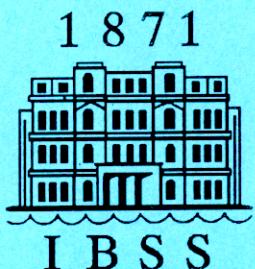


НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО



М.М. БАСОВА

**ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ
МИКРОВОДОРОСЛЕЙ**
(обзор)

Севастополь - 2003

ПРОВ 2010

УДК 582.26/. 27:579:577.1

Басова М.М. Жирнокислотный состав липидов микроводорослей (обзор) / Препринт. - Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, - 2003. – 34 с.

В обзоре представлен анализ литературных данных отечественных и зарубежных исследователей по жирнокислотному составу липидов микроводорослей разной таксономической принадлежности в зависимости от условий культивирования. Для альгологов и биохимиков.

Табл. 3. Прилож. 1. Библиогр.: 155 назв.

Научный редактор *P.P. Тренкениш*

Рецензенты:

главный научный сотрудник Института гидробиологии НАН Украины, доктор биологических наук, *Л.А. Сиренко*, зам. руководителя по научной работе Одесского филиала Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины, доктор биологических наук
Г.Г. Миничева

Утверждено к печати ученым советом Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины (протокол № 12 от 14 ноября 2003 г.)

© М.М. Басова, 2003

ВВЕДЕНИЕ

Одноклеточные микроводоросли обитают во всех водоемах планеты и необычайно широко распространены в природе. В водных экосистемах МКВ (фитопланктон, микрофитобентос) являются основным продуцентом 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 являются незаменимыми для человека и животных. В этой связи, изучение жирнокислотного состава липидов МКВ и, в частности, фитопланктона, являющегося практически единственным источником незаменимых и важных биологических веществ - ПНЖК – привлекает внимание многих исследователей и представляет значительный интерес (Brokerhoff et al., 1968; Раймонт, 1983; Takahashi et al., 1985; Falk-Petersen, Sargent & Tande, 1987; Henderson & Tocher, 1987; Bourdier & Amblard, 1989; Graeve et al., 1994; Desvillettes et al., 1994; Sargent et al., 1995).

Исключительно важная биологическая роль ПНЖК способствует активному развитию в мире новых биотехнологий культивирования МКВ с целью получения и использования в промышленных масштабах высокоценных медицинских препаратов, продуктов питания, живых кормов для марикультуры и т.д. (Cohen, 1990; Ahlgren et al., 1992; Grima et al., 1993; Becker, 1994; Renaud et al., 1994; Reitan 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 клеточных мембран. У разных МКВ, в зависимости от видовой принадлежности и условий культивирования, содержание общих липидов в расчете на сухую массу варьирует в широких пределах – от 2 до 44% (табл.1). Минимальные величины этого показателя отмечены у синезеленых водорослей *Anabaena* и *Oscillatoria* – около 2%, у *Spirulina* – 6-7%, а максимальные - у диатомовых водорослей 35-44% (Сиренко, Козицкая, 1988; Alvares –Cobelas, 1989; Cohen, 1997; Duran-Chastel, 1999). Известно, что при культивировании содержание липидов во многих видах МКВ максимально на стационарной фазе роста (Taub, Dollar, 1965; Materasi et al., 1980; Shifrin, Chisholm, 1981).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

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

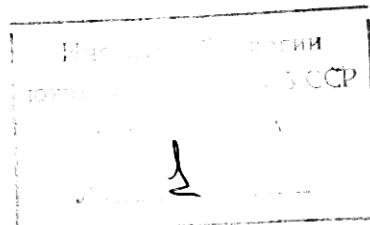


Таблица 1

Суммарные липиды некоторых родов и видов микроскопических водорослей (% сухого вещества)

Класс (Водоросли, 1989; Identifying, 1987)	Вид	Содержание липидов	Источник
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>Calotrix</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>Stratostoc</i>	3.3-7.6	Сиренко, Козицкая, 1988
		16.6	Tornabene, 1985
	Под <i>Spirulina</i>	7.2-12	Duran-Chastel, 1999
		6-13	Cohen, 1997
Dinophyceae	<i>Fragilidium</i> sp.	13	Mansour et al., 1999
	<i>Gymnodinium</i> sp.	13	Mansour et al., 1999
	<i>G.sanguineum</i>	6	Pillsbury, 1985
	<i>Heterocapsa pygmacea</i>	13	Pillsbury, 1985
	<i>Prorocentrum minimum</i>	12	Pillsbury, 1985
	<i>Scrippsiella</i> sp.	16	Mansour et all, 1999
Chrysophyceae	<i>Symbiodinium microadriaticum</i>	15	Mansour et all, 1999
	<i>Emiliania huxleyi</i>	23	Pillsbury, 1985
Prymnesiophyceae	<i>Isochrysis galbana</i>	23	Jeffrey et all, 1994
	<i>I.sp</i>	20	Jeffrey et all, 1994
	<i>I.sp.*</i>	15	Jeffrey et all, 1994
	<i>I.galbana</i>	30	Hua-Xueming et all, 1998
	<i>I.galbana</i>	29.8	Fernandes-Reiriz et all, 1999
	<i>I. aff galbana</i>	23	Pillsbury, 1985
	<i>I.galbana</i>	26.6	Li Hefang et all, 1998
	<i>Pavlova lutheri</i>	12	Jeffrey et all, 1994
	<i>P.lutheri</i>	8.8	Jeffrey et all, 1994
	<i>P.salina</i>	12	Jeffrey et all, 1994
	<i>P.viridis</i>	25.3	Hua-Xueming et all, 1998
	<i>Tetraselmis chui</i>	13.9	Dunstan et all, 1992
Prasinophyceae	<i>Micromonas pusilla CS-98</i>	13.3	Dunstan et all, 1992
	<i>M.pusilla CS-170</i>	10.9	Dunstan et all, 1992
	<i>Nannochloropsis salina</i>	16.9	Volkman et all, 1993
	<i>N.oculata CS-216</i>	8.2	Volkman et all, 1993
	<i>N.oculata CS-179</i>	11	Volkman et all, 1993
	<i>N.oculata CS-246</i>	13.2	Volkman et all, 1993
	<i>Pycnococcus provasoli</i>	16.7	Dunstan et all, 1992
	<i>Pyramimonas cordata</i>	11.7	Dunstan et all, 1992
	<i>P.cordata</i>	9.5	Brown et all, 1992
Bacillariophyceae	<i>Navicula</i>	35-44	Барашков, 1972
	<i>N.closterium</i>	24.2-27.8	Барашков, 1972
Chlorophyceae	<i>Boryococcus</i>	23	Dunstan et all, 1992
	<i>Chlorella</i> sp.	10.4-16.2	Dunstan et all, 1992
	<i>Ch.protothecoides</i>	12.8	Dunstan et all, 1992
	<i>Ch.sp CS-247</i>	18.4	Dunstan et all, 1992
	<i>Ch.sp CS-195</i>	17.0	Dunstan et all, 1992
	<i>Dunaliella salina</i>	28.1	Renaud et all, 1994
	<i>D.tertiolecta</i>	7	Pillsbury et all, 1985
	<i>Stichococcus</i>	9.9	Dunstan et all, 1992
	<i>St.sp.</i>	8.5	Dunstan et all, 1992
Bangiophyceae	<i>Porphyridium cruentum</i>	5.8-7.6	Rebollos Fuentes et all, 2000
	<i>P.cruentum</i>	9-14	Becker, 1994

Фракционный состав липидов некоторых видов МКВ представлен в табл.2 (условия культивирования приведены в Приложении). 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, мембранных 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 класса Chlorophyceae *Dunaliella tertiolecta* и *Nannochloris atomus* содержание полярных липидов достигает 94-99%, у *Tetraselmis suecica* (Prasinophyceae) - 91,5% (табл.2).

Содержание ТАГ у некоторых МКВ составляет 85% суммарных липидов (Lewin & Cheng, 1989). Продуцируемые липиды сначала накапливаются в виде ТАГ и, в основном, синтезируются из CO₂, но небольшие количества липидов могут быть образованы из нелипидных компонентов (Roessler, 1990). В отдельных видах, в основном, у некоторых представителей диатомей, содержание полярных и главных резервных липидов - ТАГ - примерно одинаково. 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).

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).

В настоящее время накоплены многочисленные данные по ЖКС 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; Ben-Amotz et al., 1987; Volkman et al., 1989, 1998, 1999; Yomgmanitchai, Ward, 1989; Mansour et al, 1999a,b).

Целью данной работы явился анализ существующих литературных данных об изменениях ЖКС липидов МКВ разной таксономической принадлежности под влиянием условий культивирования.

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ

Жирнокислотный состав липидов определен для достаточно большого количества МКВ, причем представители различных классов и видов МКВ различаются по содержанию насыщенных, моноеновых и полиеновых жирных кислот (Приложение).

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 (С16:0) и ее содержание варьирует от 2,9 до 63%. Особенно высок уровень пальмитиновой кислоты у синезеленых водорослей рода *Spirulina* (25,8-63,0%). Миристиновая кислота (С14:0) преобладает у некоторых видов класса Prymnesiophyceae и Bacillariophyceae, где ее содержание достигает 20 – 32,7%. В целом же, уровень миристиновой кислоты колеблется, в зависимости от таксономической принадлежности МКВ от 0,2 до 32,7%. У большинства видов МКВ содержание стеариновой кислоты (С18:0) составляет 0,1-16,3%, а лауриновой кислоты (С12:0) – около 0,1-8,6%. В то же время, у *Thalassionema nitzscioides* и *Thalassiothrix heteromorpha* доминирующей является лауриновая кислота (23,3 и 28,9%, соответственно), а пальмитиновая кислота составляет 6,6 и 2,9%, соответственно. Кислоты С15:0 и С17:0 обычно присутствуют в незначительных количествах до 1-2%; С24:0 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.

Таблица 2

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

Вид	Углеводороды, эфиры стеринов и восков и воска		Триацилглицерины		Неэтерифицированные жирные кислоты		Диацилглицерины, стеролы и спирты		Полярные липиды (фосфолипиды, гликолипиды, хлорофиллы)	
<i>Isochrysis</i> sp.	0.4		2.8		следы		0.2		83.0	
<i>I.galbana</i> (<i>T-ISO</i>)	следы		44.6		0.7		0.8		53.9	
<i>Pavlova lutheri</i> CS-182	0.2	0.2 - 0.5	4.0	4 - 5.8	следы	следы	6.3	6.3	78.3	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	2.1	94.3	84.7
<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 closterium</i>			0.3		1.0		0.3		89.7	
<i>Skeletonema costatum</i>	0.8		1.7	1.3 - 4.5	8.5	7.9 - 17.4	1.7	0.7 - 1.7	84.6	63.6 - 81.9
<i>Thalassionema nitzschiooides</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	

Пальмитоолеиновая кислота 16:1 ω 7, содержание которой варьирует от 0,5 до 44,8% суммы жирных кислот, преобладает у многих видов классов Bacillariophyceae, Prasinophyceae, Prymnesiophyceae. Кислота 16:1 ω 9 составляет 0,1-30,1% суммы жирных кислот. Наиболее высоко содержание этой кислоты у *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae), где она преобладает (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 *Ryratimonas cordata* и *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), где данная кислота преобладает и составляет 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 показано, что 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 значимыми в живом организме являются полиненасыщенные жирные кислоты, которые содержат две или 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 синезеленых водорослей, за исключением *Spirulina 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 *Spirulina 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* рассматривается практически единственным источником этой уникальной кислоты среди МКВ (Romano, 2000). В то же время, высокое содержание ГЛК у *Isochrysis galbana* и *Dunaliella tertiolecta* позволяет включать эти виды в потенциально перспективные 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, 1994).

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). Следует отметить, 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 20:4ω6 у большинства видов МКВ составляет 0,1-8,8%, тогда как у *Porphyridium cruentum* (Bangiophyceae) 14,5-25,4%. Уровень кислоты 18:4ω3 у многих видов достигает 9-26% и данная кислота доминирует (Dinophyceae, Cryptophyceae, Chrysophyceae, некоторые представители Prymnesiophyceae, Prasinophyceae). У многих Bacillariophyceae 18:4ω3 не обнаружена. Содержание кислоты 20:4ω3 у большинства рассмотренных видов МКВ составляет не более 2-3%.

Эйкозапентаеновая кислота 20:5ω3 (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 *Cyclotella pseudostelligera* –35,1% (Desvillettes et al., 1997).

Содержание кислоты 18:5ω3 варьирует от 0,3 до 43,1%. У ряда МКВ эта кислота не идентифицируется - например, у всех исследованных представителей класса Cyanophyceae, у *Cryptocodonium cohnii* (Dinophyceae) и т.д. У многих видов - *Amphidinium carteri* (Dinophyceae), *Emiliania huxleyi* и *Syracospaera carterae* (Chrysophyceae) и ряда других уровень кислоты 18:5ω3 не превышает 8%, а у некоторых представителей класса Dinophyceae, где она доминирует, достигает 20,8-43,1% (*Scrippsiella* sp., род *Procentrum*). Полагают, что эта кислота у некоторых МКВ может образовываться путем укорочения ЭПК (Bell et al., 1997; Mansour et al., 1999a). Сержент с соавторами (Sargent et al., 1995) совершенно определенно считают кислоту 18:5ω3 продуктом укорочения ЭПК.

