписала в печать Л.А. Сиренко