

approach in the work of the teacher of physics are complex integrated skills, which should be formed in the process of continuous practical training of future professionals.

Keywords: *competence approach, competence, methodological competence, structure of methodical competence.*

УДК 577.115.3:577.161.4

Михайленко Н. Ф.

ПОЛІЕНАСИЧЕНІ ЖИРНІ КИСЛОТИ ВОДОРОСТЕЙ: ВЛАСТИВОСТІ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ЗАСТОСУВАННЯ

Водорості широко використовують у біотехнології для одержання цінних хімічних сполук, серед яких особливий інтерес представляють поліненасичені жирні кислоти. В короткому огляді підсумовано та проаналізовано сучасні дані про особливості жирнокислотного складу водоростей та можливості його модифікації. Охарактеризовано основні галузі застосування поліненасичених жирних кислот у медицині. Наведено рекомендації щодо вживання поліненасичених жирних кислот як незамінної складової раціону людини. Розглянуто поточний стан і перспективи комерційного застосування водоростей як основних первинних продуцентів довголанцюгових поліненасичених омега-3 жирних кислот.

Ключові слова: *водорості, поліненасичені жирні кислоти, омега-3 кислоти, омега-6 кислоти, докозагексаєнова кислота, ейкозапентаєнова кислота*

Водорості є надзвичайно різноманітною групою рослинних організмів з високою здатністю до адаптації. Широкі можливості їх біотехнологічного застосування далеко не в останню чергу визначаються обов'язковою складовою частиною біомаси – ліпідами. Середній вміст ліпідів у клітинах водоростей може варіювати від кількох відсотків до 70% і більше [16], хоча частіше зустрічаються цифри від 12 до 25% [1; 15]. Невід'ємною частиною більшості молекул ліпідів є їхні ацильні (жирнокислотні) залишки.

У вільному стані жирні кислоти в живих організмах практично не зустрічаються. Натомість вони утворюють ацильні ланцюги більш складних молекул ліпідів. Такими молекулами є, по-перше, фосфо- і гліколіпіди – складові клітинних мембран, а по-друге, тригліцериди – запасні сполуки, джерело карбону та енергії [5; 15].

Структура жирних кислот водоростей. Залежно від наявності подвійних зв'язків жирні кислоти поділяють на насичені та ненасичені, які значно відрізняються за конфігурацією. У насичених кислотах вуглеводневий ланцюг може приймати будь-яку конформацію завдяки повній свободі обертання навколо кожного окремого зв'язку. Однак найбільш вірогідною є повністю витягнута форма, оскільки вона енергетично вигідніша. У ненасичених кислотах обертання навколо подвійних зв'язків неможливе, і це обумовлює жорсткий перегин вуглеводневого ланцюга. У природних жирних кислотах *цис*-конфігурація подвійного зв'язку приводить до перегину ланцюга під кутом приблизно 30°. У випадку ж *транс*-конфігурації подвійного зв'язку конформація вуглеводневого ланцюга мало відрізняється від конформації насичених ланцюгів. Подвійні зв'язки у *цис*-конфігурації надають ланцюгу жирної кислоти вигнутого та скороченого вигляду. Така структура має велике біологічне значення, особливо по відношенню до ліпідів мембран, адже ненасичені жирні кислоти забезпечують високу плинність, гнучкість і вибірну проникність мембранного бішару.

На противагу традиційній хімічній номенклатурі, в якій положення подвійних зв'язків у молекулі жирної кислоти позначають відносно її карбоксильного кінця, у роботах з біохімії, фізіології та медицини перевагу віддають іншому способу найменування. Внаслідок специфіки механізму біосинтезу, в переважній більшості

природних поліненасичених жирних кислот (ПНЖК) подвійні зв'язки розділені метиленовими групами. З точки зору виконання жирними кислотами різноманітних біологічних функцій, першочергове значення має розташування подвійного зв'язку, першого відносно метильного кінця жирнокислотного залишку. Найбільш значимими в процесах метаболізму, згідно з такою номенклатурою, є кислоти n-9, n-6 і n-3 родин, або, відповідно, ω 9, ω 6 і ω 3 кислоти (рис. 1).

Поширеність жирних кислот у представників різних груп водоростей. З точки зору жирнокислотного складу ліпідів, водорості є об'єктами з унікальним біотехнологічним потенціалом. Якщо до складу ліпідів вищих рослин входить переважно невелика кількість жирних кислот (до 7-8), то мікрowodорості часто мають набагато різноманітніший набір насичених і ненасичених вищих карбонових кислот з довжиною ланцюга від 12 до 28 атомів карбону, серед яких велику частку становлять довголанцюгові поліненасичені ω 3 і ω 6 кислоти.