Кислота 22:5ω6 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 22:6ω3 (ДГК). Содержание ДГК варьирует у разных видов - отсутствует у многих видов классов Prasinophyceae и Bangiophyceae и может достигать 51,12% у *Cryptocodonium cohnii* (Dinophyceae). В основном, содержание ДГК у МКВ составляет 8-15,8% (Bacillariophyceae, Chlorophyceae, некоторые представители Prymnesiophyceae). Следует отметить, что у большинства видов класса Dinophyceae, рода Pavlova отмечается высокое содержание как ЭПК, так и ДГК. Это, по-видимому, в некоторой степени может быть связано с тем, что ЭПК является предшественником ДГК. Особо можно подчеркнуть, что 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 мембранны и осуществляет важную мембраномодулирующую функцию – в значительной степени определяет жидкость мембранны, активность ферментов и участвует в формировании натриевых каналов, обеспечивающих ионный транспорт (Bell et al., 1986). Для многих видов рыб показано, что содержание ПНЖК и ДГК в тканях тесно связано с уровнем видовой и организменной функциональной активности (Шульман, Яковleva, 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, 2001б).

Высокая функциональная и метаболическая активность характерна и для тканей организма человека, где содержится ДГК - мембранные 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 (Leninger, 1993; Brett & Muller-Navarre, 1997; Tocher et al., 1998; Сущик и др., 2002). Следует отметить, что эта кислота очень важна для профилактики атеросклероза и коронарной болезни у человека, так как позволяет снижать уровень плазменных ТАГ и холестерина (Deshnium et al., 2000; Ионов, Басова, 2003а; Ионов, Басова, 2003б; Ионов, Басова, 2003в). 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; Couteau, Mourente, 1997; Титов, 1999; D'Souza, Loneragan, 1999; Амосова и др., 2000). Установлено, что мембранные 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 соавторами (1991) предположение о функциональной необходимости подобных кислот для осуществления фотосинтетических реакций, специфичных для ФС II.

Особо следует подчеркнуть, что, в отличие от всех рассмотренных видов МКВ, у *Prorocentrum* (*Dinophyceae*) обнаружены очень длинноцепочечные высоконенасыщенные жирные кислоты более, чем с 22 атомами С - 27:7ω6 и 28:8ω3 (до 2%) (Mansour et all, 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 имеющейся 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 (Судьина, 1991). Бузи с соавторами (Buzzi et al., 1997) предполагают у рыб наличие новых путей биосинтеза ДГК, осуществляемых не известным уже способом десатурации кислоты 22:5ω3, а десатурацией длинноцепочечной кислоты 24:5ω3 до 24:6ω3, а затем укорачиванием последней до ДГК. Укорачивание углеродной цепи известно для других ПНЖК. Так, предположение о пути укорачивания ЭПК до 18:5ω3 у некоторых видов динофлагеллят высказывает Мансур с соавторами (Mansour et all, 1999в). Таким образом, по-видимому, 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; Крепс, 1981; Sato et al., 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 (Судьина, 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 мембранны 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 Стаббса и Смита (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 мембранный среды (Kasai et al., 1976; Martin et al., 1976; Крепс, 1981). Предположение Дешниума с соавторами (Deshnium et al., 2000) о том, что у *S. platensis* степень ненасыщенности жирных кислот, вероятно, не является ключевым механизмом при температурных изменениях можно поддержать расчетами по достаточной независимости конформационных параметров полиненасыщенных углеводородов от температуры (чем больше степень ненасыщенности, тем слабее связь) (Рабинович, Рипатти, 1990; цит 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 (Allakhverdiev 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, Sargent & Tande, 1987; Henderson & Tocher, 1987; Bourdier & Amblard, 1989; Graeve et al., 1994; Desvillettes et al., 1994; Sargent et al., 1995). Особая 2-моноглицериновая структура, содержащая полиеновую кислоту, позволяет проходить жирным кислотам без изменений через всю пищевую цепь от МКВ до морских млекопитающих (цит по Минюк и др., 1997; Brockhoff et al., 1968).

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., 1997). В этой связи ПНЖК используют в лечении тромбозов, атеросклероза, болезней сердца и т.д. (Simopoulos et al., 1991; Титов, 1999; Амосова и др., 2000; Poisson et al., 2000). Являясь ключевым элементом при развитии и формировании мозга и глазного 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 липиды обеспе-

чивают 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 присутствуют в диете и энергия не тратится на конверсию линоленовой кислоты в длинноцепочечные ЭПК и ДГК (Kanasawa et al., 1979; Langdon, 1981; Webb & Chu, 1983; Pillsbury, 1985; Rodgers & Barlow, 1987). ЭПК и ДГК важны для роста креветок (Kanasawa et al., 1979), рыб (Watanabe, 1982, 1983) и моллюсков (Trider & Castell, 1980; Langdon & Waldock, 1981; Uki et al., 1986), так как эти животные 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). Исходя из этого, МКВ представляют сбалансированную смесь нутриентов и важнейших ПНЖК и в современной марикультуре рассматриваются как оптимальные и наиборма для питания личинок зоопланктона, ракообразных, рыб и моллюсков (Baynes et al., 1979; Volkman et al., 1989; 1993). Так, кислоты 16:1 ω 7 и 20:5 ω 3 без изменений аккумулируются липидами устриц из корма (*Skeletonema costatum*), что значительно улучшает рост моллюсков и повышает качество мяса (Wikford, 1984; Fernandez-Reiriz, Labarta, 1999; Piveteau et al., 2000). Аналогичные закономерности получены и для рыб (Hirano, Suyama, 1985).

Таким образом, морские МКВ, благодаря своему составу и, в первую очередь, наличию ПНЖК, представляют огромный интерес в качестве кормов для марикультуры и сырья 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 (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 ω 1 предложена в качестве хемотаксономического маркера этой токсичной диатомеи при исследовании пищевых цепей (Жукова и др., 1998). К настоящему моменту жирнокислотные биомаркеры обнаружены для отдельных классов МКВ (Volkman et al., 1992; 1998) и роль хемотаксономии в очень неоднозначной систематике водорослей все более возрастает (Малышев, 1989).

УСЛОВИЯ ДЛЯ ВЫРАЩИВАНИЯ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Несмотря на высокую биологическую ценность для человека и животных и несомненную перспективность использования в разных аспектах, ПНЖК из МКВ в мире 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; Dunstan et al., 1993). При культивировании МКВ с целью 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 (линоловой, 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 рассматриваются 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). На-против, 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). *Cryptocodinium cohnii* – морская динофлагеллята, у которой доми-

нируют 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 *Cryptothecodinium 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).

Таблица 3

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

Полиеновая кислота	Содержание	Вид	Класс
			1 2 3 4
18:3 ω 3	32.2	<i>Anabaena spiroides</i>	Cyanophyceae
	11.9-14.2	<i>Chroomonas</i>	Cryptophyceae
	10.5	<i>Pavlova lutheri</i>	Prasinophyceae
	18.9-25.2	<i>Tetraselmis</i>	Prasinophyceae
	28.2-43.5	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	Chlorophyceae
	27.0-41.5	<i>Chlorella</i>	Chlorophyceae
	21.7	<i>Nannochloris atomus</i>	Chlorophyceae
	36.7	<i>Pediastrum duplex</i>	Chlorophyceae
	28.2	<i>Stichococcus</i> sp.	Chlorophyceae
18:3 ω 6	до 40.1	<i>Spirulina platensis</i>	Cyanophyceae
	9.9-12.3	<i>Isochrysis galbana</i>	Prymnesiophyceae
	17.4-35.5	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	Chlorophyceae
20:4 ω 6	14.5	<i>Porphyridium cruentum</i>	Bangiophyceae
	24.3-25.4	<i>Porphyridium</i> sp.	
20:5 ω 3	20.9	<i>Fragilidium</i> sp.	Dinophyceae
	21.8	<i>Olisthodiscus</i> sp.	Chrysophyceae
	до 28.3	<i>Pavlova lutheri</i>	Prymnesiophyceae
	до 28.2	<i>P.salina</i> CS-49	Prymnesiophyceae
	23.5-25.0	<i>Pavlova</i> sp.CS-50	Prymnesiophyceae
	21.5-24.2	<i>Pavlova</i> sp.CS-63	Prymnesiophyceae
	26.1	<i>P.pinguis</i> CS-286	Prymnesiophyceae
	20.9	<i>P.pinguis</i> CS-375	Prymnesiophyceae
	27.1	<i>Diacronema vikianum</i> CS-266	Prymnesiophyceae
	26.0	<i>Coscinodiscus</i> sp.	Bacillariophyceae
	15.6-20.2	<i>Chaetoceros</i> sp.	Bacillariophyceae
	19.3	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	Bacillariophyceae
	25.6	<i>Odontella aurita</i>	Bacillariophyceae
	20.1	<i>Pseudonitzschia pungens</i>	Bacillariophyceae
	35.1	<i>Cyclotella</i>	Bacillariophyceae
	14.7-30.14	<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	Bacillariophyceae
	30	<i>Amphiprora hyalina</i> CS-28	Bacillariophyceae
	30.2	<i>Amphora</i> sp.CS-10	Bacillariophyceae
	20.3	<i>Cylindrotheca fusiformis</i> CS-13	Bacillariophyceae
	20.7	<i>Fragilaria innata</i> CS-121	Bacillariophyceae
	21.0	<i>Navicula</i> sp. CS-46	Bacillariophyceae
	24.2	<i>Nitzschia closterium</i> CS-5	Bacillariophyceae
	25.2	<i>Thalassionema nitzschiooides</i> CS-146	Bacillariophyceae
	21.8	<i>Olishodiscus</i> sp	Prasinophyceae
	37.2	<i>Vischeria punctata</i> sp.CS-142	Prasinophyceae
	35.3	<i>V.helvetica</i> CS-143	Prasinophyceae
	43.2	<i>Eustigmatos vischeri</i> sp.CS-144	Prasinophyceae
	15.8-39.8	<i>Nannochloropsis oculata</i>	Prasinophyceae
	19.4	<i>Nannochloris atomus</i>	Chlorophyceae
	23.3	<i>Porphyridium cruentum</i>	Bangiophyceae
	14.5-20.3	<i>Porphyridium</i> sp.	Bangiophyceae

Продолжение табл. 3

1	2	3	4
22:6ω3	18.8	<i>Scrippsiella</i> sp.	Dinophyceae
	22.0–32.3	<i>Gymnodinium</i> sp.	Dinophyceae
	26.3	<i>Fragilidium</i> sp.	Dinophyceae
	18.3	<i>Prorocentrum mexicanum</i>	Dinophyceae
	22.0	<i>Prorocentrum micans</i>	Dinophyceae
	до 50.1	<i>Cryptocodinium cohnii</i>	Dinophyceae
	14.7–15.5	<i>Pavlova lutheri</i>	Prymnesiophyceae
	15.4–19.4	<i>Isochrysis galbana</i>	Prymnesiophyceae
	12.0–12.9	<i>Isochrysis</i> sp. T-ISO	Prymnesiophyceae
	15.0–15.9	<i>Isochrysis</i> sp.	Prymnesiophyceae

2. Плотность культуры. Этот фактор тесно коррелирует со скоростью роста, но чем больше скорость роста, тем выше содержание ПНЖК. В настоящее время наиболее перспективным признано высоко плотностное 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 (Mortensen et al., 1988), а при отсутствии силикатов подавляется биосинтез ПНЖК у *Cyclotella cryptica* (Shifrin, Chisholm, 1981). На представителях разных классов четко показано, что относительное содержание ЭПК и ДГК с ограничением фосфора снижается (Reitan et al., 1994). Хлорид аммония ингибирует рост культуры *S. platensis*, но приводит к возрастанию ГЛК (Cohen, 1997).

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

5. Температура. При повышении температуры от 18 до 28°C 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 tricornutum* – в 4,5 раз (Scott & Middleton, 1979). Снижается содержание ГЛК у *Spirulina platensis* при повышении температуры от 22 до 40°C (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 темнового 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 – незначительно 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 диатомеи *Odontella aurita* и макрофитов *Chondrus crispus*, выход биомассы, а, соответственно, ПНЖК каждого из видов повышается на 44% по сравнению с монокультурой (Braud, 1998).

Важными параметрами при культивировании являются также соленость, аэрация, тип культиватора и многие другие, влияние которых требует дополнительного рассмотрения в рамках уже другого исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Практически все представленные в обзоре МКВ являются морскими и солоноватоводными видами. Анализ жирнокислотного состава липидов МКВ позволяет заключить, что морские и солоноватоводные виды 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, моноеновыми и полиеновыми жирными кислотами изменяется с ограничением питания (в природе и при культи-

вировании) и может быть показателем физиологического состояния МКВ (Ahlgren et al., 1992; Reitan et al., 1994).

