

Институт биологии – обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»

На правах рукописи

МУРЗИНА

Светлана Александровна

**РОЛЬ ЛИПИДОВ И ИХ ЖИРНОКИСЛОТНЫХ КОМПОНЕНТОВ
В ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЯХ РЫБ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ**

03.02.06. – Ихтиология

03.01.04. – Биохимия

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва

2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Список сокращений	7
Введение	8
Глава I. Обзор литературы	17
1. Липиды – основные компоненты биологических мембран и энергетическое депо в организме пойкилотермных животных северных широт	17
1.1. Триацилглицерины, воска и эфиры холестерина – основные формы запасаения энергии у водных организмов	18
1.2. Фосфолипиды – основные компоненты клеточных мембран и их роль в биохимических адаптациях гидробионтов к мультифакторному действию среды	24
1.3. Изменение физико-химических свойств биомембран при действии факторов среды	33
2. Жирные кислоты: структура, специфика, некоторые функции и их экологическая роль	39
2.1. Концепция трофических биомаркёров	47
3. Пятнистый лептоклин <i>Leptoclinus maculatus</i> (Fries, 1838) и люмпен Фабрициуса <i>Lumpenus fabricii</i> Reinhardt, 1836 – представители семейства Стихеевых (<i>Stichaeidae</i>): некоторые аспекты таксономии, эволюции и биологии	58
4. Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> (Linnaeus, 1758) Белого моря	66
5. Беломорская сельдь <i>Clupea pallasii marisalbi</i> Berg, 1923 – один из важнейших представителей ихтиоценоза экосистемы Белого моря	69
6. Лососевые рыбы Европейского Севера – атлантический лосось (<i>Salmo salar</i> L.) и кумжа (<i>Salmo trutta</i> L.): некоторые аспекты биологии (Кольский полуостров и Республика Карелия)	73
Глава II. Материал и методы исследования	80
2.1. Материал исследования	80

2.1.1. Районы исследования пятнистого лептоклина – заливы Ис- фьорд и Конгс-фьорд, о. Западный Шпицберген	83
2.1.2. Районы исследования трехиглой колюшки, беломорской сельди, люмпена Фабрициуса – различные местообитания в Белом море	89
2.1.3. Районы исследования атлантического лосося и кумжи – пресноводные водотоки басс. Белого моря (Кольский полуостров) и басс. Онежского озера	92
2.2. Методы исследований	107
2.2.1. Фиксация материала	107
2.2.2. Экстракция общих липидов	107
2.2.3. Тонкослойная хроматография для качественного анализа отдельных липидных классов	108
2.2.4. Количественное определение отдельных липидных классов	109
2.2.5. Высокоэффективная жидкостная хроматография для определения состава некоторых классов фосфолипидов	110
2.2.6. Газовая хроматография для определения состава жирных кислот общих липидов и отдельных классов	111
2.2.7. Статистическая обработка данных	112
2.2.8. Паразитологический анализ	113
2.2.9. Гистологический анализ	114
Глава III. Эколого-биохимические адаптации и стратегия жизненного цикла пятнистого лептоклина <i>Leptoclinus maculatus</i> (Fries, 1838) в Арктике	115
3.1. Сезонная динамика липидов в мышцах, печени и гонадах самок половозрелых особей пятнистого лептоклина, обитающего в акватории фьордов Конгс-фьорд (в летний и зимний период) и Ис- фьорд (в осенний период)	116
3.2. Жирнокислотный спектр тканей и органов половозрелого пятнистого лептоклина, обитающего в акватории фьордов Конгс- фьорд (в летний и зимний период) и Ис-фьорд (в осенний период)	126

3.3. Сравнительное исследование липидного статуса у половозрелых особей пятнистого лептоклина, обитающего в акватории фьорда Ис-фьорд (арх. Шпицберген) и люмпена Фабрициуса из акватории Онежского залива и района Терского берега (басс. Белого моря)	139
3.4. Паразитофауна половозрелых особей пятнистого лептоклина, обитающего в акватории о. Западный Шпицберген	146
3.5. Сезонная динамика липидов и их жирнокислотных компонентов у пелагической молодежи пятнистого лептоклина из фьорда Конгс-фьорд (о. Западный Шпицберген)	150
3.6. Сравнительное исследование суточной динамики липидного и жирнокислотного профиля в мышцах и липидном мешке молодежи пятнистого лептоклина из фьорда Конгс-фьорд в условиях полярной ночи	169
Глава IV. Липиды и их жирнокислотные компоненты у трехиглой колюшки <i>Gasterosteus aculeatus</i> L. Белого моря в отдельные периоды жизненного цикла (репродуктивный период)	179
4.1. Липидный статус печени и гонад самок трехиглой колюшки из разных нерестилищ Белого моря: роль липидных компонентов в физиолого-биохимических адаптациях к различным условиям среды	180
4.2. Липидный и жирнокислотный спектр молодежи трехиглой колюшки из разных нерестово-выростных участков Белого моря	192
4.3. Оценка жирнокислотного профиля общих липидов тканей и органов трехиглой колюшки Белого моря как потенциального источника биохимических компонентов функционального значения	197
Глава V. Биохимическая разнокачественность с участием липидов и жирных кислот у беломорской сельди <i>Clupea pallasii marisalbi</i> Berg, 1923 в различные периоды жизненного цикла и при действии факторов среды	201

5.1. Разнокачественность по липидному и жирнокислотному статусу беломорской сельди из разных заливов Белого моря (Двинский, Кандалакшский и Онежский), а также акватории Терского берега (устье р. Варзуга)	202
5.2. Биохимические механизмы адаптации с участием липидов и их жирнокислотных компонентов у беломорской сельди Двинского залива	217
5.3. Жирнокислотный спектр личинок беломорской сельди Кандалакшского и Онежского заливов в оценке лабильности приспособления к факторам среды	226
Глава VI. Липиды и их жирнокислотные компоненты в процессах формирования фенотипических группировок молоди кумжи (<i>Salmo trutta</i> L.) и атлантического лосося (<i>Salmo salar</i> L.) на ранних этапах онтогенеза в пресноводных водотоках Европейского Севера	230
6.1. Особенности липидного профиля в процессе эмбриогенеза и раннего развития у кумжи и атлантического лосося	233
6.2. Возрастные различия и дифференциация по липидному статусу молоди атлантического лосося, населяющей единый биотоп	242
6.3. Биохимическая разнокачественность по липидному статусу сеголеток атлантического лосося	248
6.4. Эколого-биохимические аспекты липидного статуса сеголеток атлантического лосося двух генераций, населяющих один водоток с различающимися экологическими условиями обитания	253
6.5. Возрастная разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи, обитающей в реках бассейна Белого моря	258
6.6. Возрастная разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи, обитающей в р. Орзеге (басс. Онежского озера)	270
6.7. Специфика жирнокислотного статуса как индикатор различий пресноводной и морской форм молоди кумжи	278
6.8. Сравнительная характеристика жирнокислотного профиля смолтов кумжи и атлантического лосося в период смолтификации	282

6.9. Сравнительная оценка жирнокислотного профиля кормовых объектов макрозообентоса в пресноводных водотоках	287
Общее заключение	295
Выводы	312
Список цитируемой литературы	314

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ОЛ – общие липиды

ФЛ – фосфолипиды

ФХ – фосфатидилхолин

ФЭА – фосфатидилэтаноламин

ФС – фосфатидилсерин

ФИ – фосфатидилинозитол

СФМ – сфингомиелин

ЛФХ - лизофосфатидилхолин

ТАГ – триацилглицерины

ДАГ – диацилглицерины

ЭХС – эфиры холестерина

ХС – холестерин

ЖК – жирные кислоты

НЖК – насыщенные жирные кислоты

МНЖК – мононенасыщенных жирные кислоты

ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты

АРА – арахидоновая кислота

ЭПК – эйкозапентаеновая кислота

ДПК – докозапентаеновая кислота

ДГК – докозагексаеновая кислота

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Адаптации рыб к воздействию комплекса факторов среды – одно из актуальных направлений исследований в области экологии, ихтиологии, гидробиологии, экологической физиологии и биохимии. Функциональные свойства живых организмов и их систем обеспечиваются разнообразными механизмами адаптаций. Среди адаптаций гидробионтов, населяющих северные водоемы с их экстремальными условиями обитания, резкими и высокоамплитудными изменениями абиотических и биотических факторов среды, важную роль играют процессы накопления, трансформации и использования энергетических резервов в продолжительные периоды низкой доступности пищевых ресурсов. Несмотря на «суровые» условия среды, арктические экосистемы, особенно морские, демонстрируют большую продуктивность на фоне значительной пространственной дискретности, обеспечивающей их устойчивость (Флинт, 2014). Известно, что ихтиофауна Арктики характеризуется высокой пластичностью, вариабельностью жизненных стратегий и сформирована рыбами, представленными почти всеми экотипами (Андрияшев, 1986; Решетников, 2007). В процессе эволюции гидробионты арктических водоемов приспособились к воздействию стабильно низкой температуры, значительных сезонных колебаний светового режима (Falk-Petersen et al., 1990; Kraft et al., 2012; Clark et al., 2013; Last et al., 2016), мощного ледяного покрова, формирующего специфические гидрологические условия (Murphy et al., 1995; Hop et al., 2006; Berge et al., 2012, 2015; Hegseth, Tvenberg, 2013; Nahrgang et al., 2014). Характер комплекса абиотических факторов в значительной степени обуславливает специфику трофических взаимодействий, обеспечивающих последовательность циклов развития гидробионтов (Hagen, Auel, 2001; Scott et al., 2002; Soreide et al., 2008; Renaud et al., 2011; Morata et al., 2013). В настоящее время в связи с изменениями климата, сложившаяся структура и функционирование арктических водных экосистем претерпевают существенные изменения.

Биохимические механизмы, лежащие в основе адаптаций организмов к условиям существования, обнаруживаются на уровне основных метаболических реакций и функций и играют важную роль как в компенсации экологических воздействий на рыб, так и для эволюционных преобразований метаболизма, позволяющих им занимать новые экологические ниши (Хочачка, Сомеро, 1988; Костецкий и др, 2018; Hop et al., 1995; Imbs

et al., 2001; Copemen et al., 2002; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2003; Last et al., 2016). Имеется немало работ, посвященных экологическим и биохимическим адаптациям у рыб (Сидоров, 1983; Озернюк, 2004, 2010; Немова, Высоцкая, 2004; Немова, 2005; Карамушко, 2007; Моисеенко, 2009; Шатуновский, Рубан, 2013; Юнева и др., 2019; Pond et al., 1996; Hirche, 1997; Schulman, Love, 1999; Scott et al., 2000; Nahrgang et al., 2014; Boissonnot et al., 2016), однако исследований, касающихся биохимии рыб арктических водоемов, сравнительно немного. Сильнее всего этот недостаток ощущается в области изучения роли липидов и их жирнокислотных компонентов в экологических и биохимических адаптациях арктических видов рыб, при этом водные экосистемы северных широт иногда называют «липид-зависимыми» (Falk-Petersen et al., 1990, 2000; Berge et al., 2015). Удивительно, что эти макромолекулы, крайне важные для обеспечения водных организмов энергией и поддержания их жизнедеятельности в суровых климатических условиях, исследованы крайне фрагментарно и неполно при изучении рыб северных морей. Поэтому в работе особое внимание было уделено изучению роли показателей липидного метаболизма у ряда видов арктических рыб, являющихся неотъемлемыми компонентами функционирования водных экосистем и различающихся по местообитаниям, жизненным циклам, специфике развития, внутривидовой структуре и пищевой специализации. Эти различия могут влиять на вариабельность количественных и качественных показателей липидного статуса и специфику адаптивного ответа рыб.

Следует отметить, что подобного рода комплексных работ, выполненных на материале из природы и на единой методической основе, практически нет. Исследования липидного обмена, проведенные ранее на лососевых рыбах, отличаются фрагментарностью и выполнены в значительной степени в условиях аквакультуры, а не в естественной среде обитания. Актуальность изучения роли эколого-биохимических адаптаций на уровне липидов у рыб северных морей обусловлена также необходимостью получения новых знаний о механизмах, закономерностях и адаптивных стратегиях, используемых в условиях быстрых изменений климата и расширения ареала. Это особенно важно для рыбного населения Арктики, подверженного сильному влиянию природных факторов.

Цель работы:

Выявить общие закономерности и специфические особенности роли липидов и их жирнокислотных компонентов в поддержании гомеостаза и реализации адаптивных стратегий у рыб северных морей в условиях изменяющихся факторов среды.

Задачи исследования:

1. Изучить роль липидов в эколого-биохимических адаптациях ряда морских и пресноводных рыб северных водоемов, различающихся по местообитаниям, жизненным циклам, особенностям развития, внутривидовой структуре и характеру питания;
2. Выявить устойчивые и лабильные показатели структурных и энергетических липидов и их жирнокислотных компонентов у исследуемых арктических видов рыб; оценить их значение в приспособительных реакциях к изменениям факторов среды;
3. Установить жирнокислотный состав общих липидов, структурных и энергетических липидов, выявить модификации отдельных жирных кислот и их роль в температурных и трофических адаптациях у исследуемых видов рыб северных морей с учетом видовой принадлежности, возраста и сезона года.

Научная новизна. Впервые на основании комплексного анализа показателей липидного метаболизма охарактеризованы липидные и жирнокислотные спектры и их вариации у ряда видов морских и пресноводных рыб северных морей, различающихся по особенностям развития, жизненным циклам и характеру питания – пятнистого лептоплина *Leptoclinus maculatus*, люмпена Фабрициуса *Lumpenus fabricii*, беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi*, трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, атлантического лосося *Salmo salar* и кумжи *Salmo trutta*.

Впервые выявлены общие закономерности и специфические особенности участия комплекса взаимосвязанных липидов у исследуемых рыб в обеспечении их жизнедеятельности, роста и развития с учетом видовой принадлежности, особенностей экологии, возраста и пола.

Впервые на основе анализа результатов изучения сезонной динамики липидов и их жирных кислот в различных органах и тканях половозрелых особей и молоди пятнистого

лептоклина дополнены имеющиеся сведения о биологии и некоторых особенностях жизненного цикла этого вида.

Впервые получены результаты, позволяющие оценить роль липидов и их жирнокислотных компонентов в формировании фенотипической разнокачественности у беломорской сельди и колюшки, а также в раннем развитии молоди лососевых рыб, обитающих в реках бассейна Белого моря.

Впервые продемонстрированы различия в направленности ключевых метаболических реакций конвертации (n-3) и (n-6) семейств полиненасыщенных жирных кислот у молоди атлантического лосося и кумжи в эмбриогенезе и раннем постэмбриональном развитии. На основе этих различий формируется видовая специфичность адаптационных возможностей у лососевых рыб в естественной среде обитания.

Положения, выносимые на защиту:

1. Общие для всех исследованных видов рыб характеристики липидного метаболизма определяются составом липидов и их жирных кислот, а также их соотношений в тканях рыб в процессах роста и полового созревания: повышенным содержанием суммарных липидов, преимущественно за счет триацилглицеринов, в которых доминируют 16:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9) жирные кислоты, холестерина в гонадах и печени; повышенным содержанием фосфолипидов, а в их составе 16:0, 20:5(n-3) и 22:6(n-3) жирных кислот, в мышечной ткани; компенсаторными модификациями липидов за счет качественного и количественного изменения их жирнокислотных цепей в ряду 16:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:2(n-6), 18:3(n-3), 20:4(n-6), 20:5(n-6), 22:6(n-3), определяющими функциональную значимость липидов. Особенности адаптивных изменений липидов и их жирнокислотных компонентов изученных рыб обусловлены видовой спецификой, условиями среды обитания, прежде всего, температурой и трофическими условиями;
2. Накопление и использование арктическими рыбами незаменимых жирных кислот (20:5(n-3), 22:6(n-3), 20:4(n-6) – для морских экосистем, 18:2(n-6), 18:3(n-3) – для пресноводных экосистем) характеризуют трофические взаимодействия в пищевых сетях и взаимосвязь жизненных циклов гидробионтов, что обеспечивает устойчивость липидного метаболизма у рыб;
3. Адаптации молоди атлантического лосося и кумжи к среде обитания в речной период, формирование их разнокачественности и наступление сроков смолтификации, в

значительной степени обусловлены спецификой жирнокислотного состава липидов, отражающей конвертацию полиненасыщенных жирных кислот (n-3) и (n-6) семейств. Конвертация оценивается по основным метаболическим индексам соотношений этих жирных кислот и лимитируется жирнокислотным составом пищи.

Теоретическое и практическое значение работы. Теоретическая значимость работы определяется новыми знаниями в области понимания фундаментальных биологических механизмов взаимоотношений организма и среды на примере реализации биохимических адаптаций у арктических рыб к изменяющимся факторам среды, в том числе климатическим. Результаты работы могут быть использованы при решении прикладных задач, связанных с мониторингом состояния и оценкой продуктивности рыб, что важно для решения задач рационального природопользования и сохранения биоразнообразия. Результаты исследований сезонных особенностей накопления и расходования жирнокислотных компонентов липидов (прежде всего полиеновых и моноеновых жирных кислот) у исследованных рыб и объектов их питания создают основу для разработки липидных ингредиентов пищевых продуктов из морских гидробионтов. Некоторые из жирных кислот являются незаменимыми для человека. Результаты исследований могут быть использованы в курсах лекций по ихтиологии, экологической физиологии и биохимии и основам аквакультуры.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы были представлены в виде 89 устных и 33 стендовых докладов. Некоторые из этих научных конференций: международная конференция «Lipids in the Ocean» (Брест, Франция, 2018); Международном Съезде общества экспериментальных биологов SEB-2018 (Гетеборг, Швеция, 2017); 68th международном съезде «Annual EAAP meeting» (Таллин, Эстония, 2017); Международная конференция «Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство» (Петрозаводск, Россия, 2017); Международная конференция "Young biologists science week-2017" (Петрозаводск, Россия, 2017); Международная конференция и дискуссионный научный клуб «Новые информационные технологии в медицине, биологии, фармакологии и экологии» (Гурзуф, Россия, 2016); V Съезд Биохимиков России (Дагомыс, Россия, 2016); Международный конгресс «UArctic» (Санкт-Петербург, Россия, 2016); Международный Съезд SEB-2015 (Прага, Чехия, 2015); Международная

конференция «39th Annual Larval fish conference» (Вена, Австрия, 2015); 5-ая Международная конференция, посвященная памяти выдающегося гидробиолога Г.Г. Винберга «Функционирование и динамика водных экосистем в условиях климатических изменений и антропогенных воздействий» (Санкт-Петербург, Россия, 2014); XI съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук (Красноярск, Россия, 2014); Международная конференция «International Congress on the Biology of Fish» (Эдинбург, Шотландия, 2014); Международная конференция «Arctic Science Summit Week 2013» (Хельсинки, Финляндия, 2013); Международный конгресс 28th ESCPB Congress (Бальбао, Испания, 2012); Международная конференция «1st International conference on Integrative Salmonid biology» (Осло, Норвегия, 2012); Международная конференция «IPY-2012: From knowledge to action» (Монреаль, Канада, 2012); Международная конференция «Polar worlds. Mondes polaires» (Париж, Франция, 2010); Международная конференция «International Symposium Climate change Effects on Fish and Fishery: Forecasting impacts, assessing ecosystems responses, and evaluating management strategies» (Сендай, Япония, 2010); Международная конференция “Arctic frontiers” (Тромсе, Норвегия, 2008, 2009, 2010, 2013, 2015); IV съезд Российского общества биохимиков и молекулярных биологов (Новосибирск, Россия, 2008); Международная конференция «Polar Research – Arctic and Antarctic perspectives in the International Polar Year. SCAR/IASC IPY Open science conference» (Санкт-Петербург, Россия, 2008); Международная конференция «49th ICBL» (Маастрихт, Нидерланды, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано в 52 научных работах, из них 38 в журналах из списка ВАК, 12 статей в других изданиях, включая научные журналы из списка Web of Science и SCOPUS, и 2 раздела в коллективной российской и зарубежной монографиях.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 376 страницах, состоит из введения, 6-и глав: обзора литературы, материалов и методов, результатов исследования и их обсуждения, а также заключения, выводов и списка литературы. Работа документирована 48 рисунками и 52 таблицами. Список литературы содержит 662 источника, из них 249 на русском и 413 на английском языке.