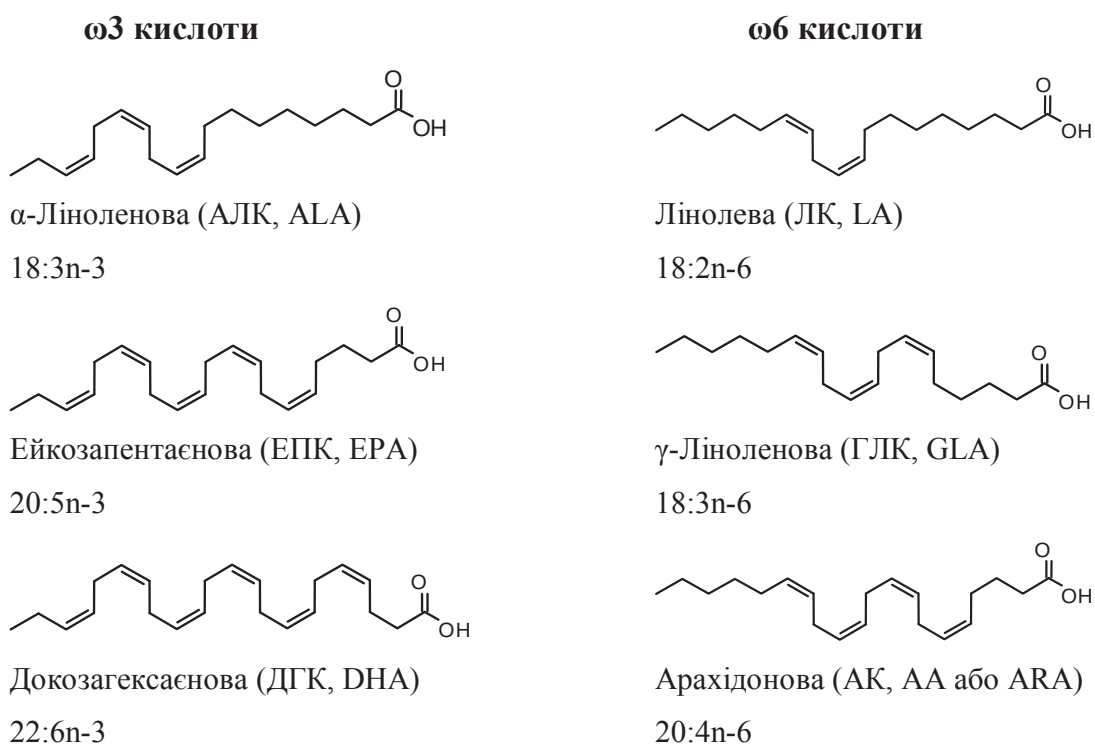


Рис. 1. Структура основних ω 3 і ω 6 і кислот водоростей

Головною насиченою кислотою ліпідів водоростей у більшості випадків є пальмітинова (16:0). Ліпідам мікрowodоростей здебільшого притаманний високий вміст ненасичених жирних кислот, які можуть мати від 1 до 6 (інколи до 8) подвійних зв'язків. При порівнянні з вищими рослинами, у складі ліпідів водоростей частіше зустрічаються C_{16} і C_{18} кислоти з чотирма подвійними зв'язками та γ -ліноленова кислота. Довголанцюгові жирні кислоти (C_{20} та C_{22} , інколи довші) зустрічаються в основному в галотолерантних видів і переважно є високоненасиченими [4].

Прісноводні водорості найчастіше містять ті ж самі жирні кислоти, що й вищі рослини, проте в інших співвідношеннях [4]. Більшість жирних кислот у цих водоростей зазвичай мають парне число атомів карбону – від 14 до 18. Для прісноводних водоростей характерні вищий вміст C_{16} жирних кислот і нижчий – C_{18} кислот (особливо α -ліноленової), ніж у листі вищих рослин. Морські ж види переважно відзначаються

набагато ширшим спектром жирних кислот; помітною їх ознакою є велика кількість ПНЖК, відмінних від α -ліноленової кислоти [1; 4].