Таким образом, 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 с целью получения ПНЖК.

Особо следует подчеркнуть, что накоплены значительные данные о роли липидов и жирных кислот в адаптациях гидробионтов к условиям среды, в то же время как функциональная роль, превращение и биосинтез жирных кислот МКВ остаются во многом не изученными. Результаты исследований жирнокислотного состава МКВ в значительной степени помогут в разработке биотехнологий для получения с помощью направленного синтеза биологически ценных веществ и выведения штаммов с заданными физиологическими и биохимическими характеристиками. С другой стороны, 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.

Автор выражает глубокую благодарность и искреннюю признательность к.б.н. Тренкеншу Р.П., д.б.н. Сиренко Л.А. и д.б.н. Миничевой Г.Г. за рецензии работы, а также всем сотрудникам, принимавшим участие в обсуждении обзора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Амосова К.М., Кротенко О.В., Широбоков В.П., Конопльова Л.Ф., Брюзгіна Т.С., Афоніна Г.Б. Ліпідкоригуюча та імуномодулююча ефективність нового вітчизняного препарату текому при лікуванні нестабільної стенокардії // Український кардіол. журн. – 2000. - № 1-2. – С. 31-36.
2. Барацков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. – М.: Пищ. пром-сть, 1972. – 336 с.
3. Басова М.М. Половые особенности химического состава черноморского калкана *Psetta maeotica* (Pallas) // Доп. Нац. Акад. Наук Украины. – 2001а. - №2. – С. 171- 176.
4. Басова М.М. Тканевые особенности химического состава черноморского калкана *Psetta maeotica* (Pallas) // Доп. Нац. Акад. Наук Украины. – 2001б. - №3. – С. 168- 173.
5. Водоросли. Справочник /Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
6. Жукова Н.В., Орлова Т.Ю., Айздаайчер Н.А. Жирнокислотный состав как показатель физиологического состояния диатомовой водоросли *Pseudonitzschia pungens* в природной среде и в культуре // Биология моря. -1998. - 24, № 1. - С. 44-49.
7. Ионов В.А, Басова М.М. Коррекция иммуновоспалительных реакций у больных ИБС с нарушением липидного обмена применением микроводоросли *Spirulina platensis*. Тезисы 3-й Междунар. научно-практ. конф-ции “Наука и социальные проблемы общества: медицина, фармация, биотехнология”, 21-23 мая 2003 г., г. Харьков, с. 18.
8. 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 // Вопросы питания РАН. – 2003б. - № 6. - С. 28-31.
9. Ионов В.А., Басова М.М. Опыт применения синезеленой микроводоросли *Spirulina platensis* в программе вторичной профилактики ишемической болезни сердца // Таврический медико-биологический вестник Крымского мединститута. - 2004в. - в печати.
10. Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. – Ленинград: Наука, 1981. – 339 с.
11. Минюк Г.С., Шульман Г.Е., Щепкин В.Я., Юнева Т.В. Черноморский шпрот (связь динамики липидов с биологией и промыслом). – Севастополь, 1997, - 137 с.
12. Рабинович А.Л., Рипатти П.О. О коформационных свойствах и функциях докозагексаеновой кислоты // ДАН СССР. - 1990. - 314, № 3. - С.752-756.
13. Раймонт Джон Э.Дж. Планктон и продуктивность океана: В 2-х т., Т. 1. Фитопланктон/ Пер. с англ. под ред. В.И. Ведерникова, В.В. Сапожникова. – 2-ое изд. – М.: Легк. пром-сть, 1983. – 586 с.
14. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – 597 с.
15. Сиренко Л.А, Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. – Киев: Наук. думка, 1988. – 256 с.
16. Судьина Е.Г., Лозовая Г.И. Основы эволюционной биохимии растений. - Киев: Наук. думка, 1982. – 203 с.
17. Судьина Е.Г. Биохимические исследования в таксономии водорослей // Альгология. – 1991. - № 3. – С. 3 – 16.
18. Сущик Н.Н., Гладышев М.И., Калачева Г.С. и др. Сезонная динамика зоопланктона и содержания незаменимых жирных кислот в сестоне небольшого пруда // Биол. внутр. вод. – 2002. - №2. – С. 60-68.
19. Титов В.Н. Биологическое обоснование применения полиненасыщенных жирных кислот семейства ω-3 в профилактике атеросклероза // Вопр. питания. – 1999. - №3. – С. 34-41.
20. Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб // Гидробиол. журн. - 1990. - 26, № 4. - С. 43-51.
21. Шульман Г.Е., Яковleva K.K. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журн. общ. биол. - 1983. - 44, № 4. - С. 529-540.

22. 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.
23. Юнева Т.В., Шульман Г.Е. и др. Содержание докозагексаеновой кислоты в личинках самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период нереста // Журн. эвол. биох. и физиол. – 1987. – 6. – С. 707 - 710.
24. Ackman R. G., Tocher C. S., McLachlan J. Marine phytoplankton fatty acids // J. of Fish. Research Board of Canada. - 1968. - Vol.25, no.8. - P.1603-1620.
25. 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. Fd Agric.- 1976. - Vol. 27. - P.1132-1136.
26. Ackman R.G. Fish lipids. Part I // Advances in fish science and technology, England: Fishing News Books Ltd.,1980. - P.86-103.
27. 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 Canada. - 1969. - Vol. 26, no. 6. - P.1577.
28. Ahlgren G., Gustafsson I-B., Boberg M. Fatty acid content and chemical composition of freshwater microalgae// J. Phycol. -1992. – 28. - P. 37-50.
29. 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. - Vol. 96.- P.5862-5867.
30. 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 tricornutum* // Phytochemistry. – 2000. – 54. - P.461-471.
31. Alvarez Cobelas M. Lipids in microalgae: a review. Part II: Environment. Grasas y Aceites. – 1989. - Vol. 40, P. 213-223.
32. 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. 1979. – Vol. 53. -- P. 13-18.
33. Baynes S.M., Scott A.P. Unicellular algae in the diet of turbot larvae// Br. Phycol. J.- 1979. – 14.- P.119.
34. Becker E. W. Microalgae biotechnology and microbiology. Cambridge: Cambridge University Press. 1994.
35. Bell M.V., Dick J.R., Pond D.M. Octadecapentaenoic acid in a raphidophyte alga, *Heterosigma akashiwo* // Phytochemistry. – 1997. – 45. – P. 303- 306.
36. 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.
37. Ben-Amotz A., Fishler R., Shneller A. Chemical composition of dietary species of unicellular algae and rotifer with emphasis on fatty acids// Mar. Biol. - 1987. – 95.- P. 31-36.
38. 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.- Vol. 45. – P. 139-153.
39. Bourdier G., Amblard C. Lipids in *Acanthodiaptomus denticornis* during starvation and fed on three different algae // Journ. of Plankton Research. – 1989. – 6. – P. 1201 –1212.
40. Braud J.P. Simultaneous culture in pilot tanks of the macroalga *Chondrus crispus* (Gigartinaceae) and the microalgae *Odontella aurita* (Eupodiscaceae) producing EPA // Actes Colloq. IFREMER. –1998. - № 21. - P. 39-47.
41. 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.
42. Brockerhoff H., Hwang P.C., Hoyle R.J., Litchfield C. Positional distribution of fatty acids in depot triglycerides of aquatic animals // Lipids. – 1968. – 3, № 1. – P. 24-29.

43. Brown M. R., Dunstan G.A., Jeffrey S.W., Volkman J. K., Barrett S.M., Leroi J.-M. The influence of irradiance on the biochemical composition of the Prymnesiophyte *Isochrysis* sp. (clone T-ISO) // J. Phycology. – 1993. – 29. - P. 601-612.
44. Buzzi M., Henderson R. J., Sargent J. R. Biosynthesis of docosahexaenoic acid in trout hepatocytes proceeds via 24-carbon intermediates // Comp. Biochem. Physiology. – 1997. - 116B. - P.263 - 267.
45. 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.
46. Chen F. High cell density culture of microalgae in heterotrophic growth // Trends Biotechnol. – 1996. - 14. - P. 421-416.
47. Chuecas L., Riley J.P. Component fatty acids of the total lipids of some marine phytoplankton // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. – 1969. – 49. – P. 97-116.
48. Cohen Z. The Chemicals of Spirulina. In: *Spirulina platensis (Arthrospira): Physiology, cell-biology and biotechnology* /Ed. A. Vonshak. – London: Bristol, Taylor& Francis, 1997. – P. 175-204.
49. 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.
50. Cohen Z., Cohen S. Preparation of eicosapentaenoic acid (EPA) concentrate from *Porphyridium cruentum* // J. Amer. Oil Chem. Soc.- 1991. - 68. - P.16-19.
51. Cohen Z., Norman H.A., Heimer Y.M. Microalgae as a source of ω3 fatty acids. In: Simopoulos A.P. (ed.), plants in human nutrition. World Rev. Nutr. Diet., Basel, Karger. 1995. - Vol. 77. - P.1-31.
52. Coolbear K. P., Berde C.B., Keough K. M. W. Gel to liquid-crystalline phase transition of aqueous dispersions of polyunsaturated mixed-acid phosphatidylcholines// Biochemistry. - 1983.- 22. - P.1466-1473.
53. Cossins A. R. Homeoviscous adaptation of biological membranes and functional significance. In: Temperature Adaptation of Biological Membranes (Cossins, A. R., Ed.). - 1994. - P.63-76, Portland Press, London.
54. 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.
55. D'Souza F.M.L., Loneragan N. Effects of monospecific and mixed-algae diets on survival, development and fatty acid composition of penaeid prawn (*Penaeus* spp.) larvae // Mar.Biol. – 1999. – 133. – P. 621-633.
56. De Moreno J.E.A., Moreno V. J., Brenner R.R. Lipid metabolism of the yellow clam, *Mesodesma macroides*:2-Polyunsaturated fatty acid metabolism. 1976, Lipids, Vol.11. - P.561-566.
57. Delaunay 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.
58. Deshnium P., Paithoonrangsarid 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 Microbiology Letters. – 2000. – 184. - P.207-213.
59. 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.
60. 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 // Jornal of Plankton Research. – 1994. – 16. – P. 643 – 659.