Личный вклад. Автору диссертационной работы отводится ключевая роль в обосновании необходимости изучения роли липидов и их жирнокислотных компонентов у рыб северных морей в адаптивных стратегиях, направленных на поддержание жизнедеятельности в экстремальных условиях арктических водоемов. Автор лично участвовал в международной интеграции в области исследований в Арктическом регионе, способствовавшей реализации отдельных разделов настоящей работы. В процессе выполнения работы автор лично принимал непосредственное участие в планировании и проведении экспедиционных и экспериментальных (лабораторных) исследований, а также при интерпретации, статистической обработке данных, обсуждении и обобщении полученных результатов, отдельных разделов работы, формировании выводов. Подготовка результатов исследований к публикации также проводилась лично автором.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному консультанту – д.б.н., проф., чл.-корр. РАН Н.Н. Немовой за всестороннюю поддержку и энергичную мотивацию в подготовке и осуществлении настоящей работы. Особая признательность – к.б.н. З.А. Нефедовой и д.ф.-м.н. Рабиновичу А.Л. за ценные советы и комментарии в ходе дискуссии результатов отдельных этапов исследования. Отдельная благодарность коллективу группы липидологии лаборатории экологической биохимии за поддержку и содействие в работе – к.б.н. С.Н. Пеккоевой, к.б.н. Т.Р. Руоколайнен, главному химику Л.В. Марковой, главному инженеру-электронику К.Г. Даниловой, а также к.б.н. П.О. Рипатти. Большая признательность выражается сотрудникам лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ д.б.н., проф. Е.П. Иешко и к.б.н. С.Г. Соколову за профессиональную помощь при изучении паразитофауны морских видов рыб. Неоценимая помощь оказана сотрудниками лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН – д.б.н. Веселовым, к.б.н. Ефремовым Д.А., к.б.н. Барышевым И.А., м.н.с. Ручьевым М.А, а также директором ООО «Янисьярви» Д.А. Ручьевым в сборе материала и характеристике местообитаний, в которых отбирали пробы лососевых рыб, а также в характеристике этапности эмбрионального развития лосося и кумжи. Особо следует отметить помощь в сборе материала на Белом море и выразить благодарность сотрудникам кафедры ихтиологии и гидробиологии биологического факультета СПбГУ – к.б.н. Д.Л. Лайусу, к.б.н. М.В. Иванову и Т.С. Ивановой, к.б.н. Н.В. Поляковой, а также сотруднице кафедры эмбриологии биологического факультета

СПбГУ – к.б.н. Кондаковой Е.А. за проведение совместных исследований гистоморфологии липидного мешка молоди пятнистого лептоклина. Глубокая благодарность норвежским коллегам: д.б.н., проф. С. Фальк-Петерсену, д.б.н., проф. Й. Берге, к.б.н. проф. О.Й. Лонне, а также К. Мейер Оттесен за ценные советы и всестороннюю помощь в организации экспедиций на норвежском научном судне «Helmer Hanssen» (UiT), а также автор выражает признательность судовой команде за помощь в полевых работах на борту.

Исследования были **поддержаны грантами** различных программ и фондов: Программа фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» проект: «Инвентаризация сообществ в водных экосистемах Арктики и Субарктики в условиях изменяющихся биотических и абиотических факторов»; Программа фундаментальных исследований Президиума РАН «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации» проект: «Эколого-биохимическая характеристика устойчивости гидробионтов Арктической зоны России в условиях изменения климата»; Гранты Президента РФ для гос. поддержки научных исследований, проводимых ведущими научными школами РФ: НШ-3731.2010.4 «Типы стратегий биохимических адаптаций у животных Арктики и Субарктики при влиянии биотических и абиотических факторов», НШ-1642.2012.4 «Эколого-биохимические механизмы адаптаций водных организмов в ответ на антропогенную трансформацию водоемов», НШ-1410.2014.4 «Экологические аспекты биохимических адаптаций у гидробионтов северных широт»; Грант Президента РФ для гос. поддержки молодых российских ученых – кандидатов наук, проект: МК-666.2011.4 «Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях рыб и их пищевых объектов в условиях Арктики и Субарктики»; Проекты РФФИ № 11-04-00167-а «Эколого-биохимические механизмы формирования размерно-весовой разно-качественности у рыб в процессе роста и развития», № 14-04-00473 «Роль энергетического метаболизма в адаптациях у сельдевых и лососевых рыб из разных биотопов Белого моря», № 17-04-00466 «Механизмы регуляции репродуктивного цикла и развития рыб (на примере Stichaeidae) в условиях Арктики и Субарктики: роль липидов и их жирных кислот», Российского научного фонда № 14-24-00102 «Лососевые рыбы Северо-Запада России: эколого-биохимические

механизмы раннего развития», а также международными фондами – проекты Исследовательского Совета Норвегии «The Ice Edge», «Timing of ecological processes in Spitsbergen fjord – SpitsEco» и «Polar cod, lipid metabolism and disruption by polycyclic aromatic hydrocarbon».

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1. Липиды – основные компоненты биологических мембран и энергетическое депо в организме пойкилотермных животных северных широт

Липиды – одни из разнообразных, многофункциональных и основных групп биохимических молекул наряду с белками. Среди множества функций липидов в организме можно выделить следующие первостепенные: «структурная» – липиды как основа биологических мембран, в которой функционируют белки, любой клетки, «энергетическая» – липиды обеспечивают энергией метаболические реакции и процессы, «регуляторная», осуществляемую посредством биологически активных молекул (эйкозаноиды) или липиды как биоэфторы (например, ганглиозиды). Регуляторная функция сопряжена, а в некоторых случаях равнозначна, с не менее значимой «информационной». Следует упомянуть такую функцию липидов как «транспортную», осуществляемую с участием липопротеинов. Функции, которые выполняют липиды осуществляются внутри- и межклеточно (Крепс, 1981; Болдырев, 1985; Ленинджер, 1985; Геннис, 1997; Дятловицкая, Безуглов, 1998; Сергеева, Варфоломеева, 2006). Липиды принимают участие во многих процессах, связанных с передачей нейрональной информации, формированием иммунного ответа, а также в процессах роста и развития, и многих других (Дятловицкая, Безуглов, 1998). Отдельные классы липидов в организме, в частности рыб, выполняют несколько функций, каждая из которых имеет определяющее значение в конкретной эколого-физиологической ситуации (Павлов и др., 2012). Устойчивость и чувствительность организма к различным внешним воздействиям или колебаниям факторов среды в значительной степени определяется особенностями липидного метаболизма.

Изучение состава, функций и роли липидов и их ЖК-компонентов у рыб северных морей, а также процессов трансформации и передачи липидов по пищевым цепям водных экосистем имеет существенное значение для понимания вопроса об оптимальном функционировании всех метаболических систем организма в условиях изменяющихся факторов среды (суточных, сезонных, межгодовых и прочих).

1.1. Триацилглицерины, воска и эфиры холестерина – основные формы запасаения энергии у водных организмов

Для гидробионтов северных широт накопление большого количества липидов, а также особенности их динамики и расходования обеспечивают поддержание жизнедеятельности и определяют выживаемость особи при изменении факторов среды и их сочетании с учетом особенностей годового цикла организма. Например, для атлантического лосося липидный и белковый обмены доминируют в общей системе метаболизма (Minghetti et al., 2011).

Триацилглицерины (ТАГ) – одна из основных форм запасаения энергии в организме, в том числе у рыб, они представляют собой сложный эфир глицерина с ЖК, которые находятся в положении *sn-1*, *sn-2* и *sn-3*. Чаще всего ЖК-остатки в структуре ТАГ различаются. В первом положении (*sn-1*) преимущественно располагается насыщенная ЖК (НЖК) – это пальмитиновая ЖК, 16:0. Одной из типичных структур ТАГ является наличие НЖК в положении *sn-1* и двух мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) в оставшихся положениях. У рыб второе положение (*sn-2*) могут занимать полиненасыщенные ЖК (ПНЖК), такие как 22:5(n-3), 22:6(n-3) (Verru et al., 2017). Известно, что третье положение (*sn-3*) в ТАГ занимает ЖК, имеющая пищевое происхождение и находящаяся в организме рыб в данный момент при биосинтезе этих липидов (Arts et al., 2001).

Воска – сложный эфир высших, многоатомных по количеству углерода в цепи, спиртов и ЖК, в основном представленных мононенасыщенными жирными спиртами – 20:1 или 22:1 изомерами для северных морских гидробионтов (Graeve et al., 1994).

Воска – основная форма запасаения энергии у арктического зоопланктона. Так, *Calanus hyperboreus* (арктический глубоководный вид веслоногих рачков) копепоидитной стадии V и взрослые самки в структуре восков чаще всего содержат повышенное количество 22:1(n-11) ЖК по сравнению с 20:1(n-9) ЖК, обе ЖК синтезируются копеподами *de novo* и рассматриваются как биомаркёры копепод (Lee, 1974; Hagen, Auel, 2001). Для другого вида копепод – *Calanus glacialis* напротив установлен низкий уровень 22:1(n-11) ЖК по сравнению с 20:1(n-9) ЖК (Tande, 1988), а для северо-атлантического *C. finmarchicus* - существенно выше уровень 20:1(n-9) ЖК. Такие качественные и количественные различия специфических ЖК у копепод скорее всего генетически

детерминированы и связаны с различиями в жизненных циклах и условиями жизни. Для арктического *C. hyperboreus* ведущего глубоководный образ жизни и имеющего длительный жизненный цикл (включающий диапаузу), необходимость в высокоэнергетичных липидах достается за счет их аккумуляции в форме восков и включения в их состав длинноцепочечных ЖК структуры 22:1, определяющих энергетическую ценность (Kattner, Hagen, 1995; Albers et al., 1996). Кроме того, на различиях в синтезе «биомаркёрных» для этих видов зоопланктона ЖК обосновано применение индекса соотношения 22:1/20:1 ЖК для мониторинга динамики видового состава зоопланктона в определенном биотопе или регионе (Kraft et al., 2015).

Одной из форм депо энергии в организме являются **эфирные холестерина (ЭХС)**, однако их метаболическое значение этим не ограничивается. Например, в процессе развития зародыша рыб при гидролизе ЭХС освобождаются ЖК, которые могут быть утилизированы как для энергетических нужд, так и при биосинтезе других липидов, а холестерин (ХС) – это предшественник стероидных гормонов и желчных кислот, в том числе он является одним из значимых компонентов структуры биомембран (Сидоров, Лизенко, 1978).

Представленные классы липидов – основа энергетического гомеостаза в организме рыб, особенно на ранних стадиях развития. У молоди рыб энергетические липиды, ТАГ и воска усваиваются лучше и быстрее, чем ФЛ. Например, у личинок некоторых морских рыб активность фосфолипазы A_2 обнаруживается несколькими днями позже, чем начало потребления экзогенной пищи (Koven et al., 1990; Zambonino Infante, Cahu, 2001). Существует определенный баланс содержания различных классов липидов, например, чем больше в липидах зрелой икры рыб содержится ФЛ, тем меньше в них ТАГ. Закономерность содержания запасных липидов в икре определяется длительностью инкубационного периода и комплексом экологических факторов: наиболее высокая их концентрация наблюдается у рыб, инкубационный период икры которых более 6 месяцев, и, наоборот, икра с небольшим инкубационным периодом содержит мало ТАГ и ЭХС (Лизенко и др., 1983). Уровень ТАГ в икре атлантического лосося составляет около 24-27% общих липидов, а ЭХС до 7% общих липидов (Лизенко и др., 1983; Сидоров, 1983; Нефедова, 1989). В половых продуктах самцов значительно снижена концентрация запасных липидов – ТАГ и ЭХС, но повышено содержание ФЛ, составляющих в сумме

от 80 до 90%. При эмбриогенезе микижи и ряпушки количество ТАГ существенно изменяется, а уровень ФЛ не изменяется (Мацук, 1975; Лизенко и др., 1980).

Изменение физико-химических свойств энергетических липидов в ответ на изменение температуры среды отмечается не только для структурных или мембранных липидов. Одним из механизмов компенсаторной реакции является изменение степени ненасыщенности ЖК и «подбор» такой их комбинации в структуре ТАГ, который позволил бы им оставаться в форме доступных субстратов для соответствующих липаз, чем достигается основная их роль надежных «поставщиков» энергии в организме (Eastman, 1988; Kostal, Simek, 1998; Haubert et al., 2011). Включение 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК в структуру ТАГ липидного мешка молоди пятнистого лептокллина позволяет поддерживать необходимую «жидкость» этих энергетических липидов и «готовность» к катаболизму (Мурзина, 2010). Вариации степени ненасыщенности энергетических и структурных липидов в ответ на изменение температуры были показаны и для членистоногой колеболы (*Orchesella cincta*) являющимся одним из уникальных и древних (возникли в девоне) представителей членистоногих (Van Dooremalen et al., 2011).

Одним из центральных звеньев трофической цепи Арктики являются представители веслоногих рачков р. *Calanus* (Scott et al., 2000, 2002). Эти веслоногие рачки могут накапливать до 70% и более липидов в составе тела (Lee, 1974). При этом, метаболические реакции зоопланктона, направленные на возможность накопления должного количества липидов, сопряжены с высокоширотной сезонной цикличностью продуктивности морской экосистемы и имеют адаптивный характер. В случае, если копеподы не накапливают должного количества липидов (запасные липиды у них в основном представлены в форме восков), они продолжают питание с учетом специфики фотопериода, температуры, наличия кормовых объектов и активности хищников в зимний период (Немова и др., 2014; Verge et al., 2015). В состоянии стресса, например, голодания, воска могут быть метаболизированы копеподами в «быстрореагирующие» ТАГ (Sargent, 1978). В целом, запасание высокоэнергетических компонентов клеток в форме липидов, видоспецифичность запасной формы липида (воски или ТАГ) у зоопланктона в течение непродолжительного летнего продуктивного периода для успешной перезимовки, являются одной из наиболее отличительных характеристик гидробионтов, обитающих в Арктике. Действительно, пелагический зоопланктон

тропических морских экосистем запасает значительно меньшие количества липидов (наибольшее - до 3% сырой массы), при этом доля восков составляет около 10% суммы липидов, что характеризуется как их специфическая особенность (Щепкина и др., 1991).

Для зоопланктона морей высоких широт показана прямая корреляция между глубиной их обитания, наличием вертикальных миграций и качественным и количественным составом запасаемых липидов. Миграции организмов в верхние слои воды сопровождаются снижением уровня липидов (а в них - восков и вариациями уровня СЖК), что может быть связано с изменением интенсивности липолиза для поддержания сократительной функции мышц, а также контроля типа плавучести за счет чего, вероятно, возникает некоторая «экономия» энергии (Щепкина и др., 1991). Приведенные примеры демонстрируют роль отдельных энергетических липидов в адаптациях гидробионтов к смене экологических условий при миграции в разные слои воды и сопутствующего ему физиологического состояния организма, этапа жизненного цикла. Этот механизм адаптации во многом сходен у гидробионтов разных зоогеографических групп, но обитающих в сходных условиях водной толщи.

Бактериальное и зоопланктонное сообщества арктических вод изучено довольно детально (Орлова, 2013; Falk-Petersen et al., 1990; Lee et al., 2006; Soreide et al., 2008; Russo et al., 2010; Нор et al., 2013; Pond, 2012; Kraft et al., 2015). Наиболее распространенными в акватории Баренцева моря видами пелагических амфипод являются *Themisto libellula* и *T. abyssorum* (арктический и арктобореальный виды, соответственно), которые являются объектами питания многих коммерчески значимых рыб (мойвы, сайки, трески) (Орлова, 2013). Эти амфиподы накапливают большое количество липидов, уровень которых видоспецифичен, и тесно связан с изменяющимися условиями среды (по сезонам, наиболее значимые факторы – температура и пища) и эколого-физиологическими особенностями организма.

У *T. libellula* зимой при обитании на глубинах 200-0 м количество общих липидов составляло 7,9% сухого вещества (доминирующий класс – воски, 50,0% суммы липидов, ТАГ – 34,8%), а летом, при обитании на глубине 600-200 м уровень общих липидов составлял 11,1% сухой массы (воски – 76,7%, ТАГ – 14,6%). При обитании этих организмов в более продуктивных, пелагических слоях воды (50-0 м) количество липидов было наиболее высоким – 23,5% (воски – 60,5%, ТАГ – 34,9%). При этом уровень т.н. структурных липидов у них был ничтожно мал, что является характеристикой

зоопланктона полярных регионов. Накопление запасных липидов в форме восков у данного вида представляет собой пример физиолого-биохимической адаптации, направленной на обеспечение должным количеством энергии протекающих в длительный зимний период (февраль-май) репродуктивных процессов (Noyon et al., 2011; Kraft et al., 2012). Второй, арктобореальный вид (*T. abyssorum*) накапливает меньше общих липидов, при этом, в зимний период их уровень наибольший (при глубине 200-0 м – 13,3% сухой массы) по сравнению с летним – 8%. Наряду с восками, значимым классом энергетических липидов являются ТАГ, их содержание зимой – 59,8% суммы липидов и 39% (летом) против 32,4% и 37,3% для восков (Kraft et al., 2015).

Доминирование ТАГ среди энергетических липидов у зоопланктона полярных регионов показано для некоторых представителей копепод – *Calanus propinquus* (Pond, 2012) и *Euchirella rostromagna* (Albers et al., 1996), амфиподы *Anonyx nugax* (Legezynska et al., 2012). Можно полагать, что уровень ТАГ, скорее всего, связан с образом жизни или жизненной стратегией этих видов, а также с занимаемой экологической нишей – это представители эпипелагической зоны, для которых отсутствуют значимые перепады давления, нет выраженного состояния диапаузы и они сохраняют относительную активность и в условиях зимы (Kraft et al., 2015). Кроме того, результаты изучения липидного статуса рассматриваемых видов амфипод вновь подтверждают ранее высказанное предположение (Kraft et al., 2015), что ТАГ – энергетические липиды «быстрого реагирования», в то время как воски используются организмом на более длительных отрезках жизненного цикла, особенно в условиях сочетания факторов среды в зимний период, когда требуется особенно слаженная работа всех энергозатратных метаболических процессов и систем.

Одними из самых значимых «трансформаторов» липидов зоопланктона в арктических и субарктических морских экосистемах являются полярная треска, или сайка, и мойва (Nor et al., 2013). Эти рыбы аккумулируют большое количество липидов (преимущественно в форме ТАГ), особенно в печени (Nor et al., 1995). Самый высокий уровень липидов (60-65%), был показан для печени сайки в августе. Молодь полярной трески гораздо менее жирная – до 5% липидов. У мойвы, мышцы являются депо липидов, их уровень в них варьирует по сезонам: летом – до 8%, а осенью-зимой – до 23%, при этом уровень белка остается неизменным в течение года (Nor et al., 2013).

Антарктические рыбы, как известно, также, как и арктические, обитают в специфических условиях среды. Следует отметить, что два уникальных вида нототенеевых рыб – антарктическая серебрянка, *Pleurogramma antarcticum* и антарктический клыкач, *Dissostichus mawsoni*, характеризуются высокой и специфической аккумуляцией липидов, что рассматривают как яркий пример физиолого-биохимической адаптации к особым условиям обитания в Антарктиде (Eastman, 1988). Уровень липидов висцеры, мышц и липидного мешка у серебрянки составляет – 73,4%, 45,6% и 42,9% сухой массы. При этом энергетические липиды (ТАГ) составляют основу ОЛ висцеры и липидного мешка (77,7% и 67,8%), а для мышц – это воска (48,1%) (Reinhardt, VanVleet, 1986). Редукция скелета и запас жира в липидных мешках, расположенных по обе стороны вдоль позвоночника, межмышечно (более крупные в диаметре образования) или подкожно и не имеют ничего общего с адипоцитной тканью, обеспечивают энергией все процессы жизнедеятельности этих видов, а также поддерживают нейтральную плавучесть, что также относят к одной из эколого-биохимических функций липидов (Eastman, 1988). Молодь серебрянки в раннем онтогенезе ведет пелагический образ жизни и имеет несколько возрастных когорт, различающихся размерно-весовыми характеристиками и липидным спектром (Mayzaud et al., 2011). Так, основным классом липидов у личинок серебрянки являются полярные липиды – до 83% суммы липидов, а для ювенильных особей характерно мощное аккумуляирование ТАГ – 72,4% (Mayzaud et al., 2011). Различия липидных спектров связаны со сменой пищевых объектов: для личинок – это копеподы, для ювенильных особей – эвфаузииды.

Для клыкача, *D. mawsoni*, показано накопление энергетических липидов (ТАГ, 60%), преимущественно межмышечно и подкожно (адипоцитная ткань), а для гепатоцитов печени – в виде крупных липидных капель (Eastman, 1988). Кроме того, в печени много пересинусоидальных клеток (клетки Ито, жирозапасающие клетки), функциональное значение которых – участие в развитии и регенерации печени (Eastman, DeVries, 1981). Результаты недавних исследований (Гумерова, Киясов, 2010) позволяют сделать предположение о том, что эти клетки являются основополагающими в морфогенезе печени, выполняя роль региональных стволовых клеток печени, различающихся в зависимости от условий формирования (развитие, регенерация или культивирование).