Жирнокислотний склад водоростей значною мірою залежить від їх таксономічного положення. У прокаріотичних організмів – ціанобактерій (синьозелених водоростей) – довжина жирнокислотних ланцюгів не перевищує 18 атомів карбону. Якісний і кількісний склад жирних кислот еукаріотичних мікробіотів є надзвичайно різноманітним. Зелені водорості здебільшого мають подібний до вищих рослин жирнокислотний склад – з домінуванням C_{16} і C_{18} кислот, як насичених, так і ненасичених [3]; часто у них утворюються великі кількості ненасичених C_{18} кислот. Кілька видів містить багато ейкозапентаєнової кислоти. У динофлагеллят переважають ПНЖК – докозагексаєнова, ейкозапентаєнова та стеаридонова ($18:4n-3$), а також пальмітинова. Червоні водорості багаті на ненасичені довголанцюгові жирні кислоти, головним чином C_{20} – ейкозапентаєнову та арахідонову. Найкращими продуцентами $\omega 3$ ПНЖК серед морських макрофітів є представники червоних і бурих водоростей, а також зелені водорості роду *Ulva* [9].

Вміст жирних кислот у межах одного і того ж виду може істотно відрізнятися у різних класів ліпідів. Запасні ліпіди, такі як тригліцериди, часто містять набагато менше ПНЖК, ніж полярні фосфо- і гліколіпіди [4]. У стаціонарній фазі росту в багатьох мікробіотів підвищується вміст тригліцеридів, проте цей процес супроводжується зростанням у ліпідах відносної кількості насичених і мононенасичених жирних кислот і, як наслідок, зниженням вмісту ПНЖК [1; 5]. Причиною цього є те, що насичені і моноєнові жирні кислоти дають більше енергії при окисненні, ніж полієнові, і, отже, забезпечують більшу ефективність запасання ліпідів.

На загальну кількість жирних кислот та їх взаємні співвідношення значною мірою впливають фактори оточуючого середовища. Так, зниження температури, відсутність або дефіцит нітрогену в середовищі культивування стимулюють нагромадження ПНЖК. Відомо, що відносний вміст ейкозапентаєнової і докозагексаєнової кислот у мікробіотів падає при нестачі фосфату [10]. При сильному освітленні синтезується більше насичених і мононенасичених жирних кислот, у той час як низька інтенсивність світла стимулює утворення ПНЖК [15]. Значну увагу оптимізації умов культивування водоростей з метою підвищення вмісту ліпідів і цінних жирних кислот приділяють в Інституті ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України.

Фармацевтичні властивості поліненасичених жирних кислот. Позитивний вплив поліненасичених жирних кислот на стан здоров'я є загальновизнаним і широковідомим. У першу чергу вживання $\omega 3$ ПНЖК – докозагексаєнової (ДГК) та ейкозапентаєнової (ЕПК) – запобігає виникненню і прогресуванню хвороб серцево-судинної системи (рис. 2). Численні твердження на користь цього з'являються, починаючи з 1970-х років. Саме тоді було доведено, що ескімоси Гренландії, у раціоні яких переважає морська риба, набагато рідше страждають на інфаркт міокарда [6].

Жирні кислоти $\omega 3$ ряду знижують рівні загального холестерину і тригліцеридів у плазмі крові, покращують співвідношення між ліпопротеїнами високої і низької щільності. Доведено, що $\omega 3$ жирні кислоти зменшують запалення, у той час як більшість $\omega 6$ жирних кислот (за винятком γ -ліноленової) стимулюють розвиток запальної реакції. Показана важливість ЕПК і ДГК при лікуванні розсіяного склерозу, деяких видів раку (молочної залози, товстого кишечника, простати), ревматоїдного артриту, інсулінонезалежного цукрового діабету, виразкового коліту, хвороби Крона, хронічного обструктивного захворювання легень, бронхіальної астми, псоріазу та інших захворювань шкіри, опіків, депресій, порушень уваги, синдрому гіперактивності в дітей та хвороб старечого віку, таких як хвороба Альцгеймера, остеопороз та пов'язана з віком дегенерація жовтої плями [13].