61. 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. of Applied Phycology.* – 1993.- 5. - P.71-83.
62. 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) // *Phytochemistry.* – 1994. - Vol.35, no.1. - P.155-161.
63. 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.
64. Durand-Chastel H. Production of Spirulina biomass rich in gamma-linolenic acid and sulfolipids // *Bull. de l'Institut oceanographique Monako.* –1999. – 19. – P. 541-546.
65. 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.
66. 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.
67. Farcas T. A possible explanation for the differences in the fatty acid composition of fresh water and marine fishes // *Mag. Acad. Tihanay Biol. Kufatointez. Evk.* – 1971. - 38. – P. 143-152.
68. Fernandez-Reiriz M.J., Labarta U., Albentosa M., Perez-Camacho A. Lipid profile and growth of the clam spat, *Ruditapes decussatus* (L), fed with microalgal diet and cornstarch // *Comp. Biochem. And Physiology.* - 1999. - Part B, 124. - P. 309-318.
69. Graeve M., Kattner G., Hagen W. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods:experimental evidence of trophic markers // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* –1994. – 182. – P. 97 – 110.
70. 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. .
71. Henderson R. J., Leftley J.W., Sargent J. R. Lipid composition and biosynthesis in the marine dinoflagellate *Cryptocodinium cohnii* // *Phytochemistry.* –1988.- 27. - P. 1679-1683.
72. 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.
73. Henderson R.J., Tocher D.R. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish // *Progress in Lipid Research.* – 1987. – 26. – P. 28-347.
74. Hirano T., Suyama M. Effect of dietary micro-algae on the quality of cultured ayu // *J. Tokyo Univ. Fish. Tokyo Suisandai Kemp.* –1985. – 72, № 1. – P. 21-41.
75. Hodgson P.A., Henderson R.J., Sargent J.R., Leftley J.W. Patterns of variationin the lipid class and fatty acid composition of *Nannochloropsis oculata* (*Eustigmatophyceae*) during batch culture // *Journal of Applied Phycology.* – 1991. – 3. - P.169-181.
76. 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. Assoc. U.K.* – 1973. – 61. - P.431-448.
77. Hua-Xueming Chen Deng, Zhou Hongqi, Ding Zhuoping, Zhang Dengli. Effect of salinity on the growth, total lipids and fatty acid composition of microalgae // *J.Shanghai Fish Univ., Shanghai Shuichan Daxue Xuebao.* – 1998. – 7, N suppl. – P. 338-344.
78. Identifying Marine Phytoplankton / Ed. C.R.Tomas. – San Diego ect. – Academic Press. – 1997. – 858 p.
79. 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 // *Fisheries Science.* – 2000. - Vol. 66, No.4. - P. 655-659.
80. *Jeffrey S.W., Brown M.R., Volkman J.K.* Haptophytes as feedstocks in mariculture. In: *The Haptophyte Algae* (ed. J.C.Green and B.S.C. Leadbeater), Clarendon Press, Oxford, 1994. - Systematics Association Special Volume, No.51. - P.287-302.
 81. *Jiang Y., Chen F., Liang S.-Z.* Production potential of docosahexaenoic acid by the heterotrophic marine dinoflagellate *Cryptocodinium cohnii*. // *Process Biochemistry.* –1999. - Vol.34. - P.633-637.
 82. *Jonsson P.R., Berntsson K.M., Andre C., Wangberg S.-A.* Larval growth and settlement of the European oyster (*Ostrea edulis*) // *Marine Biology.* – 1999. – 134. - P.559-570.
 83. *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. - Vol. 63B. - P.295-298.
 84. *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.
 85. *Kates M., Volkani B. E.* Lipid content of Diatoms // *Biochimica Biophysica Acta.* – 1996. – 116. - P. 264-278.
 86. *Langdon C. J., Newell R. E.* Digestion and nutrition in larvae and adults. In: Kennedy VS, Newell RIE, Eble AF (eds). *The eastern oyster Crassostrea virginica.* 1996. Maryland Sea Grant, College Park, P. 231-269.
 87. *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. Assoc. U. K.* – 1981. – 61. - P.431-448.
 88. *Leger C.L., Bouvier S., Fouret G., Sarda P., Descomps B.* Acide docosahexaenoïque et developpment retinien /J. Chevreul et colloque GERLI, Acides gras et sante. Marseille, France, October. – 1994.
 89. *Lehninger A.L., Nelson D.L., Cox M.M.* *Principles of biochemistry.* N.Y.:Worth Publishers. – 1993. – 1010 p.
 90. *Leray C., Chepelle S. et al.* Changes in fluidity and 22:6(n-3) content in phospholipids of trout in testinal brush-boder membrane as related to environmental salinity // *Biochem. Biophys. Acta :Biomembranes.* – 1984. – 778, (M124), N 2. – P. 233 – 238.
 91. *Lewin R.A., Cheng L.* Some lipogenic, eukariotic, picopleuston algae from the Caribbean region // *Phycologia.* – 1989. – 28. - P.96-108.
 92. *Lewis T.E., Nichols P.D., McMeekin T.A.* The Biotechnological Potential of Thraustochytrids // *Mar.Biotechol.* – 1999. – 1, № 6. – P. 580-587.
 93. *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.
 94. *Lovern J.A.* The lipids of marine organisms // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* – 1964. – 2. - P.169-191.
 95. *Lucas A.* La nutrition des larves de bivalves. *Oceanis*, 1982. - Vol. 8, no. 5, P. 363-388.
 96. *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.
 97. *Mansour M.P., Volkman J.K., Jackson A. E., Blackburn S. I.* The fatty acid and sterol composition of five marine dinoflagellates // *J. Phycology.* – 19996. – 35. - P.710-720.
 98. *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.
 99. *Materasi R., Paoletti C., Balloni W., Florenzano C.* Some considerations on the production of lipid substances by micro-algae and cyanobacteria. In: *Algae biomass*, ed. By G. Shelef & C.J. Soeder, Elsevier/North –Holland Biomadical Press, Amsterdam, 1980. - P. 619 - 625.

100. *Moreno V. J., de Moreno J. E., Brenner R. R.* Biosynthesis of unsaturated fatty acids in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Lipids. – 1979. – 14. - P. 15-19.
101. *Morris R.J., Culkin F.* Marine lipids: analytical techniques and fatty acid ester analyses // Oceanogr.Mar.Biol.Annu.Rev. - 1976. - 14. - P.391-433.
102. *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, no.1. - P.173-185.
103. *Olsen Y.* Phosphate kinetics and competitive ability of planktonic blooming cyanobacteria under variable phosphate supply. Dr. Tech. Thesis, University of Trondheim, Trondheim, Norway, 1988. - 58 p.
104. *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 gardnerii* // Lipids. – 1975. – 10. - P. 528-531.
105. *Pascaud M.* The essential polyunsaturated fatty acids of Spirulina and our immune response. In: Spiruline, algue de vie. Algae of life. /Ed. Doumenge F., Durand-Chastel H., Toulemon A. Monaco, Musee Oceanographique, 1993. – 12. – P. 49-58.
106. *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, N1. – P. 105- 110.
107. *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.
108. *Piveteau F., Baud J.-P., Demainay M.* Variation of fatty acid composition of *Crassostrea gigas* cultured with a new procedure using *Skeletonema costatum*// Marine lipids: Proceed. Symp. (Brest, 19-20 Nov., 1998) Plousane, France, IFREMER, 2000, № 27. - P. 183.
109. *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 // Marine lipids: Proceed. Symp. (Brest, 19-20 Nov., 1998) Plousane, France, IFREMER, 2000, № 27. - P.111-122.
110. *Pohl P.* Lipids and fatty acids of microalgae. In Zaborsky, O. R. (Ed.) CRC Handbook of Biosolar Resources, Vol. I, Part I. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1982. - P. 383-404.
111. *Poisson L., Jan S., Ergan F.* Study on lipase-catalysed esterification of arachidonic acid in view of furthe PUFA enrichment of microalgae lipid extracts. Marine Lipids: Proceed. Symp.(Brest 19-20 Nov., 1998) Plousane France IFREMER, 2000. - no.27. - P. 204-211.
112. *Rebolledo Fuentes M.M., Acien Fernandez G.G., Sanchez Perez J.A., Guil Guerrero J.L.* Biomass nutrient profiles of the microalgae *Porhyridium cruentum* // Food Chemistry. – 2000. – 70. - P.345-353.
113. *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.
114. *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.
115. *Rodgers L. J., Barlow C.G.* Better nutrition enhances survival of barramundi larvae // Aust. Fish. – 1987. - Vol. 46, no. 7. - P. 30-32.
116. *Roessler P. G.* Environmental control of glycolipid metabolism in microalgae: commercial implications and future research direction // J. Phycol. – 1990. – 26. - P. 393-399.
117. *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, №3. – P. 289-294.
118. *Sargent J.R., Bell M.V., Henderson R.J.* Protists as sources of (n-3) polyunsaturated fatty acids for vertebrate development // Protistological Actualities, Proceeding of the IIInd European Congress Protist. – 1995. – P. 54 –64.

119. *Sato N., Murata N.* Studies on the temperature shiftinduced desaturation of fatty acids in monogalactosyl diacylglycerol in the blue-green alga (cyanobacterium), *Anabaena variabilis* // Plant Cell Physiol. – 1981. – 22, P. 1043-1050.
120. *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.
121. *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. - Vol.18, no.3. - P. 227-240.
122. *Shifrin N.S., Chisholm S.W.* Phytoplankton lipids:interspecific differences and effects of nitrate, silicate and light-dark cycles // J. Phycol. – 1981. - 17, №2. - P. 374-384.
123. *Shulman G.E., R.M. Love.* The Biochemical Ecology of Marine Fishes: Advances in Marine Biology. L.: Academic Press, 1999. – 36. - 351 p.
124. *Simopolous A.P., Kifer R.R., Martin R.E., Barlaw S.M.* Health effects of ω -3 polyunsaturated fatty acids. Basel, Switzerland: Karger, 1991. - Vol. 74. - P. 448.
125. *Spector D. L.* Dinoflagellate. New York: Academic.- 1984.
126. *StJohn M.A., Lund T.* Lipid biomarkers:linking the utilization of frontal plankton biomass to enhanced condition of juvenile North Sea cod // Marine Ecol. Progr. Series. – 1996. – 131. – P. 75 – 85.
127. *Stryer L.* Biochemistry. Freeman W.H & Co., San Francisco, 1981. - 949 p.
128. *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.
129. *Sukenik A., Carmeli Y., Berner T.* Regulation of fatty acid composition by growth irradiance level in the eustugmatophyte *Nannochloropsis* sp. // J. Phycol. – 1989. - 25. - P. 686-692.
130. *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.
131. *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, № 4. – P. 248-257.
132. *Taub F. B., Dollar A. M.* Control of protein levels in Chlorella // J. Food Sci. – 1965. – 30. - P. 359-364.
133. *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. - Vol. 94 B. - P. 367-374.
134. *Tocher D.R., Leaver M.J., Hodson P.A.* Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturases // Prog. Lipid Res. – 1998. – 37, № 2/3. – P. 73-117.
135. *Tornabene T.G., Bourne T. F., Rziuddin S., Ben-Amitz A.* Lipid and lipopolysaccharide constituents of cyanobacterium *Spirulina platensis* (Cyanophyceae, Nostocales) // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1985. – 22. - P. 121-125.
136. *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.
137. *Uki N., Sigiura M., Watanabe T.* Requirement of essential fatty acids in the abalone *Haliotis discus hannai* // Nippon Suisan Gakkaishi. – 1986. – 52. - P.1013-1023.
138. *Vilchez C., Garbayo I., Lobato M.V., Vega J.M.* Microalgae-mediated chemical proadction and wastes removal // Enzyme Microb. Technol. – 1997. – 20. - P.562-572.
139. *Viron C., Lafosse M., Saunois A., Andre P.* Evaluation of a porous graphitic carbon phase for semi-preparative liquid chromatography of unsaturated fatty acids. Marina lipids: Proceed. Symp. (Brest, 19-20 Nov., 1998) Plousane France, IFREMER, 2000. - no.27, P. 28.

140. 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.
141. Volkman J.K., Dunstan G.A., Jeffrey S.W., Kearney P. S. Fatty acids from microalgae of the genus *Pavlova* // Phytochemistry. – 1991. - Vol.30, No.6. - P. 1855 -1859.
142. Volkman J. K., Barrett S. M., Dunstan G. A., Jeffrey S. W. C30-C32 alkil diols and unsaturated alcohols in microalgae of the class Eustigmatophyceae // Org. Geochem. – 1992. – 18. - P. 131-138.
143. 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.
144. Volkman J.K., Farmer C.L., Barrett S.M., Sikes E.L. Unusual dihydroxysterols as chemotaxonomic markers for microalgae from the order Pavlovales (Haptophyceae) // J. Phycology. – 1997. – 33. - P.1016-1023.
145. 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.
146. Volkman J.K., Barett 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.
147. Wada H., Murata N. Temperature-induced changes in the fatty acid composition of the cyanobacterium, *Synechocystis* PCC6803 // Plant Physiol.- 1990. – 92. - P. 1062-1069.
148. Waldock M.J., Holland D.L. Fatty acid metabolism in young oysters, *Crassostrea gigas*: polyunsaturated fatty acids // Lipids. – 1984. – 19. - P. 332-336.
149. Walne P.R. Experiments in the large-scale culture of the larvae of *Ostrea edulis* L. // Fish Invest. Series II. – 1996. - Vol. XXV. - P. 53.
150. Watanabe T. Lipid nutrition in fish // Comp. Biochem. Physiol. – 1982. - 73 B. - P. 3-15.
151. 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.
152. Webb K.L., Chu F.-L. Phytoplankton as a food source for algae. In: Proc. 2nd. Int. Conf. Aquaculture Nutrition, La. State Univ. Spec. Publ., no.2, ed. By G.D. Pruder et al., World Mariculture Society, Louisiana, 1983. - P. 272-291.
153. 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.
154. Wikfors G.H., Twarog J.W. Jr., 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.
155. Yomgmanitchai W., Ward O. P. ω-3 fatty acid: alternative sources of production // Process Biochem. – 1989. - 24-25. - P. 117-125.