1.2. Фосфолипиды – основные компоненты клеточных мембран и их роль в биохимических адаптациях гидробионтов к мультифакторному действию среды

Липиды биологической мембраны разнообразны по структуре и физико-химическим свойствам, что объясняется их многофункциональностью (Геннис, 1997). Наиболее многочисленными среди них являются **глицерофосфолипиды**, среди которых **фосфолипиды (ФЛ)** или 1,2-диацилфосфоглицериды составляют основу биомембран прокариот и эукариот, за исключением бактерий. Например, морская бактерия *Nyctomonas jannaschiana* VP-2^T содержит совершенно иные ФЛ – гликозилдиацилглицерины в форме нейтрального глюкозил-ДАГ, умеренно кислого глюкуронозил-ДАГ и сильно кислого тауринамидглюкуронозил-ДАГ (25%, 41% и 32%, соответственно), а также ЖК моно- и диэфиры глюкуроновой кислоты (Батраков и др., 1998). Однако, другая морская аэробная гетеротрофная грамотрицательная бактерия *Cyclobacterium marinus* имеет повышенную долю ФЛ и при этом на долю ФЭА приходится 29%, а ФХ – только 7%.

Физико-химическое состояние мембранных структур во многом зависит от содержания отдельных классов ФЛ. Сродство липидов к белку определяется не свойствами белков, а свойствами самих липидов (Болдырев, Прокопьева, 1985).

Фосфолипиды – это амфифильные вещества – сложные липиды, имеющие в структуре ЖК-компоненты, т.н. гидрофобные «хвосты», которые чаще всего представлены одной НЖК и одной ненасыщенной ЖК. Чаще всего первую позицию *sn-1* в структуре ФЛ занимает либо насыщенная, либо мононенасыщенная ЖК, в то время как во второй позиции *sn-2* располагается полиненасыщенная ЖК (Tocher et al., 2008). Гидрофильная «головка», элемент структуры ФЛ, представлен многоатомным спиртом (например, глицерин), остаток фосфорной кислоты и группа атомов (например, холин, серин), которая различается у фракций ФЛ.

Во всех плазматических мембранах наблюдается топографическая асимметрия липидов: наружная поверхность мембраны обогащена холинофосфолипидами – фосфатидилхолином (ФХ) и сфингомиелином (СФМ), а также фосфатидилинозитолом (ФИ), а внутренняя – аминокислотными фосфолипидами – фосфатидилэтаноламином (ФЭА) и фосфатидилсерином (ФС) (Карагезян, 1972; Kagan et al., 1984). Такое расположение индивидуальных ФЛ обусловлено различным зарядом гидрофильных «головок», при

этом электронейтральные ФХ и СФМ обеспечивают более плотную упаковку наружного слоя. Это распределение стабильно и регулируется специальными белками – переносчиками: флиппазами, флоппазами, скрамблазами (Daleke, 2003). Для митохондриальной мембраны красных мышц рыб (например, форели) характерно трехкратное преобладание ФЛ над ХС, при этом ФЛ представлены такими классами как ФЭА, ФХ, ФС, ФИ, кардиолипин, ЛизоФХ, а СФМ представлен в ничтожно малых количествах (Kraffe et al., 2007). Более того, ФЛ митохондриальных мембран рассматриваются как структурные компоненты, или даже как «партнеры» митохондриальных белков, а также структурные липиды могут быть потенциальными модуляторами и регуляторами процессов, протекающих в митохондриях (Daum, 1985).

Фосфатидилхолин (ФХ) и, метаболически с ним связанный **фосфатидилэтаноламин (ФЭА)**, доминирующие по количеству или «мажорные» классы в биомембранах. За счет различного расположения ФХ и ФЭА в монослоях плазматической мембраны создается определенная асимметрия, которая имеет важное значение в функционировании мембранносвязанных ферментных систем (Бергельсон, 1975, 1982). Кроме того, показателем запуска апоптоза является нарушение асимметрии и появление в составе наружной мембраны ФЭА и ФС (Neves, Brindle, 2014).

Биосинтез структурных липидов в клетке представляет собой масштабную метаболическую программу, которая состоит из узловых блоков, чётко отрегулированных и катализируемых соответствующими ферментами. Один из блоков связан с метаболизмом ЖК, которые либо образуются *de novo*, либо поступают с пищей и далее включаются в обмен и преобразуются. Эукариотические клетки традиционно синтезируют 16:0 пальмитиновую ЖК, которая рассматривается как основа для синтеза других ЖК всех последующих путей и их продуктов многих биологических молекул (Ernst et al., 2016).

Синтез глицерофосфолипидов *de novo* и ре-моделирование ЖК-состава ФЛ происходит при участии фосфолипаз А₁ и А₂, отщепляющих ЖК в структуре ФЛ из положения *sn-1* или *sn-2*, соответственно, при этом донором ЖК является ацитил-КоА. Путь ре-моделирования ЖК-компонентов хорошо описан для ФХ, а также для ФИ (Ernst et al., 2016). Замена ЖК-остатков в структуре ФЛ, а вместе с тем и изменение физико-химических свойств липида, является одним из механизмов адаптации к действию факторов среды. Синтез глицерофосфолипидов может реализовываться двумя путями,

различающимися по энергозатратам, а для синтеза ФХ существенным является уровень холина в клетке. Так, энергосберегающим путем является повторное использование холина при синтезе ФХ, при этом фосфатхолин из ЦДФ-холина переносится на диацилглицерин. Для рыб и млекопитающих было показано, что предпочтительным путем синтеза ФЛ является путь через диацилглицерин с участием холинфосфотрансферазы (для ФХ) и ЦДФ-этаноламинфосфотрансферазы (для ФЭА) (Hazel, Williams, 1990). Кроме того, если в клетке недостаточно продуктов для синтеза ФХ, он может быть синтезирован, как правило в печени, из ФЭА через S-аденозилметионин (на синтез 1 моля ФХ затрачивается 3 моля S-аденозилметионина). ФЭА может быть синтезирован из ФС, этот процесс происходит в митохондриях, в которые ФС доставляется с мембраны эндоплазматического ретикулума (Tocher, 2008). Все возможные пути метаболических превращений ФЛ и наличие соответствующих ферментов показаны для рыбы фугу и данио рерио (Lykidis, 2007). В тоже время для некоторых видов рыб, как морских, так и пресноводных на стадии личинки и ювенильной особи синтез ФЛ *de novo* невозможен и зависит от его экзогенного поступления (Coutteau et al., 1997). В гепатоцитах печени форели реализуются пути синтеза ФЭА в ФС и обратно при участии ФЭА-метилтрансферазы и ФС-декарбоксилазы соответственно (Hazel, Williams, 1990).

Исследование ФЛ-профиля органов и тканей холодноводных рыб (темной камбалы, керчака-яок, тихоокеанской трески, минтая, одноперого терпуга, голубого морского окуня) позволило установить высокий уровень ФХ – 60% в мышцах и 53,8% суммы ФЛ в печени (Веланский, Костетский, 2008). Известно, что ФХ является основным компонентом половых продуктов рыб и других животных (Нефедова, 1989; Wang et al., 2008; Ferreira et al., 2010). Среди рыб, атлантическая сельдь (*Clupea harengus* L.) сильно выделяется значительным содержанием ФЛ в зрелых ооцитах – около 70% сухой массы, при этом основной их компонент это ФХ – около 58% (Tocher et al., 1985). У щуки в процессе развития от зрелой икры и далее в процессе эмбриогенеза и выклева личинки уровень ФЛ изменялся (ФХ снижается от 54,8 до 27,7 $\mu\text{г мг}^{-1}$ и ФЭА повышается от 11,8 до 13,0 $\mu\text{г мг}^{-1}$) (Desvillettes et al., 1997).

Липовителлин, специфический липопротеин ооцитов рыб, - гликолипофосфопротеин, состоящий в основном на 79% из белков и 19% из липидов (Jalabert, 2005). У радужной форели *Salmo gairdneri* до 70% липовителлина составляют

ФЛ (Fremont, Riazi, 1988). Он имеет одинаковый состав у представителей разных видов рыб – ФЛ-часть представлена значительным количеством ФХ, что подтверждает его резервную функцию в составе желтка, второстепенна его функция как источника пластических веществ для развития эмбриона (Айзенштадт, 1977; Лизенко и др., 1983; Нефедова, 1989; Tyler, Sumpter, 1996).

Некоторые ФЛ могут быть аллостерическими эффекторами, т.е. ре-активировать или ре-ингибировать отдельные ферменты путем стабилизации фермента в определенной конформации, при этом для одних ферментов такое действие ФЛ может быть связано с ЖК-остатком, а для других – со структурой полярных головок и/или физическим состоянием бислоя (Бурлакова, 1977; Геннис, 1997). Для пируваткиназы наибольший ре-активирующий эффект отмечен при взаимодействии с ФХ, имеющем в составе олеиновую жирную кислоту, 18:1(n-9) (Бурлакова, 1977). Фермент β -гидроксибутиратдегидрогеназа демонстрирует абсолютную специфичность к ФХ и проявляет каталитическую активность только в его присутствии (Геннис, 1997). Другими примерами может быть изменение активности Ca^{2+} -АТФазы и Na^+, K^+ -АТФазы. Последний фермент является «ферментом осморегуляции» и представляет из себя электрогенный ионный насос (Геннис, 1997), что особенно важно для рыб, которые испытывают флуктуации солености среды как на отдельных этапах жизненного цикла, так и в виде суточных или сезонных явлений. Важное значение для ре-конструкции активности этого фермента играют гидрофильные «голова» ФЛ, особенно ФС (Kimmelberg, Parahadjoroluos, 1972), а также кардиолипин – кислый, отрицательно заряженный ФЛ. Кроме изменения активности Na^+, K^+ -АТФазы изменяется и чувствительность фермента к его ингибитору – убаину (Геннис, 1997).

Следует подчеркнуть, что ФЛ являются и формой запасания энергии, им, также, как и энергетическим липидам, присуща эта функция, которая реализуется в соответствии с потребностями организма, особенно в период эмбриогенеза. В начальный период эмбрионального развития у разных видов рыб снижение суммарных липидов происходит за счет ТАГ, ФХ, ФЭА, свободных ЖК, ХС и ЭХС (Герасимова, 1973; Нефедова, 1989; Атлантический лосось..., 1998). Известно, что уровень ОЛ после оплодотворения у атлантического лосося, атлантической сельди и радужной форели остается константным, а через 2 ч. количество ФЛ уменьшается за счет ФХ, в то время как доля ТАГ повышается (Герасимова, 1973; Tocher et al., 1985; Takama et al., 1994). При этом ФЛ, в основном ФХ,

расходовались главным образом на стадиях эмбриогенеза, предшествующих вылуплению. Уровень ФЛ высок в половых продуктах самцов лососевых рыб (от 69% до 93%), где эти липиды выполняют структурообразующие компоненты биомембран, но и реализуют энергетическую функцию, связанную с движением сперматозоидов, и стабилизирующую функцию, предохраняя их от разрушения при движении в холодной воде (Лизенко и др., 1983).

В меньшем количестве («минорные» классы) ФЛ, представлены – фосфатидилинозитолом (ФИ), фосфатидилсерином (ФС), а также сфингомиелином (СФМ). Последний, однако, является одним из основных липидов мембран мозга (Крепс, 1981). У граммотрицательной пресноводной бактерии *Arcocella aquatica* до 92% суммы липидов – полярные липиды по типу сфинголипидов, а ФЭА составляет только 2% (Батраков и др., 1998).

Фосфатидилинозитол (ФИ) – значительно меньшие количества этого ФЛ в биологических мембранах не умаляют его особой роли в серии важных метаболических процессов. Структура ФИ представлена глицериновым остатком, в котором в положении *sn-1* и *sn-2* находятся ЖК-компоненты, чаще всего НЖК – 18:0 стеариновая ЖК, и ПНЖК – 20:4(n-6) арахидоновая ЖК (АРА), соответственно, а в положении *sn-3* – фосфатная группа и инозитол. В процессе гидролиза ФИ при участии фосфолипазы С образуются диглицериды, которые считаются сигнальными молекулами (Ипатова, 2005) и фосфоинозиты, которые образуются под действием гормонов и ряда других эффекторов (Berridge, 1987). Показано (Kishimoto et al., 1980), что последние увеличивают количество внутриклеточного Ca^{2+} и диглицеридов, что приводит к повышению активности киназ, которые выступают в роли регуляторов отдельных метаболических путей. Таким образом, ФИ является "поставщиком" в организм метаболически и функционально значимых молекул как в рамках нормального физиологического состояния, так и при условиях, которые требуют адаптивного компенсаторного ответа.

Инозитол-липидам отводится роль «дирижёра» серии процессов, формирующих липидный профиль биомембраны и поддержание ее гомеостаза (Kim et al., 2013). Они участвуют в передаче трансмембранного сигнала, регулируют ионную проницаемость, суб- и межклеточный транспорт, а также являются предшественниками сигнальных молекул (при участии фосфолипазы С) (Balla et. al., 2009; Kim et al., 2013). В целом, ФИ рассматривают как источник высоконенасыщенных биоактивных молекул ЖК, в

частности АРА. Эта ЖК предшественник одного из семейств эйкозаноидов, биологически активных соединений липидной природы, синтезируемых в большинстве тканей организма и участвующих в регуляции ряда физиологических процессов: репродукции, иммунного ответа, воспалительных реакций, развития и функционирования зрительной и нервной системы (Tocher, 1995, 2008; Sawyer et al., 2002; Hanna, Hafez, 2018).

Показано, что для ФИ в нервной и зрительной ткани радужной форели основными ЖК являются именно высоконенасыщенные АРА и эйкозапентаеновая ЖК (ЭПК), а НЖК представлена 18:0 (Bell, Tocher, 1989), что указывает на тканеспецифичность молекулярных видов ФЛ и свидетельствует об их особой роли в поддержании гомеостаза и организации некоторых органов в целом. ФИ спермы окуня и некоторых лососевых включает высокую долю АРА (Bell et al., 1997). Важно отметить, что повышенный уровень ФИ также был показан в зрелой икре атлантической трески (до 36,7%) (Bell, 1989).

Известно (Jurtshuck et al., 1961), что активность фермента β -гидроксибутиратдегидрогеназы можно несколько понизить при участии кардиолипина и ФИ.

Результаты некоторых исследований (Маркевич, Коломийцева, 2014) позволяют предположить, что мембранные ФЛ участвуют в послелучевой репарции ДНК у крыс. Показано, например, снижение уровня ФХ, ФИ и увеличение СФМ и ХС в ядрах клеток глии неокортекса. Эти ФЛ участвуют в динамике формирования ЦНС-синдрома у млекопитающих.

Фосфатидилсерин (ФС) – производное фосфатидной кислоты и аминокислоты – серина, в его структуре присутствуют остатки двух ЖК. В первом положении *sn-1* находится НЖК, а во втором (*sn-2*) – ПНЖК, при этом ЖК-профиль этого ФЛ может сильно варьировать в зависимости от типа ткани. Считается, что ФС принимает участие в нейрогенезе, сигнальных клеточных процессах и апоптозе. Его уровень в биомембранах нервных тканей зависит от возраста, типа нервных клеток и субклеточных структур, ткани или участка головного мозга. Многие из функций ФС объясняются наличием в его составе ПНЖК, особенно 22:6(n-3) докозагексаеновой ЖК (ДГК) (Mozzi et al., 2003). В связи с чем в последние годы возрастает число работ, демонстрирующих положительную динамику в лечении когнитивных расстройств у человека при потреблении препаратов, содержащих ФС и ЖК «морского» типа (Crook et al., 1991; Komori, 2015; Yang et al., 2016).

Известно, что протеинкиназа С, в активации которой в том числе участвуют производные ФИ, а также ФС (Brooks, Storey, 1998), оказывает стимулирующее действие на стероидогенез у золотой рыбки (*Carassius auratus*), эти ФЛ влияют на кинетические свойства фермента в нервной ткани, передачу сигнала у радужной форели (Brooks, Storey, 1998). Показано, что апоптоз лейкоцитов карпа (*Cyprinus carpio*) сопровождается обнаружением ФС на внутреннем бислое биомембраны (Saha et al., 2003). Возрастные изменения уровня ФИ и ФС митохондриальных мембран данио рерио связаны с процессами апоптоза и их участием в этих процессах именно как сигнальных молекул (Almáida-Pagan et al., 2014). ФИ и ФС могут разнонаправлено изменять чувствительность ферментов к действию гормонов.

Изучение ФЛ-спектра спермы некоторых видов рыб показало высокую степень ненасыщенности ЖК-компонентов ФЛ – ФЭА и ФХ, и особенно ФС (до 71,8%) (Bell et al., 1997). Сперма чавычи и атлантического лосося имеет высокое содержание ДГК и ЭПК в составе ФС. В сперме морского окуня ДГК была в составе со стеариновой ЖК (18:0) для ФС и ФЭА. Кроме того, было показано, что для спермы лососевых характерно преобладание ЭПК, а для окуня ДГК. Молекулярная видоспецифичность ЖК-компонентов индивидуальных ФЛ половых продуктов (в данном случае у самцов) для разных видов рыб может быть связана с особенностями репродукции и экологическими условиями, в которых проходит оплодотворение.

Известно, что ФС биомембран посредством регуляции активности мембраносвязанных ферментов принимает участие в процессах слияния миобластов для формирования миотрубки, системной единицы мышечного волокна, слияния остеокластов (Verma et al., 2017). При этом лизофосфатидилхолин может выступать ингибитором этих процессов.

Лизофосфатидилхолин (ЛФХ) – продукт гидролиза ФХ, катализируемого фосфолипазой А₂, в ходе которого удаляется один ЖК-остаток. Считается, что ЛФХ может действовать на белок на уровне его четвертичной структуры. Аллостерическое действие ЛФХ определяется его концентрацией – в малых дозах он действует как активатор, а в больших – как ингибитор (Бурлакова, 1977). Относительно высокую концентрацию ЛФХ в икре можно связать с резорбцией отдельных ооцитов при формировании половых продуктов (Анохина, 1969). Возможно, повышение содержания лизопродуктов ФЛ связано с подготовкой икринок к оплодотворению, так как эти

соединения увеличивают проницаемость биомембран (Костецкий и др., 1975; Сидоров, 1983). В зрелой икре атлантического лосося содержание ЛФХ – 3% суммы ФЛ (Лизенко и др., 1983; Сидоров, 1983). Известна определенная динамика липидов в желтке и теле эмбриона лосося: в первый день после выклева личинок из оболочек в липидах желточного мешка отмечается относительно высокий уровень ЛФХ и свободных ЖК (9,3 и 21,2%) по сравнению с телом, где их содержание в 3 раза ниже, что связано с усилением использования ТАГ и ФХ в этот период (Tocher et al., 1985; Нефедова, 1989).

Сфингомиелин (СФМ) – в основе молекулы высший аминспирт с ненасыщенной углеводородной цепью – сфингозин, который соединен сложноэфирной связью с полярной группой (фосфохолин или фосфоэтаноламин). Этот ФЛ представитель фосфосфинголипидов, их гидрофобная часть – керамид, основные ЖК – 24:1 и 24:0 (для миелина) (Геннис, 1997). Для СФМ в мышцах рыб доминирующей ЖК являются 24:1(n-9) и 22:1(n-9), напротив, у скота и птицы – 16:0 и 18:0 (Hellgren, 2001).

Совместно с ХС СФМ участвует в формировании специфических доменов и рафтов, «кавеол»/“caveolar”, в биомембранах (Hla, Dannenberg, 2012), что приводит к упорядочению структуры биомембраны, повышается ее «ригидность». Кроме того, СФМ участвует в передаче клеточного сигнала в норме и при стрессе (Hla, Dannenberg, 2012; Jaikishan, Slotte, 2013).

СФМ – основной ФЛ нервной ткани у рыб, как показано и для млекопитающих. В молоках рыб, по сравнению с ооцитами, СФМ и кардиолипин могут доминировать в ФЛ-спектре. Зрелые спермии рыб в средней своей части содержат крупные митохондрии, чем объясняется повышенный уровень кардиолипина (специфического липида митохондрий). Количество СФМ в молоках лосося составляет до 17% суммы ФЛ, в зрелых ооцитах – до 8%, а кардиолипина – 12% и 2-3%, соответственно (Лизенко и др., 1983; Сидоров, 1983).

В научной работе М. эль Бабили и др. (el Valibi et al., 1996) установлено, что уровень и обмен Na^+ за счет работы Na^+ , K^+ -АТФазы в жабрах эвригалинных видов рыб (морского окуня и угря) оказывают модифицирующее действие на обмен СФМ и регулируют образование продуктов этого процесса – свободных керамидов и сфингозина. Продукты обмена скорее всего регулируют работу хлоридных клеток жаберного эктодермального эпителия, что рассматривается как механизм адаптивной осморегуляции при изменении солености. Для млекопитающих показано (Park et al.,

2014), что изменение ЖК-остатка в составе сфинголипидов приводит к изменению метаболизма ЖК в печени, в частности активности фермента CD36/FAT.