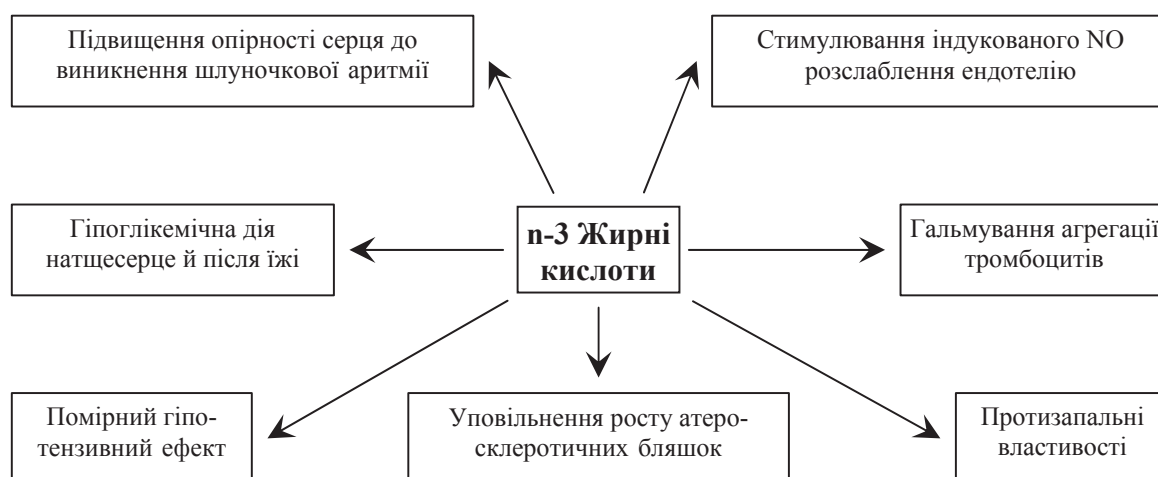


Рис. 2. Можливі механізми зниження ризику серцево-судинних хвороб при дії $\omega 3$ жирних кислот [18]

За результатами нещодавніх досліджень, $\omega 3$ ПНЖК, на додаток до власної токсичності по відношенню до певних типів ракових клітин, сприяють ефективному проникненню молекул лікарських речовин крізь плазматичні мембрани клітин пухлин [17].

Достатнє вживання $\omega 3$ жирних кислот під час вагітності знижує ризик передчасних пологів і малої ваги новонародженої дитини. ДГК необхідна для правильного розвитку мозку і очей у плода і новонародженого. Вона є головною структурною жирною кислотою сірої речовини мозку й сітківки ока ссавців, обов'язковою складовою серцевого м'яза і сперматозоїдів [18].

Терапевтичні властивості γ -ліноленової кислоти (ГЛК) часто недооцінюють у порівнянні з довголанцюговими ПНЖК (ЕПК і ДГК). ГЛК є ефективним засобом при лікуванні таких захворювань як atopічна екзема, ревматоїдний артрит, розсіяний склероз, шизофренія, полегшує прояви передменструального синдрому [18]. Вона може стримувати ріст пухлин і утворення метастазів; *in vitro* була показана її здатність руйнувати уражені ВІЛ Т-лімфоцити. У фітотерапії рекомендується широко застосовувати рослини, які містять ГЛК, для лікування запальних і автоімунних захворювань.

Арахідонова кислота (АК) є найбільш розповсюдженою ПНЖК у тканинах людини, в основному вона входить до складу фосфоліпідів [18]. Як і ДГК, ця кислота необхідна для розвитку мозку в дітей. АК є попередником для біосинтезу ейкозаноїдів – гормоноподібних сигнальних молекул.

Уміст поліненасичених жирних кислот у раціоні харчування. Строго кажучи, абсолютно незамінними (есенційними) жирними кислотами (відомими як вітамін F) для хребетних є лише дві: $\omega 6$ ліолева кислота (ЛК) і $\omega 3$ α -ліноленова кислота (АЛК). Саме вони не можуть бути синтезовані *de novo*, проте можуть слугувати прекурсорами для біосинтезу всіх інших $\omega 6$ і $\omega 3$ ПНЖК (рис. 1). До частково незамінних відносять $\omega 3$ докозагексаєнову (ДГК) і ейкозапентаєнову (ЕПК) кислоти та $\omega 6$ арахідонову (АК) і γ -ліноленову (ГЛК) кислоти [11; 15]. Рідше у складі ПНЖК-вмісних продуктів зустрічаються такі $\omega 3$ кислоти як стеаридонова (18:4) та докозапентаєнова (22:5) [6].

Показано, що довголанцюгові (більше 18 атомів карбону) ПНЖК у хребетних синтезуються лише в обмежених кількостях [2; 9]. Так, у людини ефективність перетворення АЛК на ЕПК становить 8% для чоловіків і 21% для жінок, а ефективність

перетворення АЛК на ДГК – відповідно 4% і 9%.