Приложение

Жирнокислотный состав липидов классов Cyanophyceae и Dinophyceae (% суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Anabaena spiro-ides (Desvillettes et al., 1997)	Cyanophyceae										Dinophyceae																				
		Spirulina										Gymnodinium sp.																				
		S. platensis					S. platensis штамм C1 (или Arthrospira sp. PCC 9438) (Deshnium et al., 2000)					Heterocapsa pygmaea (Pillsbury, 1985)		Scrippsiella sp.		Symbiodinium micro-adriaticum		штамм CS 389/1		G. sanguineum		Fragilidium sp.		Prorocentrum								
		Pascaud M., 1993					Cohen, 1997					Mansour et al., 1999a										Mansour et al., 19996	(Pillsbury, 1985)									
T°		—	—	—	35°C	20°C	—	—	22°C	35°C	40°C	26°C	18.5°C										18.5°C	26°C								
Возраст (сут)		—	—	—	—	—	12	—	эксп. фаза	эксп. фаза	—	—	7										позд лог-фаза	эксп. фаза								
Среда		—	—	—	—	—	—	—	среда Зарука, перемеш.		BWM	GS (модификация GP), с добавкой селенитов 10 ⁻³ М										GS	BWM									
Фотопер.		—	—	—	—	—	—	—	12:12	—	—	14:10	12:12										—	14:10								
Освещ-сть		—	—	—	—	—	—	—	—	100 μEm ⁻² s ⁻¹	1.3 10 ⁻² langley min ⁻¹	—	80 μmol photons m ⁻² s ⁻¹										80 μmol photons m ⁻² s ⁻¹	1.3 10 ⁻² langley min ⁻¹								
Режим кул		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	накопител.	накопительный										накопительный	накопит.								
12:0												5.6	накопительный											4.3								
14:0		4.1										6.0	3.2	6.4	2.0	6.5	4.8	0.9	0.8					5.1								
15:0		1.2										0.2		0.3	0.9									0.1								
16:0		28.3	44.0	63.0	25.8	47.0	39.5	31.2	45.1	40	45	46	28.9	9.0	16.3	24.8	24.8	15.6	15.7	14.9			25.9									
17:0												0.1	следы	следы	следы	следы	следы	следы						0.1								
18:0		6.0		1.0	1.7				1	1	2	3.5	0.5	0.8	1.9	1.9	0.8	0.9	0.5					1.0								
24:0														0.8	0.2	0.2	0.3															
Σ насыщ.		40.5											13.6	25.2	30.3	34.1	23.9															
16:1ω9										6	5	4	0.4																			
16:1ω7		8.2											0.5	0.7	19.4	1.5	2.6	0.6	0.5	0.8												
16:1ω5																																
17:1ω8																																
18:1ω9		10.0											4.0	1.2	0.8	1.5	11.8	0.9	1.1	0.8				2.0								
18:1ω7													0.2	0.3	0.6	0.9	0.2	0.5	2.1	1.3												
Σ моноен.		18.6											—	2.1	20.8	3.9	14.6	2.0														
16:2ω7													0.1		0.5																	
16:2ω6																																
16:3ω6																																
16:4ω3																																
18:2ω6		6.3	24.3	9.0	12.0	10.8	16.4	12.1	19.3				5.6	1.5	0.9	5.2	0.7	0.3	3.5	0.7			4.9									
18:3ω6			22.1	13.0	40.1	31.7	32.1	25.5	27.2	27	20	14	0.8	5.2	1.1		0.1															
18:3ω3			32.2										3.4	0.2	0.2	0.4	0.3	1.8	0.3	1.7	0.2			0.4								
18:4ω3													13.0	10.6	11.5	2.5	3.6	8.7	15.3	12.7	9.1											
18:5ω3													8.3	43.1	7.0	20.8	6.4	7.2	36.4	37.6												
20:4ω6															1.1		0.5															
20:4ω3													0.3	1.8	13.5	12.6	14.1	20.9	1.1	1.5				0.4								
20:5ω3																0.5		0.6														
22:5ω6													9.9	18.8	9.9	22.0	24.2	26.3	18.3	22.0				12.7								
22:6ω3																	0.1	0.3														
28:7ω6																																
28:8ω3																																
Σ полинен.		51.3											83.0	52.7	65.9	51.3	74.1															

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов классов Dinophyceae, Cryptophyceae, Raphydophyceae и Prymnesiophyceae (% суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Dinophyceae								Cryptophyceae <i>Rhodomonas salina</i>	Raphydophyceae <i>Olisthodiscus sp.</i> (Ackman et al., 1968)	Prymnesiophyceae										
	<i>Gymnodinium</i> sp. (Reitan et al., 1994)		<i>Cryptocodinium cohnii</i> (Jiang et al., 1999)			<i>Amphidinium carteri</i>					<i>Pavlova lutheri</i>										
	50% μ_{max}	28% μ_{max}	штаммы				Ackman et al., 1968	Volkman et al., 1989			SWM-I	BWM	Ackman et al., 1968		Scott & Middleton, 1979; Baynes et al., 1979						
			ATCC 30 556	ATCC 50 051	RJH	UTEX L 1649															
T°	23 – 25°C		25°C										20°22°C	20°C	10°C	20°C	18°C	23°C	28°C	—	
Возраст(сут)	4 – 5		лог-фаза				14	эксп. фаза	14	эксп. фаза	14		14	7	14	14	—	—	—	—	
Среда	f ₂		Porphyridium				SWM-I	f _E	SWM-I	BWM	SWM-I		SWM-I					—	—	—	
Фотопериод	—		—					—	12:12	—	—	14:10	—	—	—	—	—	—	—	—	
Освещ-сть	80 μ mol photons m ⁻² s ⁻¹		—				7500 lux	70-80 μ Em ⁻² s ⁻¹	7500 lux	1.3 10 ⁻² langley min ⁻¹	7500 lux		5000 lux					—	—	—	
Режим куль.	квазинепрер.		—				накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	
12:0			1.58	0.91	1.54	0.5	0.2	0.1	след	0.5	4.9	0.1	0.1	0.2	0.2						
14:0	5.2	5.5	13.04	19.11	19.51	20.08	3.3	8.6	8.2	7.4	19.3	0.6	11.6	11.0	11.4	5.64	11.9	7.37	1.1		
15:0	0.5	0.3					0.3	0.3	0.2	0.4	0.3	0.1	0.4	0.1	0.2						
16:0	11.5	11.2	19.81	27.98	22.32	19.82	36.0	15.1	12.9	21.8	8.9	21.8	15.1	12.9	15.1	18.43	28.68	28.07	26.0		
17:0							—	0.4	0.2	0.1	—	0.1	—	0.1	—						
18:0	1.6	1.5	12.82	9.15	15.51	10.32	5.7	0.9	0.7	0.2	0.9	0.7	0.4	—	—	3.4	7.07	6.99	0.7		
Σ насыщ			47.25	57.15	58.87	50.71		25.5	22.2												
16:1ω9	2.7	2.5					0.2	0.1	0.2	0.9	0.3	1.0	—	—	—						
16:1ω7								0.5	0.6		3.1										
16:1ω5							—	—		2.8		—	2.0	—	1.1						
18:1ω9	2.3	2.0					7.5	2.9	2.3	0.5	4.5	7.3	0.7	0.7	0.8						
18:1ω7							0.2	3.5	3.2	0.3	0.9	1.1	2.5	0.8	2.5						
20:1ω9	3.9	4.4					—	—		0.1	—	0.2	0.3	0.5	0.5						
Σ моноен								8.6	7.9												
16:2ω7	0.2	0.2					—			0.2	1.0	—	0.3	0.3	0.2						
16:2ω6							—				—	0.3	—	—							
16:3ω6	—	—					—			0.1	—	—	—	—							
16:3ω3							0.1			0.1	—	—	0.1	0.1							
16:4ω3	—	—					0.2			0.1	—	0.6	0.2	—	—						
18:2ω6	1.5	1.9					0.1	11.6	10.5	0.9	1.7	9.5	0.8	1.4	0.7	1.59	1.68	1.46			
18:3ω6							—	3.0	2.6	0.3	0.3	—	0.4	0.9	0.1	2.05	1.37	2.36	2.1		
18:3ω3	4.3	3.7					0.1	11.9	14.2	6.8	4.9	8.0	0.2	0.6	0.2	6.02	4.33	6.00	10.5		
18:4ω3	12.5	13.9					10.1	19.8	21.3	7.9	15.8	24.1	4.6	7.0	4.0	—	0.41	1.96			
18:5ω3	3.9	4.4					—	—		2.9											
20:4ω6	3.2	3.1					—	1.0	0.9	1.2	—	0.1	0.7	0.2	0.3	1.24	1.04	1.66	0.5		
20:4ω3							—	0.9	1.0	1.0	—	—	0.2	—	0.1	4.7	3.93	4.8			
20:5ω3	13.7	13.3					7.4	10.9	11.9	21.8	0.5	3.9	21.9	18.3	16.3	23.85	3.64	5.75	28.3		
22:5ω6			0.81	1.78	0.22	1.59	—			0.4	1.1	0.9	0.8	1.2					1.4		
22:6ω3	32.3	31.9	51.12	40.52	40.61	46.68	25.4	5.7	5.2	3.0	3.9	8.6	10.5	12.8	13.1	5.6	1.29	2.68	6.0		
Σ полиен			52.75	42.85	41.13	49.29	64.8	67.9													

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов класса Primnesiophyceae (% суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Primnesiophyceae																						
	<i>P. lutheri</i>				<i>P. salina</i> CS-49 (Volkman et al., 1991)				<i>Pavlova</i> sp. (Volkman et al., 1991)				<i>P. lutheri</i> (Delauw-	<i>P. lutheri</i> (Jonsson et al., 1999; Berntsson et al., 1997)	<i>P. pinguis</i> (Volkman et al., 1997)	<i>P. lutheri</i> (Dunstan et al., 1993)							
	штамм CS-182 (Volk- man et al., 1989)	штамм CS-182 (Volkman et al, 1991)	50% μ_{max}	5% μ_{max}	штамм CS-50	штамм CS-63																	
	Reitan et al., 1994				конец лог-фазы				конец лог-фазы								лог-фаза						
	T°	20°C	20°C	23 - 25°C	27°C	20°C	20°C	20°C	20°C	20°C	22.6°C	—	12° - 13°C	—	—	—	22°C	лог-фаза	стационарная фаза	22°C			
Возраст (сут)	эксп. фаза	конец лог-фазы	4 -5	стационарная фаза	конец лог-фазы				конец лог-фазы				эксп. фаза	—	—	эксп. фаза	—	стационарная фаза	9	15	30	40	23
Среда	f ₂	f ₃	f ₁				f ₂				f ₁				Conway				GS	—	—	f ₂	—
Фотoper.	12:12	12:12	—	—	12:12				12:12				—				12:12				12:12	—	—
Освещ-сть	70-80μE m ⁻² s ⁻¹	70-80μE m ⁻² s ⁻¹	80 μmol photons m ⁻² s ⁻¹				70-80μE m ⁻² s ⁻¹				70-80μE m ⁻² s ⁻¹				—				80μmol m ⁻² s ⁻¹				100 μmol photons m ⁻² s ⁻¹
Режим кул.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.				накопит.				накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.
12:0	0.3	—	—	—	—				—				—				—				—	—	—
14:0	11.5	13.4	11.9	8.4	7.9	17.8	16.0	14.0	16.5	19.0	22.1	22.8	9.5	4.14	9.34	22.3	14.6	8.8	9.2	10.0	7.9	8.1	
15:0	0.5	0.4	0.5	0.8	0.4	0.5	0.3	0.3	0.4	0.3	0.3	0.2	0.4	2.46	0.5	—	—	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2
16:0	21.3	17.7	22.0	15.5	17.8	18.5	14.1	16.3	13.1	12.5	11.3	11.9	17.7	34.0	42.3	5.3	14.2	17.3	21.4	20.8	23.4	22.8	
17:0	—	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	0.15	0.18	—	—	—	—	—	—	—	—
18:0	0.3	—	—	0.4	0.8	0.2	0.1	0.2	0.6	0.3	0.3	0.3	0.7	8.21	8.57	—	—	0.3	0.3	0.2	0.3	0.3	0.3
Σ насыщ	35.9	32.2	35.8	—	—	37.1	30.5	30.8	30.6	32.1	34.1	35.2	28.4	—	—	—	—	26.7	31.1	31.2	31.9	31.5	
16:1ω9	—	—	—	—	14.9	—	15.2	—	—	—	—	—	0.7	0.93	0.33	—	—	—	—	—	—	—	—
16:1ω7	16.8	14.4	17.4	—	—	4.3	5.4	5.2	10.8	9.2	10.1	10.2	14.5	13.4	6.16	10.3	12.6	14.4	18.9	19.9	23.0	20.9	
16:1ω5	след	—	след	—	—	0.1	0.1	0.1	2.5	2.7	3.5	3.3	—	—	6.8	4.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	
18:1ω9	1.7	1.6	1.8	—	3.5	4.6	0.7	0.2	0.4	0.7	0.4	0.5	0.4	1.3	3.46	3.38	0.8	0.2	0.6	0.6	0.5	1.3	0.8
18:1ω7	1.4	1.2	1.4	—	—	след	след	—	0.2	0.3	0.1	0.2	1.8	2.00	1.4	—	—	2.4	3.2	3.3	3.3	3.4	
20:1ω9	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Σ моноен	20.4	17.4	20.8	—	—	5.2	5.8	5.8	14.2	13.0	14.2	14.1	19.6	—	—	—	—	17.5	22.9	23.8	27.8	25.3	
16:2ω7	0.2	0.3	0.2	0.4	0.4	0.2	0.1	—	0.1	—	0.1	—	0.2	0.73	0.11	—	—	2.1	0.7	1.1	0.7	0.5	
16:2ω6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
16:3ω6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
16:3ω3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
16:4ω3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18:2ω6	1.5	2.3	1.6	2.1	2.6	2.0	1.8	1.9	1.1	1.0	1.8	1.5	2.6	4.02	4.84	1.1	0.8	0.6	0.5	0.4	0.8	0.5	
18:3ω6	0.4	1.1	0.4	—	—	2.4	0.7	1.2	0.5	0.4	0.5	0.6	1.2	—	—	—	—	0.5	0.2	0.2	0.2	0.1	
18:3ω3	1.8	1.6	1.9	2.1	2.6	1.1	1.3	1.4	2.0	1.4	1.4	1.1	3.2	1.21	1.75	0.6	1.0	2.1	1.1	1.1	0.6	0.6	
18:4ω3	6.0	7.5	6.2	5.0	4.4	10.7	15.2	13.6	11.2	11.0	9.3	9.5	7.2	3.25	4.95	11.3	8.0	10.9	7.9	6.6	4.9	6.2	
18:5ω3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
20:4ω6	след	0.6	след	0.5	1.9	0.7	0.4	0.8	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6	—	—	0.23	—	—	—	—	—	—	—
20:4ω3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
20:5ω3	19.7	22.4	20.4	28.3	22.6	25.4	28.2	25.8	25.0	23.5	24.2	21.5	23.2	8.68	14.2	26.1	20.9	27.6	23.1	22.9	17.0	17.7	
22:5ω6	2.0	2.7	2.1	—	—	3.8	4.5	7.4	4.8	6.4	4.2	6.9	1.1	—	—	2.4	11.1	0.9	1.1	0.9	1.5	1.6	
22:6ω3	9.4	10.7	9.7	15.5	14.7	11.0	10.9	10.2	9.2	8.4	9.3	7.7	10.3	1.22	1.65	9.7	7.8	7.9	8.1	7.9	9.2	11.2	
Σ полиен	42.0	50.4	43.4	—	—	57.8	63.7	63.3	55.2	54.9	51.7	50.7	50.9	—	—	—	—	54.0	44.0	42.5	36.8	40.4	