Для некоторых видов копепод описана миелиновая оболочка «сенсорных» и «двигательных» аксонов антенн, что встречается крайне редко среди беспозвоночных (Davis et al., 1999; Weatherby et al., 2000), которые поддерживают адекватные поведенческие реакции животных суточные, сезонные. В исследовании Ли (Lee, 1974) на арктическом виде веслоногого рачка *C. hyperboreus* было показано высокое содержание СФМ (15-19% суммы ФЛ), как одного из основных компонентов миелина. Результаты работы позволили сделать предположение, что, несмотря на ничтожно малые количества ФЛ в теле копепод, они выполняют определенную функциональную роль в контроле передвижения и миграции животных.

В нескольких видах красных и зеленых водорослей обнаружены инозитфосфоцерамиды – главные компоненты для образования церамидов, эти данные являются первым сообщением об обнаружении инозитфосфоцерамида в водорослях – во всех исследованных видах красных водорослей (Хотимченко и др., 2001). Возможно, копеподы используя в пищу зеленые водоросли получают некоторые ФЛ для синтеза миелина. Скотт А. предполагает, что накопление миелина может быть генетически детерминированным признаком и, возможно, видоспецифичным для копепод (Scott et al., 2002; Weatherby et al., 2000).

Таким образом, липиды – это многообразные и полифункциональные компоненты организма, тесно связанные друг с другом комплексными динамическими метаболическими превращениями, энергозатратными и энергозапасающими, имеющими конститутивный и компенсаторный характер, направленными на поддержание гомеостаза и удовлетворяющими потребности организма в условиях изменяющихся факторов среды.

1.3. Изменение физико-химических свойств биомембран при действии факторов среды

В целом, когда речь идет о адаптациях, необходимо учитывать важную роль биомембран в реакции на изменение температуры среды. Биологические мембраны – полифункциональные системы, им во многом принадлежит конститутивная роль в структуре и функционировании клеточных систем. Многие процессы, протекающие в клеточных и субклеточных мембранах эссенциальны для организма, включая биосинтез самой мембраны. Основные компоненты мембраны – белки и липиды, углеводы (10% массы мембраны), которые входят в состав гликолипидов или гликопротеинов (Геннис, 1997). Именно биомембраны определяют температурные границы, в которых возможно нормальное функционирование всех систем организма и обеспечение его жизнедеятельности. Повышенная чувствительность мембран к изменению температуры связана, прежде всего, с прямым воздействием этого фактора на физико-химические свойства липидов, которые создают особое микроокружение для нормального функционирования мембраносвязанных ферментов (Hochachka, Somero, 2002). Свойство мембраны, известное как «жидкость», определяется физико-химическими параметрами именно липидной компоненты, чем обуславливается определенное структурное состояние субъединиц мембраносвязанного фермента, его активность (Болдырев, 1985; Рабинович, Рипатти, 1990; Рабинович, Рипатти, 1994; Rabinovich et al, 2003; Рабинович, 2008). Так, одной из функций мембран является их участие в биоэнергетических процессах и, прежде всего, в продуцировании АТФ на внутренней мембране митохондрий. Транспорт протонов в этом процессе во многом связан с составом мембранных липидов митохондрии. Многие ферменты энергетического обмена работают только в определенном по составу и физико-химическим свойствам липидном окружении (Болдырев, 2006).

Организмы разных таксонов эффективно используют единый механизм адаптации к колебаниям температур через изменение липидного и ЖК-спектра мембран, который обеспечивает сохранение физиологической активности как самой мембраны, так и мембраносвязанных ферментов и их ансамблей (Hochachka, Somero, 2002). К числу ключевых механизмов поддержания целостности биомембран при температурных адаптациях относятся: качественное и количественное изменение ФЛ-состава, прежде

всего за счет доминирующих классов ФХ и ФЭА, наиболее частый механизм у пойкилотермных организмов, который оценивает по индексу соотношения ФХ/ФЭА или ФЭА/ФХ; качественное и количественное изменение минорных ФЛ; вариации уровня ХС и общих ФЛ, на что указывает изменение молярного отношения ХС/ФЛ в мембранах; качественное изменение ЖК-компонентов ФЛ, т.н. изменение степени ненасыщенности липидов.

Как было отмечено ранее, ФЛ-состав характеризуется относительным постоянством, поэтому отклонение от нормы, например, при сезонных колебаниях условий среды или при некоторых патологических состояниях организма, сопровождается изменением соотношения различных ФЛ, особенно, соотношением нейтральных ФЛ (ФХ и ФЭА) к кислым ФЛ (ФС и фосфатидной кислоте) (Сидоров, 1983; Hochachka, Somero, 2002). Изменение температуры среды может отразиться на физико-химических свойствах клеточных и субклеточных мембран, в том числе и на соотношении ФХ к ФЭА (Kattner et al., 2007). Известно, что при температурной адаптации этот показатель снижается, уровень ненасыщенности ФЭА за счет ЖК-компонентов повышается, в результате чего физико-химические свойства мембраны и ее структура перестраиваются для обеспечения сохранения оптимальной работы всех мембраносвязанных ферментов (Chapelle et al., 1982; Hazel, Carpenter, 1985; Hochachka, Somero, 2002). Биологическая целесообразность изменения ФЛ-состава мембран в ходе адаптации объясняется как тем, что степень ненасыщенности и температура плавления различных ФЛ неодинакова, так и тем, что изменение заряда полярных групп может благоприятствовать адаптации свойств мембраны и связанных с ней ферментов (Саутин, 1989).

В работе П.В. Веланского (2010) показано, что при акклимации к температурным флуктуациям в органах красноперки и камбалы количество продуктов Δ^9 -десатураз (16:1(n-7) и 18:1(n-9) и липогенез (16:0) увеличиваются в нейтральных липидах, ФХ, ФЭА. В другой работе (Arts, Kohler, 2009) приведен краткий обзор о биохимических механизмах поддержания структуры мембраны при низких температурах, в которой показано, что этот процесс обеспечивается не только за счет количественных вариаций ФЛ в мембране, но и способности повышать уровень ненасыщенности за счет МНЖК и ПНЖК, а также и за счет изменения специфических ЖК и их пропорций в ФЛ молекуле.

В другой работе (Kraffe et al., 2007), при изучении температурной акклимации радужной форели от 5°C до 15°C, было показано снижение активности цитохром-с-оксидазы, изменение количества митохондриальных цитохромов, аденин-нуклеотидной транслоказы, а также изменение соотношения отдельных липидных классов и их ЖК-компонентов. При этом, последний механизм рассматривается как наиболее важный и модифицирующий функциональные свойства митохондрий. Так, кратковременная экспозиция организма до 15°C привела к снижению индекса диацилФЭА/диацилФХ. Количество диацилФЭА снижается, а уровень плазмалогенной формы увеличивается, при этом содержание диацилФХ остается стабильным достаточно долгое время (Kraffe et al., 2007). Авторы отмечают, что диацил- и плазмалогенные субклассы ФХ и ФЭА реагируют на изменение температуры по-разному и делают заключение, что этот механизм ответной реакции изучен все еще недостаточно.

Суммарное количество минорных ФЛ (СФМ, ФС, ФИ, ЛФХ) в тканях и органах рыб не превышает 17-20%, что рассматривается как генетически детерминированный признак, а также может иметь определенный адаптивный характер. Известно, что СФМ наряду с ХС делает наружную мембрану более стабильной при вариациях комплекса экологических факторов.

Одним из биохимических механизмов температурной адаптации является изменение индекса ХС/ФЛ, которое считается одним из показателей, характеризующих жидкостность мембраны. Повышение этого индекса, за счет увеличения количества ХС, а вместе с тем конденсирующих свойств мембраны, способствует усилению ее вязкости и, как следствие, уменьшению ионной проницаемости и изменению активности мембраносвязанных ферментов, что чаще всего коррелирует с влиянием низких температур (Лопухин и др., 1985; Нетюхайло, Тарасенко, 2001; Финагин, 1980). Степень микровязкости липидного бислоя контролирует процесс подвижности рецепторов на поверхности плазматической мембраны, необходимый для формирования специфических биохимических сигналов и передачи их внутрь клетки при разных температурных условиях (Лопухин и др., 1985).

Температурный фактор влияет и на позиционное распределение ЖК в отдельных группах липидов (ФЛ, ТАГ), а также на их модификацию, что в свою очередь, может изменять «ХС-ФЛ взаимодействие» в биомембранах и способствовать формированию адаптивных механизмов в организме (Bjerkeng et al., 1999; Hochachka, Somero, 2002). Для

митохондриальных мембран показано, что при температурных воздействиях уровень ХС достаточно долгое время остается стабильным, в то время как качественный и количественный состав ФЛ заметно варьирует, особенно при повышении температуры. При более длительном воздействии температуры увеличивается молярное отношение ХС/ФЛ (Kraffe et al., 2007). Важно отметить, что состав липидов мембраны митохондрий определяет способность этого органоида осуществлять окислительные реакции при флуктуациях температуры.

Итак, адаптивная приспособительная роль отдельных ФЛ у эктотермных организмов весьма разнообразна как по регулируемой ими функции, так и по механизму действия. Структурные липиды обеспечивают работу большого числа мембраносвязанных ферментатических систем и одной из причин изменения их активности может быть модификация их липидного окружения, часто имеющая определённую специфику (Крепс, 1981; Болдырев, 1985, 2006; Ленинджер, 1985; Рабинович, Рипатти, 1990; Рабинович, Рипатти, 1994; Проказова и др., 1998; Гринштейн, Кост, 2001; Лось, 2001; Rabinovich et al, 2003; Николлс и др., 2008; Рабинович, 2008). Липидное (ФЛ) и ЖК окружение мембраносвязанных ферментов специфично как по качеству, так и по уровню микровязкости и может значительно отличаться от общего состояния мембраны. С изменением текучести мембраны меняется температура фазового перехода липидов, влияющих на активность большинства мембраносвязанных ферментов – цитохромоксидазы, глюкозо-6-фосфатазы, сукцинатдегидрогеназы, Na^+ , K^+ -АТФ-азы, Ca^{2+} -АТФ-азы, аденилатциклазы и др. (Лось, 2001).

В этой связи интересным будет кратко упомянуть теорию «метаболической холодной адаптации» (*“metabolic cold adaptation”*, МСА), в соответствии с которой, для видов, населяющих северные экосистемы характерны более высокие скорости метаболического обмена, чем для видов, обитающих в более теплых климатических зонах (Карамушко, 2007; White et al., 2012). Рыбы холодных водотоков характеризуются, например, более высокой активностью цитратсинтазы, интенсивной работой дыхательной цепи митохондрий и повышенным базовым обменом веществ. Кроме того, достоверно установлено, что с увеличением широты обитания у рыб повышается производительность митохондрий за счет изменения объема их матрикса и также возрастает активность их ключевых ферментов. Авторы полагают, что именно «широтность» определяет уровень базового обмена веществ. Наряду с увеличением

объема матрикса митохондрий в мышцах может изменяться и их плотность, количество и качество, что позволяет предположить, что наиболее вероятным, эволюционно закрепленным механизмом компенсации обитания рыб в условиях высоких широт, можно рассматривать изменение ультраструктуры мышечной ткани (White et al., 2012), особенно это касается демерсальных рыб холодных вод (Guderley, 2004). При этом, изменений в субстратной специфичности ферментов дыхательной цепи митохондрий в их изоляте в течение эволюционной адаптации к действию низких температур, не установлено.

Показано, однако, что фенотипическая холодовая акклимация способствует возрастанию объемной плотности митохондрий в мышцах одних рыб (карась обыкновенный), но не влияет на этот показатель у других (радужная форель). С другой стороны, показано, что изменение свойств митохондрий (ФЛ-профиля, плотности крист) может повышать окислительную способность мышц при отсутствии изменений объемной плотности митохондрий. Механизм, связанный с изменением уровня ненасыщенности ЖК-компонентов ФЛ, является прямым компенсаторным ответом на действие температуры и обнаруживается для изолятов клетки. Таким образом, достигается сохранение "качества" биомембран, которое удовлетворяет скоростям и уровням происходящих в них процессов (Guderley, 2004).

Интересно отметить, что активность цитратсинтазы обратно коррелирует с глубиной, на которой обитает рыба, и также различается у рыб разных экологических групп (по местообитанию) – пелагических, демерсальных или глубоководных, что связывают с различиями в локомоторной активности и уровнем аэробного обмена (Sullivan, Somero, 1980; Torres, Somero, 1988; Somero, Childress, 1990). Так, для трех видов мезопелагических рыб-зоопланктофагов, обитающих на глубинах в 50 м и около 150 м было показано, что при увеличении глубины в три раза, скорость потребления кислорода уменьшается примерно в два раза (Карамушко, 2007). В этой же работе установлено, что образ жизни определяет скорость энергетического обмена, его возрастание в ряду от медленно плавающих рыб до пелагических, стайных и активных рыб: *Pleuronectes platessa* – *Gryptocephalus cynoglossus* – *Anarhichas lupus* – *Gadus morhua*. Тем самым, высокие энергетические затраты у активных рыб, экологические особенности обитания вида, связаны с высокой скоростью энергетического обмена (Винберг, 1976; Карамушко, 2007).

В условиях достаточного снабжения кислородом в водных экосистемах северных широт возникает вопрос о влиянии окислительных реакций в липидах на активность мембраносвязанных ферментов. Перекиси липидов могут действовать на ферменты, влиять на каталитические центры, например для Ca^{2+} -АТФ-азы, и инактивировать их (Бурлакова, 1977). Повышение скорости окислительных реакций в липидах приводит к ослаблению липид-белковых взаимодействий: повышению уровня ХС, СФМ, ФХ, за счет чего изменяется «жидкость» липидного бислоя – повышается «ригидность». Увеличение активности глюкозо-6-фосфатазы наблюдалось при снижении скорости окисления липидов (Бурлакова, 1975). С другой стороны, известно, что существует физико-химическая регуляторная программа, которая контролирует протекание окислительных реакций в липидах в пределах физиологической нормы. Тем самым, для гидробионтов северных водотоков характерна адекватная работа этой системы, направленная на поддержание баланса окислительных процессов в специфических условиях среды с учетом необходимости энергоэкономии, и сохранения гомеостаза. Кроме того, имеет значение сохранение «качества» липидов, поскольку наиболее подверженными окислению являются ФЛ с ненасыщенными ЖК в структуре. Окисленные ФЛ – более доступный субстрат для фосфолипаз (Каган и др., 1973).

В связи с вышесказанным особый интерес представляет изучение экологических и эволюционных биохимических адаптаций у гидробионтов северных экосистем, к числу которых относятся изменения на уровне липидного метаболизма, строго регулируемого и направленного, с одной стороны, на поддержание гомеостаза, устойчивости среды, а с другой, определяющего пределы лабильности или изменчивости (Шульман, 1972; Немова, Высоцкая, 2004; Hop et al., 1995; Weatherby et al., 2000; Jutfelt et al., 2007; Kattner et al., 2007; O'Brien, Crockett, 2013; Crozier et al., 2014; Boissonnot et al., 2016). Неотъемлемость и скоординированность этих свойств живой системы обеспечивается через вариации функциональной активности макромолекулярных компонентов клеток и их компартментов, а также межклеточного пространства, приспособления микросреды, в которой работают и взаимодействуют макромолекулы (Hochachka, Somero, 2002).

2. Жирные кислоты: структура, специфика, некоторые функции и их экологическая роль

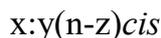
Жирные кислоты (ЖК), находящиеся в организме в основном в связанном состоянии, являются наиболее лабильными компонентами липидных молекул и характеризуются полифункциональностью (Tocher, 2002). Жирнокислотные компоненты липидов сравнительно быстро включаются в адаптивные реакции, а совокупность разнообразных ЖК обеспечивает организму как в обычных так и в экстремальных условиях возможность избирать альтернативные пути реагирования: регуляция жидкостности биомембран, изменение активности липопротеидных ферментов без изменения концентрации белка, синтез биологически активных веществ типа простагландинов, лейкотриенов и других, источником которых являются ПНЖК и др. (Хочачка, Сомеро, 1988). Следует отметить, что основную долю комплекса ЖК липидов рыб составляют длинноцепочечные и высоконенасыщенные, что подчеркивает их важную функциональную роль в организме (Tocher, 2002).

Жирные кислоты представляют собой одноосновные карбоновые кислоты, т.е. это углеводородная цепь с различным количеством атомов углерода, которая ограничена с одного конца COOH карбоксильной группой атомов, а с другой CH_3 метильной группой. В составе липидов ЖК находятся в эстерифицированной форме (т.н. связанное состояние).

Жирные кислоты разделяют на три основных класса в зависимости от количества двойных связей в основной цепи атомов углерода. Выделяют насыщенные ЖК (НЖК) – характеризуются отсутствием двойных связей в цепи, мононенасыщенные ЖК (МНЖК) – имеют одну двойную связь в *цис*-конфигурации и полиненасыщенные ЖК (ПНЖК) – содержат 2-6 двойных связей в *цис*-конфигурации (Ленинджер, 1985; Antonny et al., 2015), которые в природных ненасыщенных ЖК изолированы друг от друга или не сопряжены (т.е. всегда отделены двумя простыми связями или одной метиленовой группой). Вращение цепи, закручивание молекулы ЖК, в месте двойной связи невозможно.

Номенклатура ЖК основывается на количестве атомов углерода, составляющих углеводородную цепь, наличии и количестве двойных связей, и их положении в цепи.

Так, общая формула ЖК может быть представлена следующим образом:



где x – количество атомов углерода в цепи, y – количество двойных связей, $(n-x)$ – расположение двойной связи между атомами углерода, при их нумерации с атома углерода карбоксильной группы. Формула завершается обозначением *цис*- или *транс*-конфигурации двойных связей.

На рисунке 1 представлена структурная формула и нумерация атомов углерода для α -линоленовой кислоты, которая имеет формулу $18:3(n-3)$, т.е. имеются три изолированные двойные связи, при этом положение первой двойной связи берет начало от девятого атома углерода.

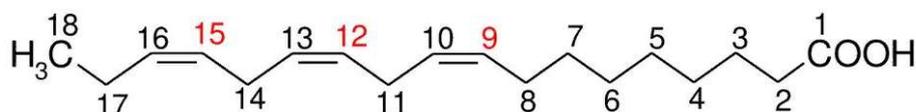


Рисунок 1 – Структурная формула α -линоленовой жирной кислоты, $18:3(n-3)$

На рисунке 2 обозначена структурная формула пальмитиновой ЖК, $16:0$, которая не имеет двойных связей и является насыщенной ЖК.

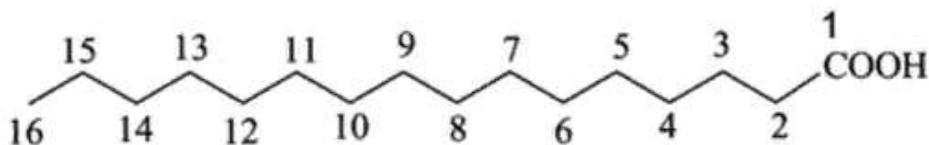


Рисунок 2 Структурная формула пальмитиновой кислоты, $16:0$

Структура ЖК определяет их функции и биологические эффекты в организме. Геометрические и термодинамические свойства всего многообразия ЖК различаются, а поскольку ЖК являются компонентами тех или иных классов липидов, они определяют их свойства. Так, длина цепи и количество двойных *цис*- связей сказываются на температуре плавления отдельных ЖК (таблица 1).

Таблица 1 Температуры плавления ЖК в зависимости от количества атомов углерода в цепи, наличия и количества двойных связей (по Mark Brandt, 2011)

Количество атомов углерода в цепи	Количество двойных связей	Температура плавления (°C)
14	0	54
16	0	63
18	0	70
18	1	13
18	2	-5
18	3	-11
20	0	77

Полиненасыщенные жирные кислоты во многом определяют внутреннюю структуру биологических мембран и условия работы интегральных белков (Рабинович, Рипатти, 1994). Ряд экспериментальных данных (Рабинович, Рипатти, 1994; Rabinovich et al, 2003) свидетельствуют о том, что если липиды с полиненасыщенными цепями участвуют в образовании специфического микроокружения интегральных белков, то в силу своих физико-химических свойств они могут способствовать поддержанию надлежащей конформационной подвижности этих белков, и ослаблять негативное воздействие изменений температуры на их активность, тем самым, способствуя нормальному функционированию.