Таким чином, на додаток до незамінних жирних кислот бажано вживати і довголанцюгові ПНЖК, причому особливо важливим є достатнє надходження $\omega 3$ кислот – ДГК і ЕПК. За рекомендацією Європейської агенції з безпеки харчових продуктів, добова сумарна доза ЕПК і ДГК має становити 250 мг [12]. Співвідношення між $\omega 6$ і $\omega 3$ кислотами у продуктах харчування має більше значення, ніж абсолютний вміст цих кислот [2; 14]. Вважають, що дієта з надлишковим вмістом $\omega 6$ кислот, як згадувалося вище, може сприяти розвитку запалень, а також підвищувати здатність крові до зсідання [9]. За різними джерелами, оптимальним співвідношенням між $\omega 6$ і $\omega 3$ жирними кислотами вважають від 1:1 до 4:1. ВООЗ рекомендує дотримуватися співвідношення, меншого за 10:1 [9]. У той же час для типового “західного” раціону воно може сягати 30:1. Така незбалансованість зумовлена значним споживанням м'яса і рослинних олій – продуктів з високим вмістом $\omega 6$ ПНЖК.

Сучасні продукти тваринного походження (м'ясо, молоко, яйця) зараз містять набагато менше ДГК, ніж кілька десятиліть тому. Причиною є те, що в раціоні худоби і птиці значно знизилася (в деяких випадках до повної відсутності) частка зелених кормів, а листя рослин є основним джерелом $\omega 3$ α -ліноленової кислоти (АЛК) для травоядних тварин. В їх організмі АЛК перетворюється, хоч і повільно, на ДГК, яка і нагромаджується в тканинах. Корми ж на основі зерна містять в основному тригліцериди, більшість жирнокислотних залишків яких представлена насиченими і мононенасиченими ($\omega 9$) жирними кислотами. Наприклад, після відгодовування корів травною співвідношення $\omega 6$ / $\omega 3$ жирних кислот в яловичині складає 2:1, а зерном – 4:1. Тому зараз рекомендують додавати до кормів для тварин риб'ячий жир чи багату на АЛК лляну олію (2, 18).

Водорості – перспективні продуценти поліненасичених жирних кислот. Найбільш традиційними джерелами довголанцюгових $\omega 3$ ПНЖК є риба, переважно морська, і риб'ячий жир, причому ЕПК зазвичай домінує в риби-фітофагів, а ДГК – у хижаків [1]. Однак використання риб'ячого жиру потребує вживання певних заходів безпеки. Так, маленьким дітям, вагітним і матерям-годувальницям рекомендується уникати споживання риб'ячого жиру в значних кількостях, оскільки в ньому можуть накопичуватися важкі метали (ртуть, свинець, нікель, арсен, кадмій) діоксини чи інші стійкі гідрофобні токсичні речовини (хоча загалом для інших груп людей його корисність для здоров'я набагато перевищує ризик) [18]. До того ж, у тригліцеридях риб'ячого жиру досить важко контролювати й регулювати відносний вміст ПНЖК [8]. Враховуючи те, що ПНЖК риб'ячого жиру в кінцевому підсумку походять від мікроводоростей [19], ці організми заслуговують на пильну увагу як придатне для широкомасштабного виробництва джерело довголанцюгових жирних кислот.

У табл. 1 наведено приклади водоростей-продуцентів окремих ПНЖК, як потенційно перспективних, так і застосовуваних на практиці. Особливе значення має промислове одержання ДГК. Ця жирна кислота міститься в дуже обмеженій кількості продуктів, в основному в жирній рибі та м'ясі тварин, відгодованих зеленими кормами. Також її було знайдено в грудному молоці, проте в коров'ячому молоці вона відсутня. Серед мікроводоростей штами, багаті на ДГК, здебільшого належать до динофлагелат [2].

При дотриманні вегетаріанської дієти запаси ДГК в організмі сильно знижуються, і компенсувати їх не вдається навіть споживанням великих кількостей α -ліноленової кислоти з їжею. Тому для вегетаріанців доповнення раціону продуктами, що містять ДГК, є абсолютно необхідним, і в цьому випадку ПНЖК, одержані з водоростей, є оптимальним рішенням проблеми.

Т а б л и ц я 1

Основні водорості-продуценти ПНЖК [16]

Жирна кислота	Продуцент
γ-Ліноленова (ГЛК)	<i>Spirulina</i> sp., <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Dunaliella tertiolecta</i>
Арахідонова (АК)	<i>Porphyridium</i> sp., <i>Parietochloris incisa</i>
Ейкозапентаєнова (ЕПК)	<i>Nannochloropsis</i> sp., <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Phaeodactylum tricornutum</i> , <i>Porphyridium purpureum</i> , <i>Nitzschia laevis</i> , <i>Navicula</i> sp.
Докозагексаєнова (ДГК)	<i>Cryptocodinium cohnii</i>