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов класса Primnesiophyceae (%суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Продолжение приложения. Жирнокислотный состав липидов класса Primnesiophyceae (%суммы жирных кислот)																					
	Isochrysis sp.	I. galbana				Tahitian Isochrysis (Delaunay et al., 1993)	Isochrysis sp. (Dunstan et al., 1993)				I. galbana (Jonsson et al., 1999; Berntsson et al., 1997) ТАГ ФЛ	I. galbana (Scott & Middleton, 1979; Baynes et al., 1979)				Isochrysis sp. T-ISO (Brown et al., 1993)						
		T/ISO (Pillsbury, 1985)	Fernandez-Reiriz et al., 1999; Walne, 1996	50% μ _{max}	5% μ _{max}		Reitan et al., 1994	22.6°C	22°C				---	---	18°C	23°C	28°C	25°C				
T°	20°C	26°C	18°C	23 – 25°C		22.6°C			22°C				---	---	18°C	23°C	28°C	25°C				
Возраст (сутки)	эксп. фаза	эксп. фаза	стад. фаза	4 - 5	стад. фаза	эксп. фаза	9, лог-фаза	15 лог-фаза	31 лог	23 стад. фаза		---	---	---	---	---	поздняя лог-фаза					
Среда	f ₂	BWM	—		f ₂	Conway		f ₂				---	---	---	---	---	f ₂					
Фотoper.	12:12	14:10	—	—	—	—		12:12				---	---	---	---	---	12:12					
Освещенность	70-80 μE m ⁻² s ⁻¹	1.3 10 ² langley min ⁻¹	9900 lux	80 μmol photons m ⁻² s ⁻¹		—	100 μmol photon m ⁻² s ⁻¹				—	---	---	---	---	50 μE m ⁻² s ⁻¹	100 μE m ⁻² s ⁻¹	250* μE m ⁻² s ⁻¹	250 μE m ⁻² s ⁻¹			
Режим	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накоп.	накопит.	накоп.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.					
12:0	след	2.1																				
14:0	16.0	18.8	14.3	11.4	12.2	19.2	18.4	16.6	13.9	16.0	7.47	19.9	1.3	5.81	9.46	9.66	17.8	17.0	17.0	17.4		
15:0	0.5	0.4	0.9			0.6	0.4	0.3	0.2	0.3	3.14	1.07						0.8	0.4	0.9	0.8	
16:0	14.5	12.0	17.0	14.5	18.8	12.2	9.3	11.5	12.6	14.1	27.6	22.1		15.95	23.09	17.42	10.5	11.4	13.3	13.3		
17:0	след	0.7	0.9			—					0.65	0.42										
18:0	0.2	0.3	9.9		0.7	0.6	0.1	0.2	0.1	0.4	16.3	3.7	0.5	4.2	5.69	3.91	0.2	0.3	0.5	0.3		
Σ насыщ	32.2	32.2	43.5			32.6	28.2	28.6	26.8	30.9								29.5	29.6	32.4	32.4	
16:1ω9	0.3	0.1	1.4	4.2	3.3	0.6				0.84	1.08						4.48	4.59	4.42			
16:1ω7	4.2	3.8	2.7			4.1	5.0	2.9	3.2	2.9	5.57	7.94								0.1	0.2	0.1
16:1ω5	—					след				след										5.0	4.9	5.8
18:1ω9	20.1	13.6	17.6	16.1	24.7	16.7	7.6	16.7	15.1	25.6	11.4	9.35	14.4	22.69	11.54	11.47	7.3	8.5	11.4	11.6		
18:1ω7	1.3	1.5	1.1			0.8	2.3	0.9	1.7	1.4	1.24	1.6						1.1	1.1	1.4	1.5	
20:1ω9	0.2	—		—	—	—																
Σ моноен	26.1	17.4	23.2			22.1	15.2	20.6	20.3	30.0								13.9	14.9	19.2	19.2	
16:2ω7	0.5	0.5		—	—	0.3	1.4	0.8	0.3	0.6	1.45	1.47		0.91	1.87	1.91	0.8	1.1	1.1	1.1		
16:2ω6	—			—	—																	
16:3ω6	—	0.3		—	—												1.00	—	1.37			
16:3ω3	—	—		—	—																	
16:4ω3	—	0.2		—	—																	
18:2ω6	2.5	4.0	2.8	8.6	5.3	6.7	3.7	4.5	4.5	3.7	5.81	3.82		4.72	3.37	4.53	2.5	1.9	1.6	1.7		
18:3ω6	2.4	0.8	0.2			0.9	2.0	1.4	0.7	0.3				12.3	6.93	7.47	9.93	0.7	0.5	0.3	0.3	
18:3ω3	3.6	5.6	3.2	4.5	4.1	5.8	5.7	4.7	5.8	3.9	2.72	5.82	3.8									
18:4ω3	17.4	19.4	11.7	15.4	11.3	13.5	26.8	24.2	25.4	17.1	5.48	18.7		—	—	0.58	24.9	26.0	20.1	20.6		
18:5ω3	2.5	—	1.1	—	—	3.8	2.5	1.4	0.3	0.7							5.9	5.6	4.7	4.8		
20:4ω6	—	0.8	—	0.9	—	0.1	след	след	0.1		6.5	1.34	1.22	1.45								
20:5ω3	0.2	—	0.5	0.9	0.2	0.4	0.8	0.6	0.6	0.5	1.69	0.95	4.3	0.45	—	1.0	6.1	6.91	7.35			
22:5ω6	1.8	1.2	1.5			2.1	1.4	1.9	2.3	1.4				2.2	2.52	2.58	2.77	1.7	1.5	1.5	1.5	
22:6ω3	8.3	7.9	8.0	19.4	15.4	9.5	9.5	9.0	10.2	6.8	0.62	0.65	3.7	4.41	2.59	2.35	12.5	12.3	12.9	12.0		
Σ полиен	41.3		33.3			44.1	54.5	49.0	50.7	35.6							56.6	55.5	48.4	48.4		

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов классов Primnesiophyceae и Bacillariophyceae (%суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Primnesiophyceae		Bacillariophyceae																					
	<i>Isochrysis</i> sp. (Brown et al., 1993)	<i>Diacronema viktorinum</i> CS-266 (Volkman et al., 1997)	<i>Coscinodiscus</i> sp. CS-151	<i>Rhizosolenia setigera</i>	Chaetoceros						Thalassiosira													
			<i>Chaetoceros</i> sp. (Reitan et al., 1994)	<i>C. calcitrans</i> (Volkman et al., 1997)	<i>C. gracilis</i> (Volkman et al., 1989)	ТАГ	ФЛ	<i>T. weissflogii</i> (Yuzaburo Ishida et al, 2000)	Воздух	5%CO ₂	10%CO ₂	20%CO ₂	<i>T. weissflogii</i> (Ackman et al, 1968)	<i>T. pseudo-nana</i> (Volkman et al, 1989)										
Т°	25°C	12°-13°C	20°C	23-25°C	12-13°C	20°C			20°C	25°C			20-22°C	20°C										
Возраст	поздняя лог-фаза	эксп.	конец лог-фазы	4-5	стад.	эксп.	лог.							17.5										
Среда	f ₂	GS	f ₂	f ₂	GS	f ₂								SWM-1	G ₁									
Фотопериод	12:12	12:12	12:12	—	12:12	12:12								—		12:12								
Освещенность	500 μE m ⁻² s ⁻¹	1000 μE m ⁻² s ⁻¹	80 μmol m ⁻² s ⁻¹	70-100 μE m ⁻² s ⁻¹	80 μmol photons m ⁻² s ⁻¹	80 μmol m ⁻² s ⁻¹	70-80 μE m ⁻² s ⁻¹							7500 lux	70-80 μE m ⁻² s ⁻¹									
Режим	накопит.	накопит.	накопит.	квазин	накоп.	накопит.	накоп.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.								
14:0	17.3	16.5	14.4	10.5	17.6	7.0	8.4	17.3	17.5	11.6	8.68	8.8	11.6	14.4	11.1	6.4	8.2	8.4	8.0	7.9	14.3			
15:0	1.2	0.8		0.4	0.4	0.7	0.3	0.7	0.8	1.32	0.66	1.0	1.2	1.6	1.4	1.1	2.1	1.2	2.3	1.0	0.8			
16:0	12.1	12.8	8.9	16.5	16.4	16.1	20.8	19.3	10.7	32.5	20.2	23.3	17.8	20.3	19.0	29.4	31.5	34.7	30.8	23.2	11.2			
17:0								0.1	0.3	0.3	0.67	0.3	0.2							0.2	0.1			
18:0	0.2	0.2			1.3	2.7	2.4	0.8	0.8	5.01	5.07	4.1	3.1	0.9	1.0	1.0	1.1	1.1	1.1	0.3	0.7			
Σ насыщ	31.3	30.9		28.0	36.6			38.2	30.2			38.7	35.5									27.2		
16:1ω9	0.1	0.2						17.7	18.4	0.4	2.9	3.05												
16:1ω7	5.5	5.1	14.9	14.6	17.7			20.5	30.0	25.1	15.2	33.4	26.8							44.8	18.0			
16:1ω5				0.2	0.3				0.1			0.1	0.2											
18:1ω9	10.6	10.7	1.8	1.0	0.4	3.7	5.3	1.1	2.8	2.38	2.23	3.6	6.0							0.2	0.5			
18:1ω7	1.5	1.4		3.2	7.6			0.7	0.2	0.56	0.31	1.7	3.9	0.4	0.9	0.9	1.0	0.6	0.5	0.1	0.1			
20:1ω9				---	0.5	0.3		0.1					след								0.2			
Σ моноен	18.2	17.7		21.0	27.2			22.8	33.8			40.0	38.5									19.5		
16:2ω7	1.0	1.1		0.6	1.4	1.7	1.9	1.3	3.5	3.79	4.59	2.9	2.4									2.7		
16:2ω6														0.8	1.1	0.6	0.5	0.4	0.6	0.4				
16:3ω4				4.9	1.0	6.5	3.4	8.5	8.0			2.3	2.2									12.7		
16:4ω3																								
18:2ω6	1.5	1.8	1.1	1.6	1.9	1.1	2.1	1.0	0.8	1.63	3.60	0.5	0.7								0.3	0.4		
18:3ω6	0.2	0.2	15.0	0.8	0.5			1.3	0.4			0.8	1.1								0.2	0.2		
18:3ω3	4.2	4.2		0.6	0.6	0.3	0.3	след	1.08	1.44				1.0	0.9	0.2	след	след	0.2		0.1	0.1		
18:4ω3	19.4	19.1	13.2	3.5	1.7	2.9	2.1	1.0	0.5			0.2	1.2									5.3		
18:5ω3	5.7	5.9				0.5	0.3																	
20:4ω6			0.4	1.1	1.0	5.4	8.7	2.5	5.7			4.5	6.2								0.5	0.3		
20:4ω3				0.5				0.2	0.2	0.15	0.35	след	след								0.1	0.3		
20:5ω3	0.5	0.3	27.1	26.0	17.5	20.2	15.6	16.4	11.1	7.87	25.2	4.6	5.7	10.6	13.9	10.3	7.7	6.3	6.6	8.0	19.3			
22:5ω6	1.7	1.9	2.4	0.7				0.1													0.2			
22:6ω3	15.0	15.8	7.7	4.6	6.1	5.4	3.0	1.1	0.8	0.36	1.01	0.3	0.4	2.3	4.6	1.8	1.2	0.8	1.6	2.2	3.9			
Σ полисен	50.2	51.2		51.0	36.2			35.7	33.7			19.8	24.8										52.6	