Известно, что одним из основных механизмов биохимической адаптации гидробионтов к низким температурам на уровне количественных и качественных вариаций ЖК, является увеличение степени ненасыщенности ЖК, при этом ригидность биомембран снижается, а т.н. «жидкость» повышается (Cossins, Prosser, 1978; Falk-Petersen et al., 1990). Более того, в условиях низких температур установлено повышение содержания 20:5(n-3) ЖК и особенно предельно ненасыщенной 22:6(n-3) ЖК в местах локализации ключевых мембраносвязанных ферментов. Включение этих ЖК, особенно 22:6(n-3) в мембрану представляет собой один из основных способов быстрой реакции клетки на любое изменение окружающей температуры, включающей в течение непродолжительного периода «стабилизацию» липид-белковых взаимодействий в мембранах жизненно важных систем (Рабинович, Рипатти, 1990; Рабинович, 2008). Показано, что ПНЖК типа 22:6(n-3) характеризуются резко пониженной чувствительностью своих характеристик (как общих, так и локальных) к изменению температуры среды по сравнению с насыщенными кислотами. Такая их особенность

является одной из причин повышенного содержания ПНЖК в пограничных липидных слоях, встроенных в мембрану ферментов (Рабинович, 2008).

Общая схема синтеза ЖК в организме начинается от ключевого «строительного» блока – ацетил-КоА. Насыщенные ЖК могут синтезироваться в организме. Самыми распространенными и доминирующими в количественном отношении НЖК являются пальмитиновая 16:0 и стеариновая 18:0 ЖК. Значительная часть 16:0 элонгируется и десатурируется до более длинноцепочечных ПНЖК, которые в большей степени используются для биосинтеза ФЛ. Практически все организмы имеют фермент Δ^9 десатуразу, с участием которой происходит биосинтез олеиновой ЖК 18:1(n-9) из 18:0 ЖК. Присутствие НЖК и МНЖК в организмах любых таксономических групп позволяет предположить их фундаментальную роль в поддержании общего хода обмена веществ в живых системах. При этом индекс соотношения суммарных МНЖК/НЖК липидов, особенно ФЛ, увеличивается для тех субклеточных структур, которые выполняют специфические метаболические функции, указывая на значимость ненасыщенности для поддержания оптимальной структуры липидов.

Десатуразы крайне специфичны и вводят двойную связь в строго определенное положение между конкретными атомами углерода. Не все живые организмы имеют полный набор десатураз, поэтому они вынуждены получать ПНЖК извне, чем и определяется свойство «незаменимости» отдельных ЖК, необходимых организму для полноценной жизнедеятельности, поэтому требуется их постоянное восполнение. Так, только высшие растения и водоросли имеют гены, кодирующие десатуразы Δ^{15} и Δ^{16} , тем самым эти растительные объекты синтезируют незаменимые линолевою, 18:2(n-6), и α -линоленовую, 18:3(n-3), ЖК (Tocher et al., 1998; Berge, Barnathan, 2005). Эти ЖК являются основоположниками или предшественниками для целой серии метаболических реакций (в них участвуют не только десатуразы, но и элонгазы – ферменты, удлиняющие цепь на два атома углерода), приводящих к синтезу ЖК семейств (n-6) и (n-3) соответственно (рисунок 3). Наиболее значимыми результатами данных процессов является синтез АРА, ЭПК и ДГК. Для большинства животных синтез данных ЖК снижен или ограничен в связи с их поступлением за счет пищи: эффективность этого биосинтеза зависит от количества 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК в пищевых объектах и от активности участвующих в десатурации и элонгации ферментов (Крутецкая, Лебедев, 1993; Tocher, 2003).

Пресноводные рыбы, включая лососевых, могут конвертировать 18:3(n-3) ЖК до 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК, используя несколько путей энзиматических процессов десатурации и элонгации, кроме того, они могут 18:2(n-6) ЖК конвертировать до 20:4(n-6) ЖК. В пресной воде молодой лосось использует в пищу большое число беспозвоночных, богатых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК, после миграции лосося в море, рацион питания сменяется на другие виды беспозвоночных, которые богаты 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК (Bell et al., 2001). Известно (Torstensen et al., 2000; Turchini et al., 2005), что для взрослых особей атлантического лосося самая высокая усвояемость показана для 14:0, 16:0, 18:0 и 18:3(n-3), 20:5(n-3) ЖК.

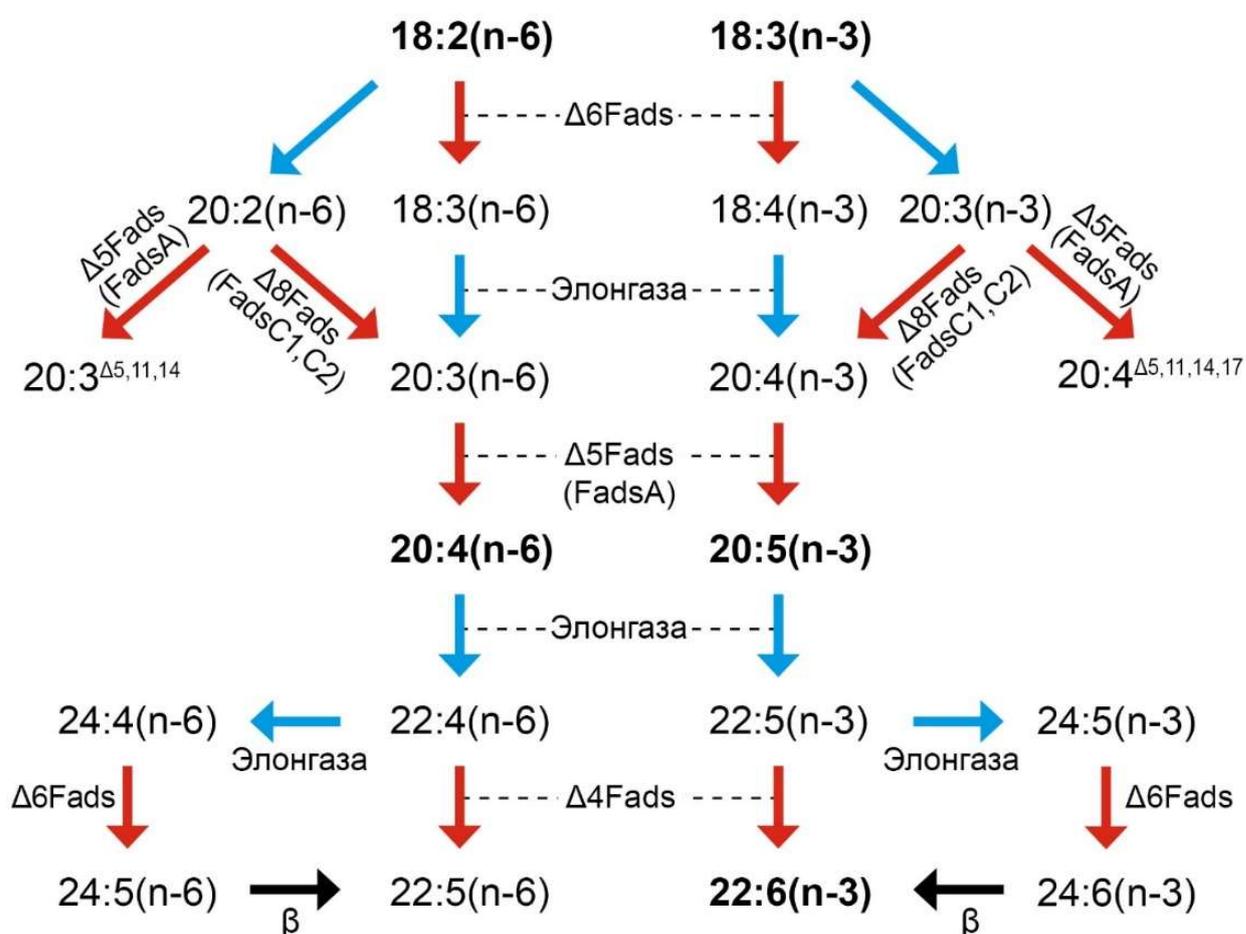


Рисунок 3 Общая схема биосинтеза длинноцепочечных полиненасыщенных ЖК (n-3) и (n-6) семейств от предшественников 18:3(n-3), α -линоленовой кислоты, и 18:2(n-6), линолевой кислоты, у позвоночных животных

Примечание – Голубыми стрелками указаны процессы элонгации ЖК, красными – десатурации с указанием соответствующих ферментов десатураз, черными – β -окисление.

Установлено, что в культуре нервных клеток в ФХ аксона доминируют АРА и ДГК, содержание которых крайне мало в самой клетке, где в большем количестве обнаруживались ЖК структуры С18:2. Показано, что степень ненасыщенности (за счет МНЖК) пропорциональна функциональной активности биомембран. Мембранный транспорт молекул и ионов, клеточных органелл организован в следующем порядке: эндоплазматический ретикулум > аппарат Гольджи > плазматическая мембрана (Keenan et al., 1970). Скорее всего высокая насыщенность плазматической мембраны связана с необходимостью обеспечения надлежащих барьерных функций (Samraio, 2011). В целом, специфичность и вариации соотношений между НЖК, МНЖК и ПНЖК в разных органеллах, субклеточных культурах объясняются подбором наилучшей биохимической комбинации ФЛ и их сочетания для обеспечения работы мембраносвязанных ферментов и осуществления жизненно важного транспорта и переноса веществ через биомембрану (Antonny et al., 2015). Например, повышение степени насыщенности ЖК ФЛ, приводящее к изменению свойств биомембраны рассматривается как одна из основных причин стресса эндоплазматического ретикулума (Busch et al., 2005; Pineau et al., 2009). Индекс МНЖК/НЖК биомембраны изменяется при включении МНЖК в структуру ФЛ, повышается абсорбция мембраны для белков цитозоля или аутофагосом, что позволяет «закрепляться» на амфипатической мембране, «разрыхленной» структуры, значительно эффективнее (Antonny, 2011; Antonny et al., 2015).

Присутствие или обогащение, например для родопсина, структуры ФЛ за счет ПНЖК биомембраны нервных клеток способствует ее гибкости и при этом устойчивости мембраносвязанных белков к механическому действию (Antonny et al., 2015). В отличие от других липидов, которые имеют определенную форму молекулы – коническую, обратно коническую, цилиндрическую, ФЛ имеющие в структуре ПНЖК, характеризуются способностью к изменению конформации молекулы и ЖК-ацила, они значительно менее устойчивы в поддержании определенной формы и в связи с этим высоко адаптивны.

Определенные ЖК (20:4(n-6), 20:5(n-3), 22:6(n-3)) являются основоположниками крупных семейств биологически активных веществ или медиаторов липидной природы, таких как простагландины, тромбоксаны, лейкотриены (из АРА); резолвины Е серии (из ЭПК) и протектины, резолвины D серии, марезин (из ДГК), которые вызывают различные физиологические эффекты в организме и регулируют множество процессов, таких,

например, как мышечный рост, реакции иммунитета, нейромедиаторную и гормональную функции (рисунок 4).

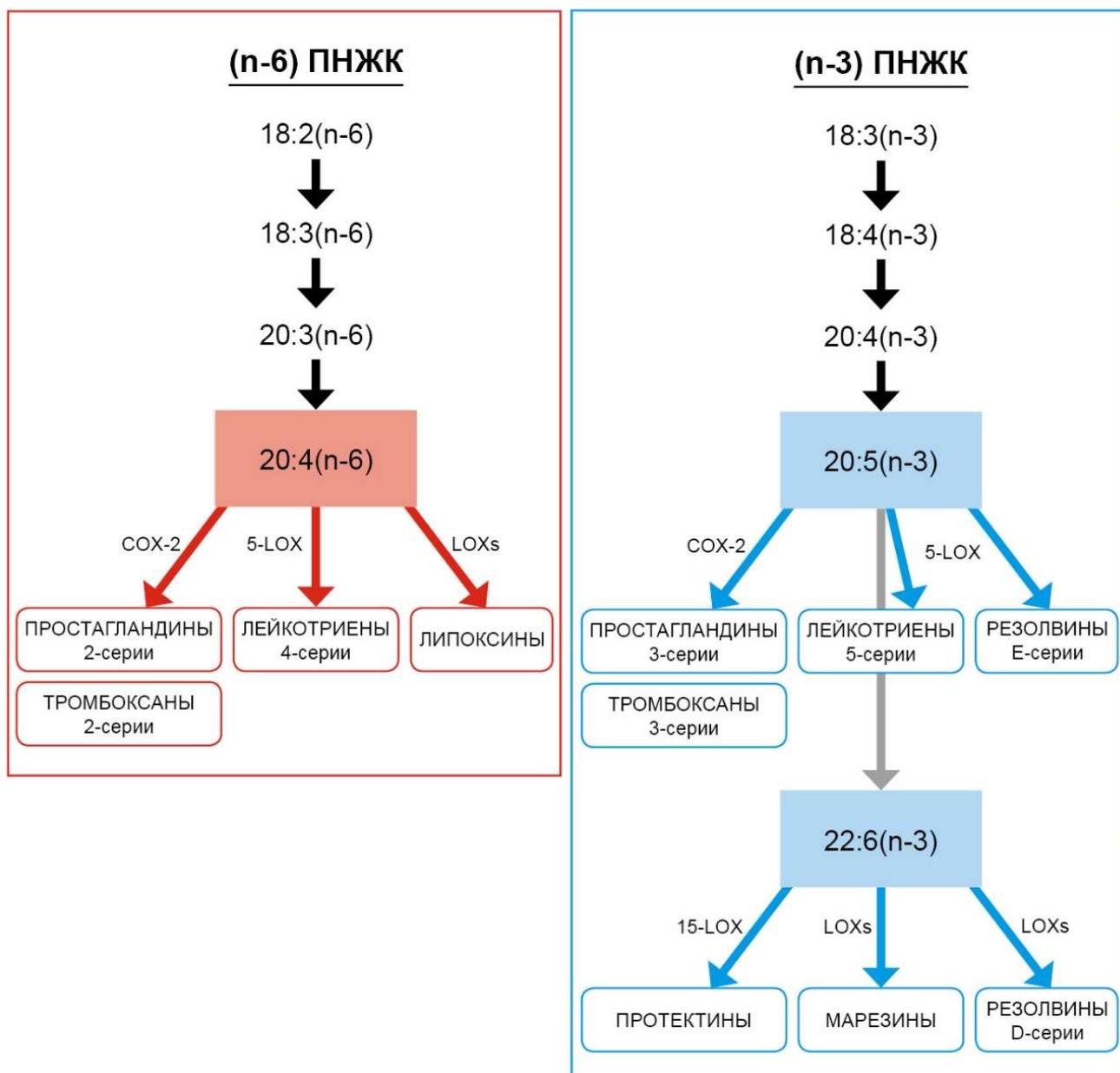


Рисунок 4 Схема синтеза биологически активных веществ из предшественников (n-6) и (n-3) семейства ПНЖК

Для отдельных групп гидробионтов, в частности для одних из ключевых пищевых звеньев Арктики – зоопланктона, известен синтез специфических ЖК (рисунок 5), которые рассматриваются как пищевые биомаркёры этих животных (см. раздел ниже).

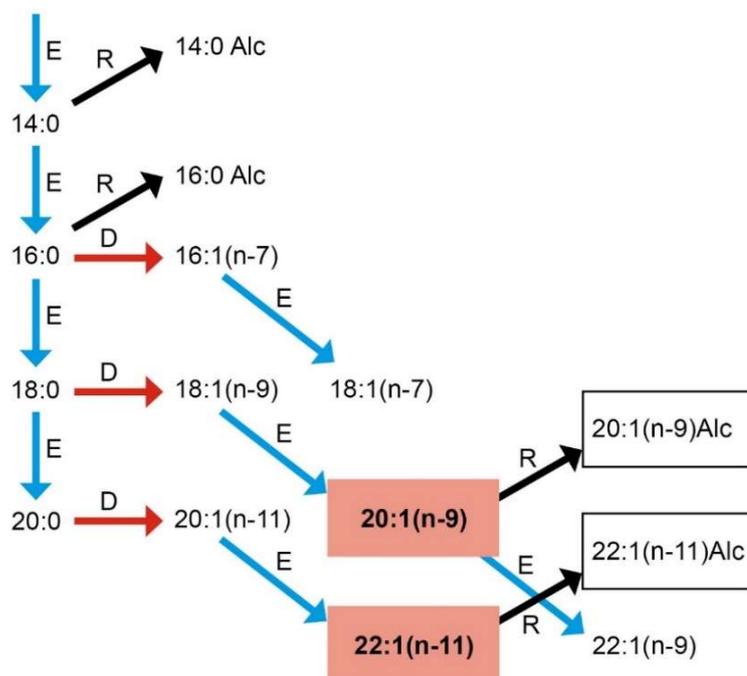


Рисунок 5 Схема биосинтеза специфических жирных кислот и жирных спиртов веслоногими ракообразными р. *Calanus*, для Арктики это виды *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* (по Kattner et al., 1996; Falk-Petersen et al., 2000)

Примечание – Голубые стрелки указывают процессы элонгации ЖК («E» реакция проходит при участии фермента элонгазы), красная стрелка – процессы десатурации («D» реакция проходит с участием фермента десатуразы). Специфические ЖК и спирты копепоид выделены в красный и белый прямоугольники соответственно.

Таким образом, ЖК являются одними из самых важных компонентов липидов и осуществляют ряд необходимых функций в организме. В частности, они могут быть использованы для энергетических целей в процессе развития, а также для синтеза других липидов, которые необходимы развивающемуся организму на определенном этапе жизненного цикла. Жирные кислоты имеют важное значение и в эколого-биохимических адаптациях рыб к специфическим температурным условиям биотопов за счет изменения «жидкости» и других свойств мембран, и, как следствие, - активности мембраносвязанных ферментов. Изменение спектров ЖК рассматривается как преадаптация к смене места обитания, например с пресного на морской в жизненном цикле лососевых рыб (мигранты) и приспособлению их к новым условиям среды.

2.1. Концепция трофических биомаркёров

Впервые концепция трофических («пищевых») биомаркёров (“trophic marker concept”), основанная на анализе общих и специфических метаболических изменений липидного обмена и синтеза специфических ЖК различными таксономическим и экологическим группами гидробионтов, а также дальнейших путей перемещения этих ЖК, их трансформации, накопления и расходования в пищевых цепях в структуре липидов была представлена и апробирована Р. Ли (Lee et al., 1971). Не только отдельные ЖК, но и их определенные соотношения рассматриваются как биомаркёрные для разных экологических групп гидробионтов (фито- и зоопланктон) (Auel, Hagen, 2002; Stubling, Hagen, 2003; Arts et al., 2009; Legezynska et al., 2012). В таблице 2 приведены примеры гидробионтов, синтезирующих ЖК биомаркеры.

Таблица 2 Жирные кислоты – специфические биохимические маркёры некоторых таксономических групп в водных экосистемах

Жирные кислоты	Организм продуцент	Источник
Высокая доля ЖК разветвленной структуры (а именно- НЖК и МНЖК); ЖК с нечетным количество атомов С в цепи; 18:1(n-7); Σ 15+17	Бактерии	Kaneda, 1991; Connelly et al., 2014
16:0, 18:4(n-3), 22:6(n-3) 16:0/16:1(n-7) высокий уровень C18ПНЖК+22:6(n-3)	Флагелляты	Sargent et al., 1987; Falk-Petersen et al., 1998; Nelson et al., 2001
22:6(n-3) 20:5(n-3)/22:6(n-3) меньше 1	Динофлагелляты	Viso, Marty, 1993; Graeve et al., 1994; Parrish, 2009; Nelson et al., 2001
16:1(n-7), 20:5(n-3) 20:5(n-3)/22:6(n-3) больше 1 16:1(n-7)/16:0 высокий уровень ΣC16/ΣC18 больше 2 16:2(n-4), 16:3(n-4)	Диатомовые	Dunstan et al., 1994; Budge, Parrish, 1998; Pond et al., 1998; Parrish, 2009; Boissonnot et al., 2016
16:4(n-1)	<i>Melosira arctica</i>	Falk-Petersen et al., 1998
20:1(n-9), 22:1(n-11) 22:1/20:1 меньше 1 22:1/20:1 больше 1 22:1/20:1 равно 1	Зоопланктон <i>Calanus glacialis</i> <i>Calanus hyperboreus</i> <i>Calanus finmarchicus</i>	Sargent, Falk-Petersen, 1988; Scott et al., 2002
20:4(n-6) Существенная доля (n-6) ПНЖК	Макроводоросли	Dalsgaard et al., 2003; Graeve et al., 2002

Продолжение таблицы 2

20:5(n-3), 16:0, 16:1(n-7), 20:4(n-6)	Rhodophyta	Graeve et al., 2002
18:4(n-3), 20:5(n-3), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 18:2(n-6), 16:0 16:1(n-5) 18:2(n-6), 18:3(n-3)	Phaeophyta <i>Desmarestia muelleri</i> спорофиты гаметофиты	Graeve et al., 2002; Khotimchenko, 1995, 1998
18:3(n-3), 18:2(n-6), 18:1(n-7)	Chlorophyta	Zhukova, Aizdaicher, 1995
ПНЖК/НЖК 18:0+18:1(n-9)	Детрит	Falh, Kattner, 1993; Soreide et al., 2008
18:1(n-7) большое содержание 18:1(n-9)/18:1(n-7) больше 1	Плотоядный vs. растительный	Graeve et al., 1997; Nyssen et al., 2005;

Развитие аналитических инструментов (хроматографии, масс-спектрометрии) позволило более детально изучать качественный и количественный перенос «пищевых» ЖК по взаимосвязанным звеньям пищевой цепи от бактерии до консументов высокого порядка. Были исследованы ЖК-компоненты отдельных липидных классов и их функции в метаболизме в процессах роста и развития гидробионтов (Graeve et al., 2002; Montero et al., 2005; Smyntek et al., 2008; Prato et al., 2012; Legezynska et al., 2014; Melo et al., 2015). Были рассмотрены пищевые стратегии различных гидробионтов (Sargent et al., 1987; Iverson et al., 1997; Kattner et al., 1995; Auel, Hagen, 2002) и связанные с ними ограничения и/или полнота освоения биотопа морскими организмами (Smith et al., 1996), а также проведено изучение трофических уровней взаимосвязанных пищевыми отношениями животных (Copeman, Parrish, 2003; Kainz et al., 2004; Kirsch et al., 2000). При этом отмечено, что в подобных исследованиях следует учитывать метаболические особенности и скорость обмена веществ, их ткане- и органоспецифичность, стадию жизненного цикла и развития организма, а также приспособительную роль ЖК компонентов липидов, обеспечивающих адаптацию гидробионта к изменяющимся факторам среды кратковременного и длительного характера.