Немовлята, які знаходяться на штучному вигодовуванні, звичайно не одержують ДГК. Починаючи з 1990 року, низка міжнародних організацій (у тому числі ВООЗ) рекомендує включати ДГК до складу дитячого харчування для немовлят, щоб зробити його більш подібним до жіночого молока [2; 18]. Хоча багатим на довголанцюгові ω3 ПНЖК продуктом є риб'ячий жир, зараз він вважається непридатним для годування немовлят через згадану вище проблему його можливого забруднення. Тому найбільш розповсюдженим джерелом ДГК, яке зараз використовується в цій галузі, є вирощувана в гетеротрофних умовах морська динофітова водорість *Cryptocodinium cohnii* [16]. До 30% маси сухої речовини цього організму складають жирні кислоти, з яких приблизно половина припадає на ДГК [3]. В олії, яку одержують з *C. cohnii*, міститься 40-50% ДГК у формі тригліцеридів [2].

У недавніх дослідженнях було показано, що ДГК, одержана з водоростей сильніше пригнічує ріст пухлин, ніж риб'ячий жир [7].

Висушена біомаса деяких мікрowodоростей уже певний час пропонується на ринку як джерело ЕПК, хоча на теперішній час у продажу ще немає виділеної з водоростей очищеної олії з високим вмістом цієї жирної кислоти [18].

Біомаса водоростей декількох видів (*Nannochloropsis*, *Isochrysis*, *Tetraselmis*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Phaeodactylum*, *Porphyridium*) продається як джерело поліненасичених жирних кислот для застосування в аквакультури. З метою підвищення виходу ПНЖК з біомаси успішно застосовуються полікультури водоростей [1; 16].

Таким чином, одержання ПНЖК-вмісних продуктів з водоростей є багатообіцяючим напрямком біотехнології.

Шляхом зваженого добору видів і штамів водоростей та регулювання фізичних і хімічних параметрів середовища культивування можна створювати системи, які продукують специфічні жирні кислоти в комерційних масштабах. Удосконалення виробництва ПНЖК з водоростей може відбуватися також за рахунок успіхів у клітинній і молекулярній біології та рекомбінантних технологіях. Подальші дослідження мають бути сфокусовані на покращенні продукційних систем і генетичній модифікації об'єктів; у такому разі продукти з водоростей можуть стати ще більш різноманітними та економічно конкурентоспроможними.

Використана література:

1. Басова М. М. Жирнокислотный состав липидов некоторых видов микроводорослей / М. М. Басова // Альгология. – 2005. – № 4. – С. 415-436.
2. Apt K. E. Commercial developments in microalgal biotechnology / K. E. Apt, P. W. Behrens // J. Phycol. – 1999. – 35, № 2. – Р. 215-226.
3. Behrens P. W. Microalgae as a source of fatty acids / P. W. Behrens, D. J. Kyle // J. Food Lipids. – 1996. – № 4. – Р. 259-272.