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов класса Bacillariophyceae (%суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Bacillariophyceae																	
	<i>Skeletonema costatum</i> (Volkman et al., 1989) et al., 1968	<i>Odontella aurita</i> (Braud, 1998)	<i>Pseudonitzschia pungens</i> (Жукова и др., 1998)	<i>Cyclotella criptica</i>		Phaeodactylum tricornutum												
						Scott & Middleton, 1979; Baynes et al., 1979			Alonso et al., 2000 Скорость протока									
				Ackman et al., 1968	Desvillettes et al., 1997	Ackman et al., 1968			0.006h ⁻¹	0.012h ⁻¹	0.024h ⁻¹	0.036h ⁻¹	0.012h ⁻¹	0.012h ⁻¹	0.024h ⁻¹	0.024h ⁻¹		
									5 mmol	2 mmol	5 mmol	5 mmol	2 mmol	N	N	N	N	
Т°	20°C	20 22°C																
Возраст(сут)	лог-фаза	14		14.2-15.8°C	20°C	20 22°C			20 22°C	---	18 °C	23 °C	28 °C					
Среда	f ₂	SWM-1		цвечение	200	14			14					20 °C				
Фотoperиод	12:12	—		природная	f	SWM-1			SWM-1					7	3.5	1.75	1.15.	
Освещ-сть	70-80μE m ⁻² s ⁻¹	7500 lux		естеств	12:12	---			—					7	3.5	1.75	1.75	
Режим культ.	накопит.	накопит.		—	3500 lux	7500 lux			7500 lux					стационарная				
				—	накоп.	накопит.			накопит.		накопит.			модификация Molina Grima et al., 1994				
														естеств.				
														1200 μE m ⁻² s ⁻¹				
12:0	след	0.2			0.2	0.6	0.1		0.1					8.4	7.8	8.4	7.6	
14:0	20.1	32.7	13.07	16.0	7.2	7.2	2.0	7.8	0.7	2.2	6.4	5.4		8.1	8.7	10.7	11.3	
15:0	1.2	1.4	1.13	0.5	1.5	1.3	0.8	0.2										
16:0	16.5	6.9	20.90	8.5	25.8	27.8	11.6	26.6	15.4	10.6	24.5	23.8	9.4	10.5	11.3	12.9	12.0	
17:0	0.6	0.3	2.24	0.4	0.6	0.3		0.1						11.3	12.0	27.3	15.8	
18:0	0.8	0.1	1.38	1.3	16.1	0.3	3.3	0.5	6.5	6.02	8.6	8.03					19.5	
Σ насыщен.	39.2						17.7							накопит.				
16:1ω9																		
16:1ω7	28.6	21.0	21.03	29.3	9.9	42.4	5.2	46.8		24.7	21.4	22.8	18.7	25.8	22.7	20.4	17.9	22.5
16:1ω5	0.6	1.4				0.3		0.1						30.1		24.6	28.1	
18:1ω9	1.4	0.3	1.97	1.4	16.1	0.4	5.1	0.9		6.03	6.89	6.61		0.9	0.2	0.7	0.5	
18:1ω7	0.1					0.1		0.2						0.5	1.3	0.6	0.6	
20:1ω9							0.1							1.0	3.6	0.7	1.3	
Σ моноен.	32.0					10.7												
16:2ω7	3.3	0.8				1.3	4.8	1.2		2.3	1.26	2.00	1.9					
16:2ω6																		
16:3ω4	3.7	2.3				4.1		0.1	2.9		1.85	2.55	2.16	8.2	9.9	10.5	10.8	9.0
16:4ω3																		
18:2ω6	2.2	1.1	1.31	1.0	3.4	0.3	3.7	1.0		1.77	2.31	2.75	2.6	2.6	1.6	1.5	2.1	1.5
18:3ω6	0.3	0.3	0.59			0.1		0.3		1.71	1.21	1.92						1.5
18:3ω3	0.3	0.3	0.57				2.6	0.3		1.64	3.79	3.68						
18:4ω3	2.2	2.2			0.9	1.3	2.6	5.2	0.1	0.6		0.61	0.95					
18:5ω3																		
20:4ω6					0.9	0.3		0.5	0.2	3.7	0.97	2.47	1.13	0.9	0.4	1.1	1.1	0.5
20:4ω3	след						0.1				2.16	2.06	2.6					
20:5ω3	6.0	13.8	25.55	20.1	5.1	7.5	35.1	8.6	15.2	30.14	2.92	7.2	25.7	25.3	27.8	29.0	27.9	14.7
22:5ω6		0.4								1.4	1.22	1.16	1.77					22.5
22:6ω3	2.0	1.7	2.54	4.2	1.5	0.9	6.5	0.8	0.9	2.41	0.58	0.93	1.8	1.7	2.0	2.5	2.0	1.0
Σ полиен.	26.1						71.6											1.9

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов классов Bacillariophyceae и Prasinophyceae (% суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Bacillariophyceae (Dunstan et al., 1994)										Prasinophyceae																	
	<i>Phaeodactylum tricornutum</i> (Reitan et al., 1994)		Amphi-prora hyalina CS-28	Amphora sp. CS-10	Cylindrotheca fusiformis CS-13	<i>Fragilaria innata</i> CS-121	<i>Haslea osrearia</i> CS-250-2	<i>Navicula</i> sp. CS-46	<i>Cylindrotheca closterium</i> CS-5	<i>Thalassionema nitzschiioides</i> CS-146	<i>Thalassiothrix heteromorpha</i> CS-132-8	<i>Tetraselmis</i> sp. (Ackman et al., 1968)	<i>Tetraselmis suecica</i> (Volkman et al., 1989)	<i>Tetraselmis chui</i> SWM-1	<i>Pyramimonas cordata</i> CS-140	<i>Coccoid prasinophyte</i> CS-126	<i>Rysnocoscus provasolii</i> CS-185											
	50% μ_{max}	5% μ_{max}																										
T°	23–25°C		20°C		25°C		20°C		28°C		20°C		20°C		20°C	20°C	16°C											
Возраст (сут)	4–5		стад.		конец лог-фазы										14	лог-фаза	14											
Среда	f ₂		f ₂										SWM-1	f ₂	f ₂	SWM-1	f ₂											
Фотoperиод	—		12:12										12:12		12:12													
Освещ-сть	80 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$		70–100 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$										7500 lux	70–80 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$		30 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$												
Режим культ.	квазин	накоп.	накопит.										накоп.	накоп.	накоп.	накоп.	накопит.											
12:0			7.1	6.0	8.7	1.4	8.6	4.9	8.2	23.3	28.9	0.1	0.1	0.7														
14:0	7.5	7.5	0.3	0.4	0.6	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.3	0.8	0.6	0.9	0.2	0.2	1.3	3.2										
15:0	0.6	0.3										0.1	0.3	0.3	—	след	1.0	0.1										
16:0	17.4	22.7	10.7	14.6	20.0	25.2	20.4	21.3	7.2	6.6	2.9	19.7	20.3	24.0	19.9	13.4	26.3	20.2										
17:0												0.2	след	0.3														
18:0	0.9	1.0	0.2	0.3	0.4	0.8	0.8	0.4	0.1	0.5	0.6	0.3	0.9	0.6	0.3	1.3	0.5	0.5										
Σ насыщ			19.2	21.9	30.1	28.2	33.2	27.2	15.9	30.9	32.7		22.3	26.8	20.6	14.9	30.5	24.1										
16:1ω9	18.4	25.6										1.0	0.9	1.2	0.3	1.0	0.5	0.8										
16:1ω7			20.1	13.6	19.7	26.3	28.6	34.4	22.8	17.1	14.6	1.9	0.3	0.3	0.1	0.8	0.2	0.2										
16:1ω5			0.1	0.1	0.6	0.1	0.3	0.4	0.8	0.3	0.1	---	---	---	---													
18:1ω9	3.4	7.7	1.1	0.6	0.6	0.6	0.9	0.4	0.1	0.3	0.7	8.8	12.0	14.5	6.8	0.2	0.7	2.2										
18:1ω7			2.3	0.2	0.3	4.3	1.6	0.3	0.2	1.4	3.9	3.0	0.4	1.1	3.0	14.8	0.8	0.1										
20:1ω9	0.6	1.4										1.6	1.6	2.6	2.5	---	---	—										
Σ моноен			25.0	16.4	21.4	31.6	31.7	37.0	25.4	20.3	23.7		16.7	20.5	15.9	23.6	3.7	6.5										
16:2ω7	2.2	0.4	2.1	2.0	1.1	0.8	1.1	0.2	0.9	3.9	1.9	---	---	---	---	—	—	—										
16:2ω6												---	1.1	1.8	0.1	0.1	1.9	0.3										
16:3ω4	4.6	1.7	9.5	21.6	5.0	4.8	10.6	4.1	9.8	14.1	3.2	0.7	---	---	---													
16:4ω3	0.9	0.5										14.7	13.7	7.9	15.9	14.3	8.2	14.5										
18:2ω6	1.6	2.4	1.4	0.8	1.5	0.8	0.5	2.9	0.5	0.6	1.4	3.3	13.8	13.9	4.6													
18:3ω6			0.3	0.2	2.8	0.4	0.7	0.7	0.5	0.7	0.7	0.6	0.7	2.7	0.4	след	5.6	0.7										
18:3ω3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.1	0.1	1.0	0.2	---	0.1	0.1	18.9	11.1	4.6	25.2	4.6	3.0	5.2										
18:4ω3	3.2	2.2	5.5	0.9	2.0	1.1	0.9	0.9	3.5	0.1	0.6	7.5	8.4	4.8	6.1	25.6	16.4	26.3										
18:5ω3	0.6	1.4													3.4	2.6	10.6											
20:4ω6	0.5	0.2	0.8	0.5	4.9	5.6	0.2	0.5	4.0	3.5	2.2	1.3	1.5	2.1	0.6		1.4											
20:4ω3			0.2	0.8	0.7	0.2	0.7	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.1	0.6	0.1		0.1											
20:5ω3	26.4	22.1	30.0	30.2	20.3	20.7	12.2	21.0	24.2	25.2	12.9	7.5	4.3	5.3	8.0	0.4	10.7	0.2										
22:5ω6			след		0.8		след		1.1	0.1	0.2					4.1		0.4										
22:6ω3	5.3	2.5	1.9	0.7	1.1	---	3.3	2.6	2.4	1.0	1.6	1.4	след	след		4.5		7.4										
Σ полинен			55.8	61.7	48.5	40.2	35.1	35.8	58.7	48.8	43.6		59.5	49.7	63.0	60.6	62.8	68.9										