Сочетание анализа ЖК как трофических маркеров организмов различных экологических групп с методом стабильных изотопов углерода и азота позволяет получить представление об общей структуре пищевых цепей, более полно интерпретировать пищевые сети водоема, в том числе охарактеризовать количественную долю «пищевых» ЖК от потенциально синтезируемых консументом, а также оценивать адаптивность гидробионтов различных экологических групп к изменяющимся условиям

среды в широтном аспекте (Banaimoon, 1992; Khotimchenko, Vaskovsky, 1990; Boschker, Middelburg, 2002; Werner, Auel, 2005; Hop et al., 2006; Richoux, Froneman, 2008; Connelly et al., 2014; Giraldo et al., 2015). При этом различными авторами до сих пор подчеркивается малоизученность пищевых сетей и метаболических особенностей гидробионтов придонной и донной зоны морских и пресноводных экосистем (Link, 2002; Strowasser et al., 2009; Legezynska et al., 2014), бентического пограничного слоя (Connelly et al., 2014), который крайне значим для поиска кормовых объектов демерсальными рыбами и китами (Loseto et al., 2009; Giraldo et al., 2015). Особо отмечается, что крайне мало исследований бентосных сообществ и их пищевых взаимоотношений в Арктике (Graeve et al., 1997; Wessels et al., 2012).

Одним из важнейших условий применения концепции трофических биомаркёров для изучения пищевых взаимоотношений гидробионтов является их (гидробионтов) высокая чувствительность и зависимость от высокоэнергетических биохимических компонентов – липидов, чем и объясняется ценность концепции и ее относительная однозначность применительно прежде всего к высокоширотным морским экосистемам. Известно, что ЖК энергетических липидов, в основном ТАГ и восков рыб отражают ЖК-компоненты кормовых объектов, их обилие, доступность и сезонную динамику (Lee, Patton, 1989; Dalsgaard et al., 2003; Iverson, 2009).

Специфичность качественного и количественного липидного состава гидробионтов отражается на метаболизме не только одного организма, но и других, взаимосвязанных пищевыми отношениями животных. Фитопланктон – первичные продуценты и основа пищевых цепей водных экосистем. Передача и трансформация вещества и энергии осуществляется путем поглощения фитопланктона растительноядными организмами – зоопланктоном и передачей до более высоких трофических уровней, которые представлены более высокоорганизованными животными – рыбами и млекопитающими (Falk-Petersen et al., 1990).

Известно, что в арктических водах среди фитопланктона доминируют диатомовые водоросли и динофлагелляты. Так, 18:1(n-9) ЖК – основной биомаркёр динофитовых водорослей и бактериопланктона; 16:1(n-7) ЖК – диатомовых водорослей (Viso, Marty, 1993; Viron et al., 2000; Graeve et al., 2008). Известно, что бактерии как один из компонентов донных осадков считаются главным источником моноеновых – 18:1(n-9), 18:1(n-7) ЖК, образующихся за счет десатурации 18:0 и элонгации 16:1(n-7),

соответственно (Латышев и др., 2001; Stubling, Hagen, 2003). Некоторые ПНЖК также имеют пищевое происхождение: 20:5(n-3) ЖК – биомаркёр диатомовых водорослей, а 22:6(n-3) ЖК – динофлагеллят (Kattner et al., 1989; Scott et al., 2000; 2002; Lee et al., 2006; Wold et al., 2007; Graeve et al., 2008).

Известно, что в формировании продуктивности зоопланктона Арктики и Субарктики первостепенное значение принадлежит отряду *Copepoda*, составляющему основу планктонного сообщества (Примаков, Кузнецова, 2010). В общей биомассе зоопланктона этих регионов преобладают растительноядные виды *Calanus* из отряда веслоногие ракообразные (*Copepoda*) – *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* и *C. finmarcicus*. Они являются важными объектами питания для личинок рыб, включая большинство видов, имеющих промысловое значение (Leiknes et al., 2016). Установлено, что недостаточное поступление (n-3) ПНЖК в организм рыбы, особенно на ранних стадиях развития, приводит к повышению уровня липидных медиаторов – эйкозаноидов. Высокий уровень, например простагландина E₂, который синтезируется из 20:4(n-6), приводит к развитию патологических состояний (Lands et al., 1992; Logue et al., 2000). Поступление в достаточном количестве 20:5(n-3) и 22:6(n-3) препятствуют развитию патологий путем снижения синтеза эйкозаноидов из ПНЖК семейства (n-6) (Bell, Sargent, 1996).

Для зоопланктона эссенциальными ЖК считаются 20:5(n-3) и 22:6(n-3), которые они получают при питании фитопланктоном, и поэтому снижение транспорта энергии (в форме этих ЖК) от первичных продуцентов к консументам может быть связано с низким содержанием ЖК в фитопланктоне (Muller-Narvarra, 2000; Møller, 2006). Биомаркёрными ЖК зоопланктона являются 20:1(n-9) и 22:1(n-11), эти ЖК могут синтезироваться *de novo* только растительноядными видами р. *Calanus* ssp. (Falk-Petersen et al., 1990; Graeve et al., 2004; Graeve et al., 2008; Kattner, Hagen, 2009). Рыбы не способны к синтезу C₂₀ и C₂₂ ЖК и они поступают в организм исключительно за счет питания зоопланктоном (Sargent et al., 1989; Falk-Petersen et al., 1990). Показано, что ПНЖК фитопланктона могут модифицироваться зоопланктоном в НЖК, МНЖК и жирные спирты, которые депонируются в их теле в форме восков, долговременного энергетического депо (Sargent, Henderson, 1986). Такая модификация удовлетворяет физиологическим потребностям копепод в накоплении высокоэнергетических липидов и поддержании должного уровня обмена веществ во время продолжительного зимнего периода и состояния диапаузы (Kattner et al., 1989; Lee et al., 2006; Kattner, Hagen, 2009). Известно, что на копеподитной

стадии CV и у взрослых копепод доля 20:1 и 22:1 ЖК и спиртов в структуре восков весьма высока. Данные ЖК катаболизируются как источник метаболической энергии в процессе формирования гонад (или в период репродуктивного процесса). Похожий биохимический механизм липолиза энергетических липидов с определенным составом ЖК был показан для питающихся зоопланктоном рыб, таких как мойва, в ТАГ которой установлено высокая доля 20:1 и 22:1 ЖК, которые используются в течение репродуктивного процесса, а (n-3) ПНЖК селективно удерживались в ФЛ яиц (Henderson, Tocher, 1987).

О роли ЖК в физиологических процессах у копепод известно не так много, однако доказана важность доли ПНЖК в кормовых объектах (Smyntek et al., 2008). Основное количество ЖК синтезируют фитопланктонные водоросли и некоторые гетеротрофные бактерии. В организме копеподы эти соединения используются в неизменном виде и выполняют структурную и запасующую функции. В наших исследованиях (Немова и др., 2014) было показано накопление незаменимых 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ПНЖК, а также 16:1(n-7) МНЖК *C. glacialis* и *C. hyperboreus*, что определяет высокую значимость копепод для питания молоди рыб и других гидробионтов северных морей. Известно, что рост копепод, развитие половых продуктов и репродуктивный процесс в целом, тесным образом связаны с количеством незаменимых ЖК, накопленных в период летнего питания фитопланктоном (Pond et al., 1996). Установлено (Sargent, Falk-Petersen, 1988), что в ЖК-профиле общих липидов яиц и науплиев *C. finmarchicus* доминировали 22:6(n-3) и 20:5(n-3) ПНЖК, что указывает на их значимость в процессах раннего развития (Leiknes et al., 2016). Показаны (Немова и др., 2014) видовые различия в уровне накопления 20:5(n-3) у двух видов копепод *Calanus hyperboreus* и *Calanus glacialis*, что скорее всего связано с различиями в жизненных циклах и репродуктивной стратегии. Из трех видов копепод наиболее приспособлен к условиям обитания в Арктике *C. hyperboreus*, развитие его очень пластично, а жизненный цикл имеет свои особенности. В более благоприятные годы, этот вид калануса имеет 2-годовой жизненный цикл (Северная Атлантика), а в менее благоприятное время - от 3 до 5 лет (Северный Ледовитый океан, моря Гренландии, Канады) (Hirche, 1997; Madsen et al., 2001). Такая динамика развития связана с уровнем обеспечения пищей на разных стадиях развития вида в полярном регионе (Arnkvaen et al., 2005).

В ходе аквариального эксперимента показано, что растительноядный вид зоопланктона *Pseudocalanus minutus* полностью обновляет «пищевые», диатомовые, ЖК

– 16:1(n-7), 16:2(n-4), 16:3(n-4) – за 21 день, при этом только 15% ЖК биомаркёров флагеллят, 18:2(n-6), 18:3(n-3), 18:4(n-3) им были использованы (Boissonnot et al., 2016). Для всеядного вида *Oithonasimilis* включение в метаболизм и тем самым обновление ЖК установлено для 15% как для ЖК от диатомовых водорослей, так и от флагеллят. Видоспецифические различия включения тех или иных ЖК в метаболизм объясняются физиолого-биохимическими адаптациями зоопланктона, связанными с различиями в скорости липидного обмена у организмов с разными пищевыми стратегиями. Высокая скорость липолиза у растительноядного зоопланктона выражается в большем использовании ЖК, полученных при питании диатомовыми водорослями, в то время как у всеядных видов зоопланктона в виду более широкого диапазона пищевых объектов, зависимость от липидных резервов снижена и в обмен в равной степени вовлекаются ЖК, имеющие разное пищевое происхождение (Boissonnot et al., 2016).

Для некоторых видов зоопланктона показана высокая скорость липидного обмена, особенно ФЛ, которые составляют основу биомембран организма. В связи с этим, для данных видов установлены высокие скорости обновления 16:0, 18:0, 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК (каждое последующее или второе клеточное деление), имеющих фитопланктонное происхождение (с большей тенденцией к ЖК «диатомового» происхождения), что объясняется необходимостью в поддержании жизнеспособности клеток (Dawidowicz, 1987; Norrbin, 1991). Для изоподы *Sphaeroma serratum* выражено прямое потребление пищи и включение поступающих компонентов, в том числе ЖК в структуру энергетических липидов (ТАГ), из-за высоких скоростей обмена и метаболической активности. В виду сильной зависимости от энергетических резервов, *S. serratum* отражает сезонную динамику кормовых объектов, а использование концепции трофических биомаркёров позволяет исследовать изменение пищевых стратегий у данного вида в течение продуктивного летнего сезона. Другой вид – *Isopoda baltica*, демонстрирует предпочтительное потребление диатомовых водорослей, что скорее всего соответствует физиологическим потребностям этого вида на определённой стадии репродуктивного цикла (Prato et al., 2012).

Интересно, что использование концепции трофических биомаркёров позволяет выяснить филогенетическое положение отдельных таксонов. Так, доминирование ПНЖК за счет 20:5(n-3), «морской» тип ЖК-профиля, у красных водорослей (Rhodophyta) указывает на то, что они имеют более древнее происхождение по сравнению с

представителями более молодого отдела зеленых водорослей (Chlorophyta). Для последних характерны МНЖК структуры C18, которые типичны для высших растений.

Некоторые авторы справедливо отмечают, что использование трофических биомаркерных ЖК затруднено при исследовании ЖК-спектров организмов высших трофических уровней: не всегда ясно напрямую или опосредованно поступили маркерные ЖК в организм консумента более высокого порядка (Iverson, 2009). При этом, большая доля специфических, трофических, ЖК в организме хищника позволяет предполагать определенные пищевые предпочтения (сопряженные с развитием пищеварительных ферментов) и/или высокую скорость ассимиляции в виду физиологических возможностей и потребностей, которые связаны с жизненной стратегией вида (Boissonnot et al., 2016). Например, высокая степень усвояемости «пищевых» ЖК фитопланктонного происхождения копеподами является одним из типичных адаптивных механизмов зоопланктона высоких широт, обеспечивающих его необходимым энергетическим резервом в форме липидов в течение короткого, но продуктивного арктического лета (Graeve et al., 2005; Boissonnot et al., 2016). Интересно, что данный вывод имеет прямое отношение к крупным веслоногим рачкам р. *Calanus ssp.* – их зависимость от качественного и количественного состава липидов крайне велика и связана с репродуктивным сезоном, которые начинается весной. Напротив, для мелких (по размерным характеристикам) видов зоопланктона, таких как *Pseudocalanus minutus*, для которых состояние зимней диапаузы сглажено, содержание общих липидов и соответственно их ЖК-компонентов для поддержания метаболических нужд менее значимо, поскольку в зимний период эти копеподы продолжают питаться, при этом характер питания связан с добыванием случайной пищи (Lee et al., 2006; Lischka, Hagen, 2007).

Бентосные сообщества являются долговременными интеграторами комплексных гидробиологических и гидрохимических процессов поверхностных слоев воды, участвующих в обеспечении полноценности круговорота углерода в гидросфере (Renaud et al., 2008). Для придонных экосистем складывается ряд специфических экологических условий: ограничение и доступность света, давление водной толщи, относительная стабильность температуры, что сказывается на доступности и разнообразии кормовых объектов и формирует высокую конкуренцию за пищевые ресурсы и снижает избирательность хищников (Viherluoto et al., 2000). Так, для мизид установлено, что виды,

ведущие придонный образ жизни менее избирательны к кормовым объектам по сравнению с видами пелагической зоны (Cartes, Sorbe, 1998). Кроме того, бентосные сообщества взаимосвязаны с сезонной цикличностью первичных продуцентов пелагиали (Renaud et al., 2011).

Именно пищевой фактор определяет состав, структуру, и биоразнообразие придонных биотопов (Strowasser et al., 2009). Известно (Жукова, 2009), что простейшие (инфузории, жгутиковые) являются первыми звеньями детритной пищевой цепи и также, как и бактерии обладают способностью синтезировать ПНЖК, тем самым они могут быть источником эссенциальных ПНЖК в морских экосистемах. Показано, что высокие уровни 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК, у глубоководных рыб *Coryphaenoides armatus* и *Antimora rostrata* имеют скорее всего бактериальное происхождение и их поступление в организм рыб связано с питанием детритом (Perry et al., 1979). Повышенная доля 20:4(n-6) ЖК у этих рыб также определяет придонный тип питания, поскольку 18:1(n-7) ЖК и 20:4(n-6) ЖК доминируют и в ЖК-профиле иглокожих и фораминифер (Suhr et al., 2003; Hudson et al., 2004). Для некоторых донных гидробионтов, например голотурий и эуфазиид, питание фитодетритом, приводит к повышению доли бактериальных ЖК в их ЖК-профиле (Falk-Petersen et al., 1987). Установлено, что некоторые виды полихет (*Alvinella pompejana*, *A. caudata*) могут десатурировать и удлинять полученные из бактериальной пищи ЖК (например, 18:1(n-7)cis) для синтеза эссенциальных 20:5(n-3) и 20:4(n-6) ЖК, необходимых для организма (Phleger et al., 2005). Установлено, что одной из приспособительных особенностей у гидробионтов, в том числе рыб, к обитанию на глубине является увеличение доли 18:1 ЖК и их включение в структуру энергетических липидов, при этом индекс МНЖК/ПНЖК также повышается (Лапин, Шатуновский, 1981; Murzina et al., 2014).

Интересно, что некоторые глубоководные и психрофильные бактерии, а также бактерии эндосимбионты, способны синтезировать ПНЖК *de novo* и тем самым могут являться источником этих ЖК для других гидробионтов (Connelly et al., 2014).

Важно отметить, что приспособительная роль ЖК бентосных гидробионтов связана с регуляцией надлежащего физико-химического состояния биомембран, особенно такой характеристики как «вязкостность». Лимитирующим фактором для биохимических реакций является замедление транспортного пути переноса компонентов через мембрану путем диффузии (Крепс, 1981). У организмов, испытывающих влияние

высокого гидростатического давления, адаптивные реакции, касающиеся мембранных липидов, сходны с теми, которые возникают под воздействием пониженной температуры. Однако, исследования показали, что в условиях средних и больших глубин влияние низкой температуры на изменения свойств липидов сказывается сильнее, чем повышение давления (Крепс, 1981; Somero, 1992; Gerringe et al., 2017). Специфика липидных характеристик биомембран клеток рыб является результатом совместного действия высокого давления и низкой температуры (Крепс, 1981; Somero, 1992).

К настоящему времени имеется немало работ по исследованию количественных характеристик кормовой базы пресноводных водотоков, в которых обитают лососевые рыбы (Шустов и др., 2012; Барышев, 2014, 2018; Metcalfe et al., 1995; Jacobsen, Hansen, 2001). При этом биохимических исследований по оценке качества макрозообентоса различных таксономических групп, как корма для молоди лососевых рыб, крайне немногочисленны (Miller et al., 2007; Descroix et al., 2010). Видовой состав и массовость организмов в дрифте и в донных сообществах в значительной степени определяют кормовые условия для молоди лососевых рыб и оказывают решающее влияние на показатели их энергетического обмена и скорость роста (Павлов и др., 2007; Шустов, 2015). Показано, что на участках рек с более развитой кормовой базой интенсивность питания, а следовательно, и темп роста рыб молоди лососевых выше (Шустов, Хренников, 1976). Эффективность питания молоди лососевых в речных условиях определяется балансом: энергетическими тратами во время добычи корма, количеством и дальностью бросков за пищей с учетом скоростного режима потока воды и поступлением энергии из кормовых объектов. При этом, существует соответствие между размерами рыбы и размерами добычи, что и отличает качественный пищевой спектр молоди лососевых разных возрастов (Шустов и др., 2012).

Известно, что пищевая ценность кормовых объектов в значительной мере обусловлена спецификой и соотношением отдельных классов липидов, в том числе ЖК, которые играют существенную роль в формировании продуктивности пресноводных северных экосистем. Значительная часть ЖК липидов рыб поступает непосредственно из пищи и отражает видовую специфику состава корма (Сущик, 2008; Makhutova et al., 2011). Эссенциальные ЖК (18:2(n-6), 18:3(n-3), 20:4(n-6), 20:5(n-3)), которые поступают в организм рыб за счет питания, являются источником образования в организме различных медиаторов липидной природы – физиологически активных веществ с широким

гормональным спектром действия (Сергеева, Варфоломеева, 2006), о чем упоминалось выше. Некоторые виды речного зообентоса характеризуются ярко выраженной спецификой ЖК, которые могут быстро включаться в адаптивные реакции у рыб.

В условиях аквакультуры, регуляция скорости роста радужной форели осуществляется за счет обогащения корма и/или подбора нужного рациона с ДГК ЖК. Рост рыб, получавших ДГК или ЭПК был интенсивнее, чем рост рыб, получавших такое же кол-во 18:3(n-3) ЖК. Таким образом, биологическая ценность ДГК и ЭПК выше, чем 18:3(n-3) ЖК, что и стимулирует рост рыб (Takeuchi, Watanabe, 1977; Coutteau et al., 1997). Для роста и развития радужной форели достаточно присутствия в рационе одной из незаменимых ЖК – 18:3(n-3) или ее производных – ДГК или ЭПК, тогда как для нормальной жизнедеятельности карпа необходимы обе незаменимые ЖК – 18:2(n-6) и 18:3(n-3) (Watanabe et al., 1975; Yu et al., 1979). Отсутствие незаменимых ЖК в кормовом рационе рыб неизбежно приводит к замедлению их роста и низкой эффективности использования поступающей пищи.