4. *Harwood J. L.* Membrane lipids in algae / *J. L. Harwood* // *Lipids in photosynthesis: structure, function and genetics* / Eds. P.-A. Siegenthaler, N. Murata. – Dordrecht; Boston; London : Kluwer Acad. Publ., 1998. – P. 53-64.
5. *Hu Q.* Microalgal triacylglycerols as feedstocks for biofuel production: perspectives and advances / *Q. Hu, M. Sommerfeld, E. Jarvis, M. Ghirardi, M. Posewitz, M. Seibert, A. Darzins* // *Plant Journal*. – 2008. – № 4. – P. 621-639.
6. *Jump D. B.* Omega-3 fatty acid supplementation and cardiovascular disease / *D. B. Jump, C. M. Depner, S. Tripathy* // *Journal of Lipid Research*. – 2012. – № 12. – P. 2525-2545.
7. *Kato T.* Influence of omega-3 fatty acids on the growth of human colon carcinoma in nude mice / *T. Kato, R. L. Hancock, H. Mohammadpour, B. McGregor, P. Manalo, S. Khaiboullina, M. R. Hall, L. Pardini, R. S. Pardini* // *Cancer Lett.* – 2002. – № 1-2. – P. 169-177.
8. *Patil V.* Fatty acid composition of 12 microalgae for possible use in aquaculture feed / *V. Patil, T. Källqvist, E. Olsen, G. Vogt, H. R. Gislerød* // *Aquaculture Int.* – 2007. – № 1. – P. 1-9.
9. *Pereira H.* Polyunsaturated fatty acids of marine macroalgae: potential for nutritional and pharmaceutical applications / *H. Pereira, L. Barreira, F. Figueiredo, L. Custódio, C. Vizetto-Duarte, C. Polo, E. Rešek, A. Engelen, J. Varela* // *Marine Drugs*. – 2012. – № 9. – P. 1920-1935.
10. *Reitan K. I.* Effect of nutrient limitation on fatty acid and lipid content of marine microalgae / *K. I. Reitan, J. R. Rainuzzo, Y. Olsen* // *J. Phycol.* – 1994. – № 6. – P. 972-979.
11. *Russo G. L.* Dietary n-6 and n-3 polyunsaturated fatty acids: from biochemistry to clinical implications in cardiovascular prevention / *G. L. Russo* // *Biochem. Pharmacol.* – 2009. – № 9. – P. 937-946.
12. Scientific Opinion on Dietary Reference Values for fats, including saturated fatty acids, polyunsaturated fatty acids, monounsaturated fatty acids, trans fatty acids, and cholesterol. EFSA Panel on Dietetic Products, Nutrition, and Allergies (NDA) // *EFSA Journal*. – 2010. – № 3. – 1461 (107 pp.).
13. *Simopoulos A. P.* Essential fatty acids in health and chronic disease / *A. P. Simopoulos* // *Amer. J. Clin. Nutr.* – 1999. – № 3. – P. 560S-569S.
14. *Simopoulos A. P.* The importance of the ratio of omega-6/omega-3 essential fatty acids / *A. P. Simopoulos* // *Biomed. Pharmacother.* – 2002. – № 8. – P. 365-379.
15. *Skjånes K.* Potential for green microalgae to produce hydrogen, pharmaceuticals and other high value products in a combined process / *K. Skjånes, C. Rebours, P. Lindblad* // *Critical Reviews in Biotechnology*. – 2013. – № 2. – P. 172-215.
16. *Spolaore P.* Commercial applications of microalgae / *P. Spolaore, C. Joannis-Cassan, E. Duran, A. Isambert* // *J. Biosci. Bioeng.* – 2006. – № 2. – P. 87-96.
17. *Wang J.* The powerful applications of polyunsaturated fatty acids in improving the therapeutic efficacy of anticancer drugs / *J. Wang, T. Luo, S. Li, J. Zhao* // *Expert Opinion on Drug Delivery*. – 2012. – № 1. – P. 1-7.
18. *Ward O. P.* Omega-3/6 fatty acids: Alternative sources of production / *O. P. Ward, A. Singh* // *Process Biochem.* – 2005. – № 12. – P. 3627-3652.
19. *Yongmanitchai W.* Omega-3 fatty acids: alternative sources of production / *W. Yongmanitchai, O. P. Ward* // *Process Biochem.* – 1989. – № 4. – P. 117-125.

References:

1. *Basova M. M.* Zhy`rnokey`slotnyj sostav ly`py`dov nekotoryx vy`dov my`krovodoroslej / *M. M. Basova* // *Al`gology`ya*. – 2005. – # 4. – S. 415-436.
2. *Apt K. E.* Commercial developments in microalgal biotechnology / *K. E. Apt, P. W. Behrens* // *J. Phycol.* – 1999. – 35, # 2. – P. 215-226.
3. *Behrens P. W.* Microalgae as a source of fatty acids / *P. W. Behrens, D. J. Kyle* // *J. Food Lipids*. – 1996. – # 4. – P. 259-272.
4. *Harwood J. L.* Membrane lipids in algae / *J. L. Harwood* // *Lipids in photosynthesis: structure, function and genetics* / Eds. P.-A. Siegenthaler, N. Murata. – Dordrecht; Boston; London : Kluwer Acad. Publ., 1998. – P. 53-64.
5. *Hu Q.* Microalgal triacylglycerols as feedstocks for biofuel production: perspectives and advances / *Q. Hu, M. Sommerfeld, E. Jarvis, M. Ghirardi, M. Posewitz, M. Seibert, A. Darzins* // *Plant Journal*. – 2008. – # 4. – P. 621-639.
6. *Jump D. B.* Omega-3 fatty acid supplementation and cardiovascular disease / *D. B. Jump, C. M. Depner, S. Tripathy* // *Journal of Lipid Research*. – 2012. – № 12. – P. 2525-2545.
7. *Kato T.* Influence of omega-3 fatty acids on the growth of human colon carcinoma in nude mice / *T. Kato, R. L. Hancock, H. Mohammadpour, B. McGregor, P. Manalo, S. Khaiboullina, M. R. Hall, L. Pardini, R. S. Pardini* // *Cancer Lett.* – 2002. – № 1-2. – P. 169-177.
8. *Patil V.* Fatty acid composition of 12 microalgae for possible use in aquaculture feed / *V. Patil, T. Källqvist, E. Olsen, G. Vogt, H. R. Gislerød* // *Aquaculture Int.* – 2007. – № 1. – P. 1-9.