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов классов Prasinophyceae и Chlorophyceae (%суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Prasinophyceae				Chlorophyceae													
	Tetraselmis sp. (Reitan et al., 1994)		Micromonas pusilla (Dunstan et al., 1992)		Vischeria (Volkman et al., 1999)		Eustigmatos vischeri CS-144 (Volkman et al., 1999)		Nannochloropsis									
	50% μ_{max}	5% μ_{max}	CS-98	CS-170	<i>V. punctata</i> CS-142	<i>V. helvetica</i> CS-143	<i>N. salina</i> CS-190	<i>N. oculata</i> CS-216	<i>N. oculata</i> CS-179	штамм CS-246	<i>N. sp.</i>	штамм CS-246	<i>N. oculata</i> (Dunstan et al., 1993)					
	T°	23-25°C	20°C	27°C	17.5°C		20°C		27°C				Volkman et al., 1993	22°C				
Возраст(сут)	4-5	стад. фаз	конец лог-фазы		конец лог-фазы		середина и конец лог-фазы – через 7 суток						9 (лог)	15 (лог)	3 (лог)	17(стад)	23(стад)	
Среда		f_2		G_2		BB		f_E		f_2				f_2				
Фотопериод	---		12:12		12:12		12:12		12:12					12:12				
Освещ-сть	80 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$		30 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$		80 $\mu\text{ mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$		70-80 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$							100 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$				
Режим культ.	квазинакопит.	накопит.	накопит.	накопит.	накопит.		накопит.		накопит.				накопит.	квазинепрер.	накопит.	накопит.		
14:0	1.2	0.9	4.4	6.7	1.0	1.5	3.9	5.0	3.3	4.6	5.4	5.1	5.5	5.0	5.4	4.8	5.8	5.4
15:0	—	1.0	след	0.3	0.9	1.0	1.3	0.5	0.4	0.5	0.6	0.3	0.4	0.3	0.3	0.3	0.4	0.4
16:0	15.2	17.6	13.6	20.6	21.8	19.7	17.2	27.8	17.8	14.2	20.1	21.6	27.0	16.4	22.7	20.3	27.7	33.3
17:0					0.6	0.6	0.5											
18:0	2.2	1.9	1.0	1.8	0.5	0.4	0.4	1.0	0.9	0.6	0.6	0.5	0.8	0.3	0.4	0.3	0.4	0.6
Σ насыщ			19.0	29.5				34.5	22.4	20.0	26.8	27.5	33.7	22.3	29.3	26.2	34.4	39.7
16:1 ω 9	2.8	7.8	0.1	0.2				0.1	—	0.1	след	—	—					
16:1 ω 7			0.7	0.5	20.1	22.8	20.6	31.8	26.6	29.4	20.9	22.1	23.3	21.8	19.7	21.2	19.6	24.4
16:1 ω 5								0.4	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1					
18:1 ω 9	25.4	35.5	0.3	1.0	4.2	3.3	1.5	8.3	7.7	6.3	4.6	2.2	2.3	2.1	5.3	4.1	9.0	11.9
18:1 ω 7			5.5	10.8	1.8	1.2	1.0	0.2	0.9	0.3	0.5	0.6	0.7	0.6	0.6	0.5	0.4	0.5
20:1 ω 9	1.7	2.2	след	0.1														
Σ моноен			11.5	15.4				41.1	36.4	37.4	26.9	25.9	27.5	25.8	26.6	27.0	29.6	37.3
16:2 ω 7	2.4	1.2	0.2	---				0.3	0.4	0.8	0.7	0.8	0.6	1.0	0.5	0.4	0.2	0.1
16:2 ω 6			—	0.2														
16:3 ω 4	—	—						0.1	0.1	0.2	след	0.2	0.1					
16:4 ω 3	5.7	3.6	20.4	15.5														
18:2 ω 6	6.4	3.6	0.1	1.1	8.6	6.5	5.2	1.5	2.9	2.0	2.7	2.3	2.2	1.7	1.7	1.8	1.3	0.9
18:3 ω 6			след	0.5				0.4	0.3	0.3	0.8	0.9	0.8	0.9	0.5	1.0	0.4	0.4
18:3 ω 3	14.6	8.8	1.4	8.1	1.8	5.8	2.1	0.2	0.4	0.1	0.9	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
18:4 ω 3	9.0	3.6	20.7	16.4														
18:5 ω 3	—	—	16.7	2.2														
20:4 ω 6	1.5	0.9	—	—				4.0	7.1	8.8	6.4	5.9	5.1	6.1	6.7	7.4	6.3	3.9
20:4 ω 3			след	0.1														
20:5 ω 3	10.8	9.4	0.3	1.6	37.2	35.3	43.2	16.1	28.4	28.8	33.1	34.4	28.0	39.8	33.4	34.7	25.9	16.4
22:5 ω 6	0.5	—	8.5	7.5				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22:6 ω 3								—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28:7 ω 6																		
Σ полиен	69.1	54.7						24.2	40.8	42.2	45.7	46.0	38.2	50.1	43.1	45.4	34.3	21.8

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов класса Chlorophyceae (% суммы жирных кислот)

Условия культивиро- вания	Chlorophyceae															
	<i>Nannochloropsis oculata</i> (Hodgson et al, 1991) 20°C															
Т°	20°C															
Возраст (час)	0	1.5	3	6	9	12	15	18	12	50	132	158	236	276	0	48
Среда	S88, утроенная концентрация KNO ₃ и KHPO ₄															
Фотопериод	---															
Освещ-сть	80 μmol photons m ⁻² s ⁻¹ накопительный															
Режим культ.	12:0															
	14:0	3.2	3.1	3.3	3.3	3.6	3.2	3.2	3.1	2.6	4.3	4.2	4.2	4.4	4.1	3.2
	15:0															
	16:0	15.9	14.8	14.0	15.3	17.5	19.3	23.0	24.2	33.3	27.1	15.4	13.4	14.6	17.3	17.1
	17:0															
	18:0	1.4	0.8	0.7	0.7	0.8	0.9	0.9	0.8	2.2	1.6	0.6	0.5	0.8	0.7	0.7
	Σ насыщ	21.0	19.2	18.5	19.8	22.4	23.9	27.6	28.9	39.6	31.6	20.6	18.4	20.0	22.8	22.4
	16:1ω9															
	16:1ω7	25.7	25.8	25.6	24.8	26.0	25.1	25.4	25.4	25.6	32.0	28.2	27.0	24.0	24.9	26.1
	16:1ω5															
	18:1ω9	2.9	2.3	2.4	2.4	2.7	3.2	3.0	2.5	3.7	3.9	2.9	2.2	1.9	2.3	3.8
	18:1ω7															
	20:1ω9															
	Σ моноен	30.0	29.6	29.4	28.6	30.1	29.6	29.6	29.1	29.3	37.1	31.6	29.6	26.5	27.7	30.2
	16:2ω7															
	16:2ω6															
	16:3ω4															
	16:4ω3															
	18:2ω6	2.6	2.4	2.4	2.0	1.8	1.9	2.0	1.9	2.4	2.7	2.2	2.1	1.5	1.6	2.8
	18:3ω6															
	18:3ω3															
	18:4ω3															
	18:5ω3															
	20:4ω6	4.1	4.2	4.1	4.3	4.0	4.0	3.8	3.8	2.0	3.2	4.1	4.2	3.8	4.0	5.1
	20:4ω3															
	20:5ω3	30.8	32.9	33.8	32.7	31.0	29.9	28.1	27.8	15.8	19.5	32.6	36.1	39.2	35.7	30.6
	22:5ω6															
	22:6ω3															
	28:7ω6															
	Σ полиен	39.5	41.4	42.2	41.1	38.7	38.0	36.4	36.2	23.2	27.8	40.8	44.6	46.6	43.4	40.2
																26.1

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов класса Chlorophyceae (% суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Chlorophyceae														
	<i>Nannochloropsis oculata</i> (Hodgson et al, 1991)							<i>Dunaliella tertiolecta</i>							
								Delaunay et al, 1993	Pillsbury, 1985	CS-175 (Volkman et al, 1989)	Scott & Middleton, 1979; Baynes et al., 1979				
То								22.6°C	26°C	20°C	---	18°C	23°C	28°C	20-22°C
Возраст (час)	120	168	216	264	291	312	360	эксп. фаза	эксп. фаза	лог-фаза	---	—	—	—	7 сут 14 сут
Среда				S88				Conway	BWM	f ₁		—	—	—	SWM-1
Фотопериод				—				естеств.	14:10	12:12		—	—	—	—
Освещ-сть				80 μmol photons m ⁻² s ⁻¹				—	1.3 X 10 langley min ⁻¹	70-80μE m ⁻² s ⁻¹		—	—	—	7500 lux
Режим культ.				накопительный				накопит.	накопит.	накопит.		накопительный		накопительный	
12:0									0.6	след				1.0	0.2
14:0	4.6	4.4	4.0	3.9	4.0	4.0	3.6	0.5	0.5	0.2	0.48	1.18	1.63	1.86	1.3 0.5
15:0								0.1	0.1	след					0.7 1.3
16:0	19.0	22.4	27.0	27.1	26.8	26.4	27.4	19.3	12.2	14.7	19.7	15.51	16.12	21.36	13.4 17.6
17:0								0.1	0.1	0.1					0.4 0.1
18:0	0.9	1.0	1.1	1.0	1.1	1.1	1.4	0.5	0.5	0.4	1.9	4.36	5.27	5.55	1.0 0.4
Σ насыщ	25.1	28.4	32.7	32.5	32.5	32.1	32.9	20.4		15.4					
16:1ω9								0.8	0.4	0.1	1.5	1.76	1.89	1.99	0.2 0.2
16:1ω7	28.3	26.1	28.4	28.6	29.4	29.7	29.9	0.2	1.7	0.1					1.5 0.3
16:1ω5															— —
18:1ω9	4.0	4.5	4.6	5.2	5.7	6.0	7.5	6.4	4.5	2.0	15.5	13.16	8.8	6.94	2.3 1.4
18:1ω7									2.6	0.9	0.3				1.1 1.0
20:1ω9								—	0.7	—					0.3 0.1
Σmonoен	32.6	30.9	33.4	34.2	35.5	36.1	37.9	10.0		5.2					
16:2ω7								2.0	1.4	—	2.5	1.71	1.60	2.46	— —
16:2ω6										0.7					1.2 2.2
16:3ω4								—	—	—	1.9	1.2	1.27	—	— —
16:4ω3								16.3	0.1	21.0					24.4 16.5
18:2ω6	1.8	1.6	1.9	2.4	2.7	2.9	3.4	9.5	6.1	4.8		5.98	6.44	5.23	5.6 5.1
18:3ω6								3.5	4.1	2.7	26.5	35.48	32.59	17.36	4.1 5.8
18:3ω3								35.1	31.2	43.5	1.4	3.41	2.39	4.06	28.2 37.4
18:4ω3								0.5	1.2	1.0	3.3	0.3	—	9.82	0.6 1.2
18:5ω3								—	—	—					
20:4ω6	4.4	4.0	4.1	4.4	4.4	4.3	3.4	—	—	—		2.22	3.59	2.09	— —
20:4ω3								—	—	—	1.2	4.15	4.72	4.36	— —
20:5ω3	28.2	26.4	20.6	18.6	18.6	18.2	15.4	—	—	—		1.29	2.69	5.51	— —
22:5ω6								—	—	—	1.0	0.52	1.06	2.8	— —
22:6ω3								—	—	—	0.9	0.95	1.48	след	— —
28:7ω6															
Σ полинс	36.0	34.2	29.7	28.3	28.1	27.7	24.7	67.0		77.9					

Продолжение Приложения. Жирнокислотный состав липидов классов Chlorophyceae и Bangiophyceae (% суммы жирных кислот)

Условия культивирования	Chlorophyceae							Bangiophyceae	
	<i>Pediastrum duplex</i> (Desvileilles et al., 1997)	<i>Chlorella protothecoides</i> CS-41	<i>Chlorella</i> sp. CS-247	<i>Chlorella</i> sp. CS-195	<i>Stichococcus</i> sp.	<i>Nannochloris atomus</i>		<i>Porphyridium cruentum</i> (Poisson et al., 2000)	<i>Porphyridium sp.</i> (Ackman et al, 1968)
						50% μ_{\max}	5% μ_{\max}		
	Dunstan et al, 1992					Reitan et al., 1994			
T°		20°C	20°C	27°C	20°C	23 – 25°C		20°C	20°C
Возраст (сут)	---	середина лог-фазы					4 - 5	стац.	лог-фаза
Среда		MBLNB ₂	f ₂				f ₂	f ₂	
Фотопериод		12:12					---		12:12
Освещенность		30 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$					80 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$	70-80 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$	
Режим культ.		накопительный					квазин	накопит.	накопит.
12:0									накопительный
14:0		1.3	0.2	0.5	0.6	0.4	5.5	2.7	след
15:0		0.9	0.2	0.3	0.5	0.2	0.7	0.3	0.5
16:0		16.8	15.5	23.6	21.8	24.5	22.1	22.3	0.6
17:0									36.5
18:0		2.5	0.5	0.9	0.8	0.5	4.5	6.9	20.1
Σ насыщ		21.5	16.3	26.8	24.1	26.5			22.1
16:1ω9			0.3	0.7	1.0	0.4	17.7	14.5	1.3
16:1ω7		5.1	0.8	0.7	1.7	2.1			3.9
16:1ω5									0.6
18:1ω9		6.4	3.5	2.2	2.4	0.8	7.6	20.7	0.2
18:1ω7			1.7	1.1	1.2	0.9			0.4
20:1ω9		0.5							0.4
Σ моноен		12.0	8.3	8.9	11.7	8.4			0.2
16:2ω7							0.6	1.1	16.6
16:2ω6		3.0	5.1	5.4	4.4	4.9			4.2
16:3ω4									
16:4ω3		10.8							
18:2ω6		8.0	9.6	19.8	14.1	18.3	4.3	7.3	10.3
18:3ω6		след							5.0
18:3ω3		36.7	41.5	27.0	32.9	28.2	4.9	7.5	21.7
18:4ω3		след					1.3	1.2	2.7
18:5ω3									0.2
20:4ω6							7.9	3.2	0.5
20:4ω3									14.5
20:5ω3									24.3
22:5ω6							19.4	9.6	1.1
22:6ω3									25.4
28:7ω6									23.3
Σ полиен			75.2	64.0	64.1	65.0			20.3
							59.0		14.5
									0.2
									0.8
									0.4
									0.2
									0.2
									0.5

ПРЕПРИНТ

М.М.Басова

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ ЛИПИДОВ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ (ОБЗОР)

Подп. в печать 17.11.2003. Формат 60Х84 1/8 Бум. офсетная №1 Печать офсетная
Печ. л. 4,5 Усл. печ. л. 4,18 Тираж 300 экз. Заказ 43

НПЦ “ЭКОСИ-Гидрофизика”, 99011 Севастополь, ул.Ленина, 28