9. *Pereira H.* Polyunsaturated fatty acids of marine macroalgae: potential for nutritional and pharmaceutical applications / H. Pereira, L. Barreira, F. Figueiredo, L. Custódio, C. Vizetto-Duarte, C. Polo, E. Rešek, A. Engelen, J. Varela // *Marine Drugs*. – 2012. – № 9. – P. 1920-1935.
10. *Reitan K. I.* Effect of nutrient limitation on fatty acid and lipid content of marine microalgae / K. I. Reitan, J. R. Rainuzzo, Y. Olsen // *J. Phycol.* – 1994. – # 6. – P. 972-979.
11. *Russo G. L.* Dietary n-6 and n-3 polyunsaturated fatty acids: from biochemistry to clinical implications in cardiovascular prevention / G. L. Russo // *Biochem. Pharmacol.* – 2009. – # 9. – P. 937-946.
12. Scientific Opinion on Dietary Reference Values for fats, including saturated fatty acids, polyunsaturated fatty acids, monounsaturated fatty acids, trans fatty acids, and cholesterol. EFSA Panel on Dietetic Products, Nutrition, and Allergies (NDA) // *EFSA Journal*. – 2010. – # 3. – 1461 (107 pp.).
13. *Simopoulos A. P.* Essential fatty acids in health and chronic disease / A. P. Simopoulos // *Amer. J. Clin. Nutr.* – 1999. – # 3. – P. 560S-569S.
14. *Simopoulos A. P.* The importance of the ratio of omega-6/omega-3 essential fatty acids / A. P. Simopoulos // *Biomed. Pharmacother.* – 2002. – # 8. – P. 365-379.
15. *Skjånes K.* Potential for green microalgae to produce hydrogen, pharmaceuticals and other high value products in a combined process / K. Skjånes, C. Rebours, P. Lindblad // *Critical Reviews in Biotechnology*. – 2013. – # 2. – P. 172-215.
16. *Spolaore P.* Commercial applications of microalgae / P. Spolaore, C. Joannis-Cassan, E. Duran, A. Isambert // *J. Biosci. Bioeng.* – 2006. – # 2. – P. 87-96.
17. *Wang J.* The powerful applications of polyunsaturated fatty acids in improving the therapeutic efficacy of anticancer drugs / J. Wang, T. Luo, S. Li, J. Zhao // *Expert Opinion on Drug Delivery*. – 2012. – # 1. – P. 1-7.
18. *Ward O. P.* Omega-3/6 fatty acids: Alternative sources of production / O. P. Ward, A. Singh // *Process Biochem.* – 2005. – # 12. – P. 3627-3652.
19. *Yongmanitchai W.* Omega-3 fatty acids: alternative sources of production / W. Yongmanitchai, O. P. Ward // *Process Biochem.* – 1989. – # 4. – P. 117-125.

Михайленко Н. Ф. Полиненасыщенные жирные кислоты водорослей: свойства и перспективы применения.

Водоросли широко используют в биотехнологии для получения ценных химических соединений, среди которых особый интерес представляют полиненасыщенные жирные кислоты. В кратком обзоре суммированы и проанализированы современные данные об особенностях жирнокислотного состава водорослей и возможностях его модификации. Охарактеризованы основные области применения полиненасыщенных жирных кислот в медицине. Приведены рекомендации относительно употребления полиненасыщенных жирных кислот как незаменимой составляющей рациона человека. Рассмотрены текущее состояние и перспективы коммерческого применения водорослей как основных первичных продуцентов длинноцепочечных полиненасыщенных омега-3 жирных кислот.

Ключевые слова: водоросли, полиненасыщенные жирные кислоты, омега-3 кислоты, омега-6 кислоты, докозагексаеновая кислота, эйкозапентаеновая кислота.

Mykhailenko N. F. Polyunsaturated fatty acids of water-plants: properties and prospects of application.

The algae are widely used in biotechnology to obtain the valuable chemical compounds, among which polyunsaturated fatty acids (PUFAs) being of special interest. In the brief review the up-to-date data on the peculiarities of algal fatty acid composition and the possibilities of its modification are summarized and analyzed. The main areas of PUFAs application in medicine are characterized. The recommendations are given concerning the utilization of PUFAs as an indispensable component of human diet. The state-of-the-art and prospects of the commercial application of algae as the principal primary producers of long-chain omega-3 PUFAs are surveyed.

Keywords: algae, polyunsaturated fatty acids, omega-3 acids, omega-6 acids, docosahexaenoic acid, eicosapentaenoic acid.