Для других пресноводных рыб, например для личинок щуки показана прямая корреляция между содержанием длинноцепочечных ЭПК и ДГК в фитопланктоне и зоопланктоне и линейным ростом (Engström-Öst et al., 2005).

Таким образом, отдельные экологические и таксономические группы гидробионтов характеризуются индивидуальными особенностями синтеза ЖК, которые могут служить их биологическими маркерами на чем основывается концепция трофических биомаркеров. Липиды и ЖК, входящие в состав кормовых объектов – один из существенных регуляторов обменных процессов в организме потребителя. Для морских и пресноводных экосистем зоопланктон рассматривается как ключевое и эссенциальное звено пищевых цепей высоких широт, где он выполняет основополагающую роль в переносе вещества и энергии в форме липидов между пищевыми уровнями.

Во многом именно универсальность или специфичность адаптивных биохимических процессов, особенно на уровне липидного обмена и их ЖК-компонентов, определяют место и роль организмов в водной экосистеме высоких широт, что, в конечном счете, связано сезонной, годовой динамикой экосистемных процессов и биоразнообразием региона (Falk-Petersen et al., 2000; Boissonnot et al., 2016). Для гидробионтов высоких широт характерны адаптации, которые способствуют "синхронизации" специфических биохимических путей обмена веществ с сезонным функционированием водной

экосистемы, что особенно выражено для морских экосистем (Sargent, Henderson, 1986; Lee et al., 2006; Berge et al., 2015; Last et al., 2016).

Кроме того, ЖК-профиль гидробионтов на различных стадиях роста и развития может сильно отличаться, что следует учитывать при исследовании физиологических потребностей организма в отдельных пищевых ЖК. Для молоди лососевых рыб обеспеченность пищей и ее качество способствуют формированию фенотипических групп, лабильной стратегии поведения и выживания в подвижной среде обитания (Веселов, Калюжин, 2001; Павлов и др., 2010; Veselov et al., 1998), а также определяют период формирования миграционного состояния молоди и готовности к смолтификации.

Использование теории трофических биомаркёров в изучении биологических ресурсов морских и пресноводных экосистем северных широт позволяет оценить их продукционные возможности и использовать результаты исследований при разработке основ их рациональной эксплуатации.

3. Пятнистый лептоклин *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) и люмпен Фабрициуса *Lumpenus fabricii* Reinhardt, 1836 – представители семейства Стихеевых (*Stichaeidae*): некоторые аспекты таксономии, эволюции и биологии

Семейство Стихеевых относят к подотряду Бельдюговидных рыб (*Zoarcoidei*), отряду Окунеобразных (*Perciformes*). Это семейство полифилетично и является одним из 14-и в подотряде. Семейство Стихеевых включает 30 родов и 54 вида (Радченко и др., 2014). Внутри семейства выделяют четыре сестринских подсемейства – *Stichaeinae*, *Xiphisterinae*, *Alectriinae*, *Chirolophinae*, а два подсемейства – *Opisthocentrinae* и *Lumpeninae* рассматриваются в статусе самостоятельных семейств в виду их четкого обособления. В составе подсемейства люмпеновых рыб (*Lumpeninae*) выделяют 11 валидных видов (Радченко, 2015), в том числе пятнистый лептоклин и люмпен Фабрициуса.

Крупное семейство Стихеевых сформировалось в миоцен в северной части Охотского моря в результате климатических изменений – прогрессирующего похолодания (Шмитд, 1950). Согласно данным О.А. Радченко (Радченко, 2016) семейство обособлялось в два этапа – 25,0 и 12,5 млн. лет назад, а разделение на подсемейства происходило 9,8–12,2 млн. лет назад. Общая таксономия и систематика подотряда бельдюговидных рыб и отдельных родов невероятно интересна и дает возможность проследить основные пути эволюционной истории и расселения видов (Anderson, 2000; Møller, Gravlund, 2003), в том числе эти работы полно и обосновано с использованием молекулярно-генетического анализа выполнены российскими учеными (Радченко, 2014, 2015, 2016). Таксон бельдюговидных рыб имеет тихоокеанское происхождение, в котором дивергенция арктико-атлантической группы рода осуществилась относительно недавно путем перемещения предковых форм из Северной части Тихого Океана через арктические воды Берингова пролива, вдоль арктического побережья Аляски и Канады, в Северную Атлантику около 3,0-3,5 млн. лет назад и заселением уже северных вод этими относительно молодыми в эволюционном аспекте формами рыб (Радченко, 2016). Согласно данным литературы (Anderson, 2000) выделяют шесть центров эндемизма подотряда, среди которых наибольшее биоразнообразие и численность характерна для «Тихоокеанского северо-западного региона» (западная часть Берингова моря, Охотское и Японское моря, прилегающие акватории Тихого океана). В этом же регионе семейство

Стихеевых представлено 8-ю подсемействами, 30-ю из 37-ми родами и 59-ю из 76-и видов мировой фауны, с сильно эндемичным характером.

Длительная пространственная континентальная изоляция привела к формированию видов-эндемиков подотряда в том числе у рода *Lumpenus*, *Leptoclinus*, которые в том числе определяют Атлантический северо-западный район эндемизма этого подотряда (Радченко, 2016; Moller, Gravlund, 2003; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Рыбы семейства Стихеевых (Stichaeidae) большую часть жизни проводят придонно или на дне прибрежных акваторий континентального шельфа морских экосистем, глубина их обитания сильно варьирует, некоторые из видов обитают в зоне приливно-отливных течений. Специфические условия обитания и широкий диапазон варьирования экологических факторов для рыб этого семейства определяют высокую степень адаптивности и пластичности.

Пятнистый лептоклин *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) – морской донный вид, относящийся к борельной или бореально-европейской (Долгов и др., 2004; 2012; Мухина, Долгов, 2012) зоогеографической группе. Он населяет Баренцево, Белое, Берингово, Охотское, Японское (Татарский пролив) моря, а также отдельные акватории Тихого океана (юго-восточнее Камчатки и севернее Курильских островов). Имеются сведения о наличии лептоклина в составе прибрежного новоземельного и юго-восточного ихтиоценоза (Долгов, 2012).

Лептоклин рассматривается как эулитторальный вид. Согласно определителю рыб В.А. Киллса и соавторов (Kells et al., 2016), этот вид встречается на глубинах от 2,3 до 487,68 м, и рассматривается в качестве типичного представителя холодноводной ихтиофауны, предпочитающей биотопы с повышенной соленостью. По данным А.П. Андрияшева (1954) лептоклин в Баренцовом море выбирает каменисто-илистый грунты и начинает встречаться на глубине от 50 и до 200-240 м, при температурах от -1,6 до +2,0°C и высокой солености 33,5-35,0‰, а в Белом море – 15-104 м при каменисто-галечном грунте, температуре – 4-7 (11,5)°C и солености – 26-27‰ (данные по температуре и солености приведены для Онежского залива, вылов в летний сезон). Ихтиологическая съемка в регионе Земли Франса-Иосифа (ЗФИ) показала встречаемость лептоклина в западной части района ЗФИ при температуре воды около 0°C и с предпочтением глубин менее 170 м. Молодь при длине 7,4 см встречалась в пелагическом слое – 50–170 м над глубинами 480 м (Кудрявцева, 2014). Есть данные (Dolgov, 1994) об

обнаружении лептоклина на глубинах от 90 до 527 м (единственное упоминание максимальной глубины обитания для этого вида) и при температурах воды от - 0,05 до 2,1°C.

Люмпен Фабрициуса *Lumpenus fabricii* Reinhardt, 1836 как и лептоклин является морским и донным видом, бентофагом, однако относится к арктической группе (Кудрявцева, 2014). Он встречается в южной части Баренцева моря, Белом море, юго-западной части Карского моря, Беринговом море, Охотском море, некоторых частях Японского моря, в акватории Тихого океана это юго-восточные районы Камчатки и севернее курильских островов (Парин и др., 2018). Люмпен Фабрициуса в ихтиологической съемке ЗФИ был редок и обнаружен на больших глубинах и при отрицательных значениях температуры воды – 376-589 м и -0,6...-0,2°C (Кудрявцева, 2014).

Обитание рыб этого семейства на глубине приводит к таким физиологическим адаптациям, как смещение спектральной чувствительности фоторецепторов сетчатки глаза в красную область спектра, поэтому скорее всего зрительные пигменты этих рыб сложены витамином А₂, порфиросином (Кондрашев, 2005). Кроме того, для стихея Григорьева (*Stichaeus grigorjevi*), стихея Нозавы (*Stichaeus nozawae*) и колючего люмпена (*Acantholumpenus mackayi* Gilbert, 1893) установлен бедный набор типов пигментов с более узким спектральным диапазоном, что возможно связано с большим обитанием на глубине и миграцией в зону мелководья для откладывания икры весной (Соколовский и др., 2009; Кондрашев, 2010). В некоторых работах по физиологии пищеварительной системы отдельных видов этого семейства (German, 2004; 2015) подчеркивается необходимость исследования этих рыб как особой модельной системы, в которой широкий диапазон пищевых предпочтений, онтогенетические изменения в пищевом поведении и выборе кормовых объектов, а также эти рыбы являются примером конвергентной эволюции растительноядного типа питания.

Следует заметить, что информация о биологии данных видов семейства Стихеевых немногочисленна (Ochiai, Fuji, 1980; Miki et al., 1987; Keats et al., 1993; Smith, Wootton, 1999; Kolpakov, Klimkin, 2004; Rose, 2005; Murzina et al., 2008). Известно, что репродуктивная функция и последующее развитие организма этих рыб протекает в условиях низких температур, икрометание лептоклина приходится на зимний сезон или зимне-весенний (Murzina et al., 2012) и тесно связано с температурой среды, а также

трофией, особенно, принимая во внимание тот факт, что личинки являются пелагическими (Андрияшев, 1954; Пеккоева и др., 2014; 2017а,б; 2018). Для некоторых видов семейства Стихеевые описаны «пропуски» икрметания или «растягивание» нереста в определенных временных рамках, что объясняют как физиологической готовностью особей, так и условиями среды (Shiogaki, 1981; Kolpakov, Klimkin, 2004; Murzina et al., 2012). Плодовитость лептоклина около 970 икринок (Collett, 1880). Известно (Долгов, 1995; Di Prisco, Verde, 2012), что самки являются половозрелыми при длине тела в 128 мм, при этом диаметр яйца составляет 1,50 мм, объем – 1,77 мм³, плодовитость (no.ind.⁻¹) – 920, при вкладе самки (“maternal out put”) – 1626 мм³инд.⁻¹. Другой вид этого семейства люмпенус многовидный *Lumpenus lampraeformis* (Walbaum, 1792) в этой же работе характеризовался достижение половой зрелости при длине – 258 мм, диаметр яйца – 0,80 мм, объем – 0,27 мм³ и значительно низкой плодовитостью – 188 и вкладом – 188 мм³инд.⁻¹.

Недавняя научная работа К.М. Мейер Оттесен (Meyer Ottesen et al., 2018) по репродукции пятнистого лептоклина в акватории арх. Шпицбергена демонстрирует, что самки достигают половой зрелости поздно – в возрасте 7 лет при длине 125 мм, а самцы – 6 лет при схожей длине. Плодовитость варьирует от 950 до 2800 яиц и зависит от размерных характеристик самок и возраста, будучи минимальной у самок 5-6 лет и достигая максимальных значений у самок 7-12 лет. В этой работе показано, что самки выметывают икру единовременно раз в год, скорее всего в зимний период.

У лептоклина выражен половой диморфизм и забота о потомстве: защита кладки самцом и уход за кладкой самкой (Meyer Ottesen et al., 2018). В работе (Meyer Ottesen et al., 2018) также высказывается предположение о том, что самцы лептоклина ведут активную защиту гнезда и самки, а также территории, где будет откладываться икра. Со стороны самки ведется «отбор» в сторону более сформированных самцов, в том числе «предлагающих» лучшее место для кладки, в том числе этим объясняется более раннее созревание самцов. Для сублитторального опистоцентра опоясанного *Opisthocentrus zonore* (Jordan et Snyder, 1902) из тихоокеанских вод установлено, что в течение года рыба обитает преимущественно на песчаных грунтах, а ближе к осени, октябрь, при снижении температуры до 13-12°C начинает появляться на каменистых грунтах и глубине 2-6 м, готовясь к икрметанию (Gnyubkina, Markevich, 2008). Предположение о вертикальных

миграциях другого вида – колючего люмпена, связанные с репродукций, также представлены (COSEWIC, 2003).

Данные об эмбриональном и раннем постэмбриональном развитии пятнистого лептоклина и люмпена Фабрициуса в литературе не были обнаружены.

Ранее (Falk-Petersen et al., 1986) было показано, что пелагическая молодь лептоклина имеет «липидный мешок» (“lipid sac”), в дорсо-вентральной части своего тела – от грудных плавников до ануса, который формируется за счет экзогенного питания в основном планктонными ракообразными р. *Calanus*, которые составляют основу рациона особенно в летние месяцы в морской экосистеме арх. Шпицберген. Несмотря на уникальность представленных данных в работе Фальк-Петерсена С., до 2007 года исследования как самого вида, его численности, общих и специфических особенностей адаптации, в том числе на уровне биохимического статуса, в условиях высоких широт не проводилось. Впервые исследован (Мурзина, 2010) биохимический состав и структура липидного мешка у молоди разных акваторий о. западный Шпицберген (преимущественно в летний сезон). Основная функция, которую выполняет липидный мешок – это накопление липидных компонентов из пищи для использования их в целях роста и развития мальков во время их пелагической жизни.

Известны работы по исследованию липидных мешков взрослых антарктических рыб (DeVries, Eastman, 1978; Clarke et al., 1984; Eastman, DeVries, 1989). Показано, что липидные мешки этих рыб имеют иное расположение и выполняют другие адаптивные функции. У антарктической нототениевой рыбы антарктической серебрянки *Pleurogramma antarcticum* (Boulenger, 1902) отсутствует плавательный пузырь, поэтому липидные мешки тела, расположенные около спинного и анального плавника, выполняют в основном функцию поддержания плавучести рыбы и иногда используются как депо липидов.

К настоящему времени, благодаря совместным исследованиям норвежских и российских коллег, охарактеризованы особенности изменения липидного состава в процессе раннего постэмбрионального развития *L. maculatus* (Пеккоева и др., 2017а,б; 2018). Формирование липидного мешка с началом экзогенного питания у личинок рассматривается как пример физиолого-биохимической адаптации к обитанию рыб в пелагиали, способствующей их успешному росту (Мурзина, 2010; Пеккоева, 2018). Молодь лептоклина характеризуется длительным развитием в пелагиали и относительно

недавно установленной многостадийностью, в предложенной системе стадии обозначаются латинской буквой и цифрой, – стадии ранжированы от L1 до L5 (Meyer Ottesen et al., 2011, 2014). Стадии развития молоди лептоклина различаются по морфофизиологическим характеристикам (длина, вес, окраска и пигментация тела, наличие и состояние липидного мешка), а также разделяются по принадлежности к экологическим группам (пелагической, «переходной», придонной) (Meyer Ottesen et al., 2014; Пеккоева и др., 2017а, 2018). В работе Пеккоевой С.Н. (Пеккоева, 2018) впервые представлены данные по особенностям постэмбрионального роста и развития молоди *L. maculatus*, в частности изменения длины и состояния липидного мешка в процессе развития личинки. Эти данные уникальны для данного вида они в значительной мере проясняют некоторые особенности экологии этой рыбы.

Количественный учет лептоклина в зимний период в акватории Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) показал доминирование молодых особей – L2, L3 стадий развития, а в придонных слоях воды – особей старшего возраста – L5 стадии, что свидетельствует о разделении молоди на экологические группы – пелагическую и придонную. Подобная смена образа жизни и условий обитания также встречаются и у антарктических рыб (Loeb et al., 1993; Koubbi et al., 2009). Кроме того, проведенные исследования (Пеккоева и др., 2018; Пеккоева, 2018) закономерностей роста и раннего развития лептоклина показывают увеличение длины и массы молоди с возрастом, усиление прироста в возрасте 2+ (L2 стадии), что связано переходом от питания фитопланктоном на высокоэнергетический зоопланктон, при этом энергия, в форме липидов, используется на активный рост. Так, основу питания на стадии развития L1 составлял фитопланктон, с доминированием динофитовых водорослей, в то время как высокий уровень биомаркерных 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК со стадии L2 – отражает питание высокоэнергетическим зоопланктоном рода *Calanus*, который способен синтезировать эти ЖК *de novo* (Falk-Petersen et al., 1990; Пеккоева и др., 2018). Тем самым, определена уникальная роль молоди лептоклина в передаче вещества и энергии в пелагической трофической цепи Арктики с участием ключевых звеньев цепи – фито- и зоопланктона даже в условиях зимы.

Интересно, что данные результаты свидетельствуют в пользу гипотезы об особенностях функционирования морской экосистемы в целом в условиях полярной ночи, в части положений о том, что, несмотря, на специфический фотопериод, зимой

компоненты экосистемы активно, согласно сезону, взаимодействуют друг с другом, фито- и зоопланктон продолжают составлять определенную долю в структуре пелагических сообществ, обеспечивая пищей пелагических рыб. Собственно смена объектов питания и соответственно типа питания с фито- на зоопланктон у молоди лептоклина, а затем на плотоядный у взрослых особей был показан и для антарктической рыбы - серебрянки *Pleurogramma antarcticum* (Boulenger, 1902) (Mayzaud et al., 2011), которая наиболее многочисленна в акватории Восточной Антарктиды (Moteki et al., 2011).

Ранее было обнаружено, что взрослые рыбы лептоклина питаются полихетами и ракообразными (Андряшев, 1954). Позднее эта информация была подтверждена и уточнена (Долгов, 1994) – «основу питания вида составляли *Polychaeta* и различные ракообразные, в основном *Gammaridea*...», а также *Echinodermata*. В отчете (COSEWIC, 2003) также подчеркивается особая экологическая роль Стихеевых в северных морских экосистемах, в частности колючего люмпена, как связующего звена между пелагиалью и придонной системой.

Экологическая роль *L. maculatus* и *L. fabricii* становится более ясна при детальном рассмотрении структуры трофических цепей Арктики и Субарктики, в которых эти виды являются одними из основных объектов питания для морских рыб, млекопитающих и птиц (Nilssen et al., 1995; Hanson 2002; Dahl et al. 2003). Исследуемые виды рыб занимают двойную нишу в арктических трофических цепях, выступая одновременно в роли и хищника, и жертвы (Falk-Petersen et al., 2008). Единственным подробным исследованием вклада рыб семейства Стихеевые, в том числе *L. maculatus* и *L. fabricii*, в питание северных птиц является работа коллектива авторов (Golet et al., 2000), где представлены результаты поведенческих реакций тихоокеанских чистиков (*Cerpphus columba*) в районе Аляски при кормлении птенцов, а также при составе и выборе объектов для их питания. Несмотря на то, что некоторые птицы специализируются на вылове богатых липидами рыб (например, северная тихоокеанская песчанка, тихоокеанская сельдь) большая часть предпочитает формировать корм птенцов, доступными и постоянными в прибрежной зоне видами рыб, не смотря на их меньшую калорийность, такими как взрослые особи Стихеевых.

Таким образом, семейство Стихеевых, это эволюционно сравнительно молодая, обширная и крайне разнообразная линия рыб, характеризующаяся высокими приспособительными возможностями и пластичностью к воздействию факторов окружающей среды и их флуктуациям. Основные направления исследований

представителей данного семейства в мировой науке направлены на получение новых данных в области таксономии и систематики, ихтиологии, физиологии, а также биохимии – адаптации организмов высоких широт в процессах формирования устойчивости гидробионтов к изменениям среды обитания, вызванным, прежде всего, климатическими факторами, которые «приносят» с собой и груз экологических проблем (Birkjedal, Nøynes, 2007; Mecklenburg, Møller, 2011). Таким образом, необычный жизненный цикл (наличие пелагической молодежи и донных взрослых особей), а также сложный период раннего онтогенеза бореального пятнистого лептоклина акватории арх. Шпицберген и населяющего Белое море бореального люмпена Фабрициуса, имеющего прерывающийся ареал обитания, делают их интересными объектами изучения регуляторной роли биохимического метаболизма в механизмах адаптаций у рыб этого семейства при изменении среды обитания в условиях высоких широт.

4. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) Белого моря

Трехиглая колюшка является представителем семейства Колюшковые (*Gasterosteidae*), отряда Скорпенообразных (*Scorpaeniformes*). Отличительный морфологический признак вида – наличие трех колючек перед спинным плавником, а брюшной плавник редуцирован или представлен одной колючкой. Этот вид широко представлен в северной части бассейнов Атлантического и Тихого океанов, населяет водоемы Кольского полуострова (Белое, Балтийское моря) и Новой Земли - до Черного моря, а также имеются сведения о обнаружении рыб этого вида в Куйбышевском водохранилище (Семенов, 2012).

После нескольких лет быстрого роста численности трехиглой колюшки, начавшегося в конце 1990-х гг., к настоящему времени этот вид стал наиболее многочисленным представителем ихтиофауны Белого моря (Лайус и др., 2013; Ivanova et al., 2016), что, в том числе, связывают с климатическими изменениями. Учитывая массовость вида в настоящий период, колюшка играет большую роль в трофических цепях Белого моря, и флуктуации ее численности связаны с изменением во всей экосистеме, что, в частности, подтверждается данными о питании хищных рыб (Bakhvalova et al., 2016). Так показано (Ершов, 2010), что колюшка является одним из основных объектов питания для беломорской трески, в виду высокой численности и доступности в трофической цепи сублиторали Кандалакшского залива.

Трехиглая колюшка продолжительный период времени остается одним из ключевых объектов для исследований в области генетики, эволюционной биологии и процессов видообразования (Расторгуев и др., 2018; Wootton et al., 2009), этологии, экспериментальной биологии и является одной из модельных видов рыб. Высокая толерантность к меняющимся факторам среды, выразительная пластичность и адаптивный потенциал колюшки объясняет существование морской, анадромной, пресноводной форм, а также продолжающееся активное освоение этой рыбой новых нерестилищ как внутри одного биогеоценоза так и между ними («море-пресноводная экосистема»), что способствует расширению ареала обитания (Jones et al., 2012).

Считается, что морские предки пресноводных форм колюшки северных европейских водотоков заняли эти акватории около 10 000 лет назад, в плейстоцене. Многообразие пресноводных биотопов, которые заселяет колюшка свидетельствуют, об

их происхождении в ходе множественной колонизации, а не от единого предка. В морской среде, напротив, имеет место сравнительно более единое состояние популяций, низкая дифференциация (Makinen et al., 2006). Морская форма колюшки часто заходя на нерест в пресноводные водотоки, может формировать в дальнейшем пресноводную «жилую» популяцию (Расторгуев и др., 2018).

Морская и пресноводная формы колюшки характеризуются высокой толерантностью к солености, что во многом определяется генетически детерминированной шириной нормы реакции этого вида. Полногеномное исследование трехиглой колюшки (Jones et al., 2012) позволило выявить, что процессы, которые осуществляются в ходе адаптивной эволюции, определении фенотипической пластичности реализуются дифференциально экспрессируемыми генами, которые расположены в многочисленных «островах» дивергенции хромосом. Несмотря на высокую пластичность вида, геномный ответ, приводящий к "включению" компенсаторных биохимических реакций и сигнальных путей, направленных на поддержание гомеостаза внутренней среды в ответ на повышение температуры среды, связанное с изменением климата, не происходит без последствий. «Стоимость» такого рода адаптаций отражается прежде всего на качестве репродукции, вероятном смещении периода нереста и продолжительности подготовки организма к данному энергозатратному процессу в условиях температурных флуктуаций (Kim et al., 2017).

В последние годы проведена серия научных работ по изучению долговременной динамики численности вида (Лайус и др., 2013), его пространственного распределения и связи численности с морской травой *Zostera marina* (Ivanova et al., 2016; Rybkina et al., 2017), роли колюшки в трофических сетях (Demchuk et al., 2015; Bakhvalova et al., 2016), исследована паразитофауна (Rybkina et al., 2017).

Беломорская трехиглая колюшка становится половозрелой в возрасте одного года, продолжительность ее жизни три-четыре года (Лайус и др., 2013). Относительная плодовитость выше у самок возраста 2+, абсолютная плодовитость прямо коррелирует с массой и длиной, причем с первым параметром корреляция выше (Ершов, 2011). Взрослые особи проводят большую часть жизни в открытом море, где питаются планктоном, в период нереста, который проходит с мая по июль, подходят к берегам. Предпочтительными местами нереста этой рыбы являются мелководные участки моря с зарослями морской растительности, особенно морской травой *Zostera marina* (Ivanova et

al., 2016). В ходе нереста как самцы, так и самки колюшки демонстрируют морфологическую гетерогенность.

Спектр питания на нерестилищах существенно различается от такового в море. В прибрежном биотопе основную долю питания колюшки составляет собственная икра, а также макрозообентос – куколки и личинки *Chironomidae*, *Polychaeta*, *Amphipoda*, имаго *Diptera* (Демчук и др., 2018). Известно о половых различиях в спектре питания этого вида, связанные с особенностями репродуктивного поведения. Так, например, самцы проявляют выраженную заботу о потомстве по сравнению с самками, которые после нереста начинают посленерестовый откорм (Демчук и др., 2018). Для самцов колюшки описана забота о потомстве, которая выражается в защите гнезда и уходе за кладкой – аэрацией икры и отбиранием погибших икринок (Демчук и др., 2018). При этом самки в посленерестовый откорм, особенно на нерестилищах с высокой плотностью, могут нападать на гнезда и выедать свою икру. В июле в зарослях zostеры, реже фукусов, можно обнаружить молодь колюшки (Шатских и др., 2010; Rybkina et al., 2017).

В связи с отсутствием промыслового значения и низкой численностью, систематических исследований трехиглой колюшки практически не проводилось, в связи с чем ощущается недостаток научной информации по разным аспектам биологии этого вида в Белом море. Одним из подходов к изучению высокого адаптивного потенциала и пластичности колюшки Белого моря может быть изучение эколого-биохимических адаптаций, с участием липидов, и механизмов приспособления к изменяющимся факторам среды. С другой стороны, анализ ЖК-компонентов липидов колюшки позволит оценить экологическую роль этой рыбы в функционировании прибрежной пелагической экосистемы моря.

5. Беломорская сельдь *Clupea pallasii marisalbi* Berg, 1923 – один из важнейших представителей ихтиоценоза экосистемы Белого моря

Популяция беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi*, семейство Сельдевые (*Clupeidae*), отряд Сельдеобразные (*Clupeiformes*) является одной из близких форм тихоокеанской, или малопозвонковой (среднее число позвонков 53) сельди *Clupea pallasii* и относится к числу важнейших промысловых рыб Белого моря. Ранее считалось, что беломорская сельдь из разных заливов Белого моря представляет собой одну популяцию, «единое биологическое целое» (Лапин, 1966; Лапин, Похилюк, 1993). Однако, существуют и другие точки зрения, сторонники которых считают, что формы беломорской сельди из разных мест обитания моря различаются на уровне вида (Душкина, 1975; Скворцова, 1975). Другие полагают, что эта сельдь представляет собой комплекс генетически изолированных форм, связанных своим происхождением (Лайус, 1990). Так, считается, что генофонд малопозвонковых сельдей Белого моря сформировался в ходе интрогрессивной гидбридизации: в позднем плейстоцене – раннем голоцене. Беломорская сельдь (более холодолюбивый вид по сравнению с атлантической сельдью), начала расселение из Тихого океана в сторону Арктики и Европы, где освоила шельфовые моря северо-восточной Европы, включая Белое море, а атлантическая – юго-западные регионы (Laakkonen et al., 2013; Лайус и др., 2017). Атлантическая сельдь, заходя в Белое море, во время нагульных миграций вступала в гибридизацию с сельдью, колонизировавшей Белое море (Laakkonen et al., 2015), что, по всей видимости, легло в основу фенотипической разнокачественности и разнообразия беломорской сельди в этом районе с учетом специфики экзогенных факторов среды (температурный режим, пониженная соленость и др.).

С середины 20 века, когда Н.А. Дмитриевым (Дмитриев, 1946) был проведен анализ массива данных по размерно-возрастной структуре мелкой кандалакшской сельди, накоплен колоссальный объем данных и сведений по состоянию и структуре популяции сельди в Белом море до настоящего времени, имеются данные по динамике численности и промысловых уловов этого вида (Наймарк, 1992; Бергер, Сухотин, 2010; Алексеев, Бергер, 2011; Евсеенко, Мишин, 2011; Стасенков, 2012; Семенова и др., 2016; Фролов, 2016; Кобылянский и др., 2018; Мишин и др., 2018). Рост запасов сельди в последние годы

обусловлен постепенным восстановлением беломорской зостеры, гибель которой произошла в 1960 г. (Вехов, 1995; Алимов, 2004).

Беломорская сельдь образует ряд форм или «рас», которые различаются, прежде всего, репродуктивным и нерестовым поведением, а также размерно-возрастными характеристиками (Стасенков, 2012). Считается, что локальные стада сельди приурочены к определенным гидрологическим условиям в различных заливах Белого моря (Кузнецов, 1960). Так, например, в пользу гипотезы об изолированности личинок разных стад беломорской сельди свидетельствуют результаты ихтиопланктонных съемок летом, в период выклева личинок, в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах, когда показано удержание личинок в пределах одного залива и предотвращение их выноса за его пределы в виду особенностей гидрологии заливов и их отдельных частей, в которых происходит нерест (Евсеенко, Мишин, 2011).

А.И. Рабинерсон (1925) выделил две формы сельдей – «крупную», т.н. «ивановскую» (20-30 см), и «мелкую», т.н. «егорьевскую», 12-20 см, которая держится конкретного залива. Согласно С.В. Аверенцеву (1927, 1928) который, основываясь на морфологических признаках, описал среди мелких сельдей три расы – мелкую расу Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов и 2 крупных – в Кандалакшском и Двинском. Основа сельдевого промысла в Белом море – мелкие, короткоцикловые, или «егорьевские» сельди (Стасенков, 2012). В настоящей работе рассматриваются «мелкие» сельди. Относительно недавние работы по исследованию генетической структуры малопозвонковой сельди (Семенова и др., 2009) показали, что следует рассматривать генетически различающиеся группировки рыб Чешко-Печерского района и внешних районов Белого моря, а также мелких сельдей, имеющих весенний нерест и крупных сельдей, у которых нерест проходит летом. Мелкие сельди нерестуют раньше (половозрелые особи в возрасте двух-трех лет), чем крупные. Обе формы относятся к фитофильно нерестующей экологической группе, средняя глубина на которой обнаруживается кладка сельдей – 2–3 м (Световидов, 1952; Стасенков, 2012). Во время нереста интенсивность их питания снижается. В Кандалакшском заливе нерест проходит в период с апреля по май, еще подо льдом, при температуре воды от 0°C до 6°C и солености от 22 до 24‰ (Световидов, 1952; Андрияшев, 1954; Алтухов, 1963), а в Онежском и Двинском – с мая по начало июня, в открытой ото льда воде. Мелкие сельди Двинского залива нерестятся в предустьевом пространстве р. Северная Двина, в мае

(Берг, 1948). Плодовитость мелких сельдей колеблется и в среднем она меньше, чем у крупной: в Кандалакшском заливе, в среднем – 7,6 vs 27,4 тыс. икринок, в Онежском заливе – 6,9 vs. 30,5 тыс. икринок (Световидов, 1952). Развитие икры при температуре воды в 7°C проходит за 21 день (Алтухов, 1963). В весенне-летнее время сельдь населяет пелагиаль, в осенне-зимнее формирует придонные скопления на глубинах до 50 м. Сезонная смена глубин и толщи воды связаны с поиском наиболее подходящего температурного режима в соответствующий период жизненного цикла сельди.

Следует отметить, что температурный фактор является ключевым в ходе эмбриогенеза и выклева личинок сельди (Евсеенко, Мишин, 2011). Кроме того, концентрация личинок в прибрежных биотопах связана с особенностями гидрофизического режима, т.н. локальными гидрофизическими условиями (Кобылянский и др., 2014), которые способствуют удержанию личинок во фронтальной зоне – в относительно благоприятных условиях по сочетанию как абиотических, так и биотических факторов среды, за счет чего поддерживается пополнение популяции сельди в целом. Интересны также новые результаты исследования С.Г. Кобылянского и соавторов (Кобылянский и др., 2015), в котором показано, что наибольшее влияние на регулирование численности личинок оказывали гидрофизические условия биотопа и количество хищного планктона, а в меньшей степени – обилие кормового зоопланктона. При этом авторы считают, что следует учитывать особенности межгодовой изменчивости и сочетание факторов среды.

Таким образом, сельдь в Белом море одна из самых многочисленных и основных рыбохозяйственных видов рыб, ее нерестовые стада составляют основу промысла Белого моря. Однако отдельные стороны жизненного цикла беломорской сельди остаются малоизученными, носят эпизодический характер, а данные о распределении личинок и мальков, сроках размножения беломорской сельди в разных акваториях Белого моря недостаточны и остаются предметом дискуссий. Несмотря на то, что мониторинговые исследования современного состояния и распределения личинок сельди в акваториях Белого моря активно ведутся сотрудниками Института океанологии РАН (Евсеенко и др., 2006; Мишин и др., 2008; Евсеенко и др., 2009; Евсеенко, Мишин, 2011; Кобылянский и др., 2018; Мишин и др., 2018), биохимические исследования в этой области практически отсутствуют. Принимая во внимания сложную полиморфную структуру популяции беломорской сельди, эколого-биохимические исследования этого вида могли бы дать

дополнительную информацию для понимания механизмов разнокачественности группировок сельди. Так, например, одним из основных биохимических критериев жизнеспособности потомства является уровень и соотношение отдельных липидных классов. Сведения о динамике состава липидов и ЖК в жизненном цикле беломорской сельди в литературе крайне фрагментарны. Такого рода исследования могут быть полезны с позиции выяснения механизмов эколого-биохимических адаптаций у рыб из разных по экологическим факторам биотопов, так и при рассмотрении роли липидного статуса как одного из факторов, формирующих популяционную структуру беломорской сельди. Липидный статус как один из целостных показателей уровня метаболизма может служить биохимическим индикатором состояния рыб в разных регионах Белого моря.

**6. Лососевые рыбы Европейского Севера –
атлантический лосось (*Salmo salar* L.) и кумжа (*Salmo trutta* L.):
некоторые аспекты биологии (Кольский полуостров и Республика Карелия)**

На Северо-Западе России основные промысловые запасы лососевых рыб сосредоточены на Кольском полуострове. Следует отметить, что естественная популяция атлантического лосося наиболее многочисленна и сохранена именно на территории России. Лососевые рыбы характеризуются высокой вариабельностью жизненных стратегий (Павлов и др., 2008). Реализация всего комплекса адаптаций, сформировавшихся на протяжении эволюции вида, направлена на увеличение эффективности его размножения, выживание потомства и осуществляется за счет «подбора» наиболее устойчивого фенотипа с определенным диапазоном чувствительности и реактивности, широты адаптивной нормы, на действие изменяющихся факторов среды.

Жизненный цикл лососевых рыб представляет собой сложную систему разнообразных этапов развития, обеспечивающихся эволюционно сложившимися особенностями поведения, морфологии, физиологии и биохимии, которые поддерживаются совокупной системой адаптаций. Жизненный цикл лососевых рыб включает два крупных периода жизни – «морской» и «речной»: взрослая особь нагуливается в море, а на нерест мигрирует в пресноводные реки, поднимаясь в их притоки. Эти притоки различаются гидрологическим режимом, температурой, трофикой, и, как правило, обладают лучшими условиями для развития молоди по сравнению с главным руслом и тем самым расширяют область обитания рыб (Шустов, 1995). В общей сложности, для половозрелых рыб известны два основных типа жизненных стратегий – анадромный и резидентный, а также промежуточный – транзитивный, каждый из которых обеспечивает расселение вида по ареалу и его интенсивное освоение (Павлов и др., 2007).

Одними из важнейших видов лососевых рыб, обитающих в водных экосистемах северных широт Кольского полуострова, являются атлантический лосось *Salmo salar* L. и кумжа *Salmo trutta* L.

Атлантический лосось, *Salmo salar* L., – представитель семейства проходных морских и пресноводных лососевых – относится к роду благородных (атлантических) лососей, населяющих водоемы северной части Атлантического океана как в Европе, так

и в северной Америке. Нагульный период лосося проходит в море (Балтийском, Белом, Баренцевом, Карском), северной части Атлантического океана, а для икрометания он заходит в родные реки, поднимаясь высоко вверх, иногда почти до истоков. Эти рыбы заходят в реки Баренцева и Белого морей, реки Архангельской области вплоть до Кары. В зависимости от расположения нерестилища, из которых скатились смолты в нагульный водоем, а теперь возвращаются уже половозрелые особи для нереста, отмечено, что рыба может подниматься до сотни (р. Варзуга, у. Умба) и даже до 1,5-2,5 тыс. км (р. Сев. Двина, р. Печора) (Эколого-биохимический статус ..., 2016). В некоторых крупных озерах атлантический лосось образует жилые формы, которые на нагул мигрируют в озера, а на нерест поднимаются в притоки. Такие жилые или озерные формы *Salmo salar morpha sabago* (Girard) постоянно обитают в крупных озерах - Ладожском и Онежском (басс. Балтийского моря), а также связанных с ними – Янисъярви и Сандал; встречается в озерах басс. Белого моря – Выгозеро, Сегозеро, Ньюкозере, Каменном, Куйто (Берг, 1948; Смирнов, 1972; Валетов, 1999). Следует отметить, что в Ладожском и Онежском озерах сложился промысел лосося. Жилые формы лосося известны также в озерах Финляндии, Швеции, Норвегии, Северной Америки и острова Ньюфаундленд.

Приверженность рыб к местам их рождения, т.е. к рекам, где прошли их ювенильные стадии, очень высокая (Смирнов, 1972; Атлантический лосось, 1998). Как правило, существует определенная связь в ориентации рыбы к конкретным рекам (Смирнов, 1972). Интересно, что атлантический лосось возвращается из морских нагульных акваторий в покинутые им прибрежные воды за несколько месяцев до нереста, причем лососи, прожившие несколько зим в море, появляются там раньше рыб, перезимовавших в море один раз.

Завершив нагульный период продолжительностью 1-2 или даже 4 года, взрослые особи возвращаются на нерест в родные реки несколькими подходами: сразу после распаления льда идет «заледка» – крупные рыбы, зимовавшие в устье; через 2-3 недели – «закройка», также крупные; в середине лета – «межень», состоящая из разноразмерных рыб, и в августе – «тинда», или мелкие самцы. Начиная со второй половины августа и до самого ледостава мигрирует крупный осенний лосось. Образование у рыб внутривидовых группировок, отличающихся временем захода в реку и характером нерестилищ – это важное приспособление, обеспечивающее рыбам полное освоение пригодных для размножения мест в реке (Никольский, 1974). Отнерестившиеся рыбы

(«вальчаки») скатываются в море (озеро). Восстанавливается способность к повторному нересту через 1-2 года нагула.

Наблюдения показали, что во время захода на нерест из моря или озера в реки лососи имеют III стадию зрелости гонад, во время осеннего хода - III или IV стадию (Смирнов, 1979). Размножается лосось в течение жизни несколько раз, иногда до 5 раз (Атлантический лосось, 1998; Калюжин, 2004; Эколого-биохимический статус ..., 2016). Плодовитость лосося весьма различна (от 2 700 до 24 000 икринок) и, очевидно, зависит от его размеров (Рыжков, 1976). Размерно-весовые характеристики, наступление периода смолтификации, продолжительность жизни, сроки полового вызревания среди лососей различаются и зависят от условий среды, в которых развивалась молодь. Обычно продолжительность их жизни 5-7 лет, однако для некоторых особей она достигает 10-12 лет (Веселов, Калюжин, 2001). Во время нерестовой миграции пресноводный лосось, как и большинство других лососевых, переходит на эндогенный тип питания (Эколого-биохимический статус ..., 2016). Различают яровые, которые заходят в реку весной во время паводка и тут и созревают к осени к нересту, и озимые – заходят в реку перед ледоставом, перезимовывают в реке, а к осени следующего года созревают нерестовые группы (Атлантический лосось, 1998). Обычно нерестовые миграции лосося начинаются в мае и продолжаются с разной интенсивностью до октября.

Осенью, в период нереста, самцы атлантического лосося приобретают брачный наряд, т.е. «лошают», окраска становится более темной и ярко-бурой, изменяется морфология тела и крючкообразно изгибаются челюсти. Завершение созревания половых продуктов у самок и самцов происходит при температуре воды до 6-5°C, а при температурах от 7 до 4°C происходит нерест (Эколого-биохимический статус ..., 2016).

Лосось (как и кумжа) относится к литофильно-гнездящей экологической группе рыб (Крыжановский, 1948), самка откладывает икру в каменистый грунт, а самец ее оплодотворяет, затем самка закапывает икру, формируя при этом отдельные гнезда – нерестовые бугры. Обычно самки строят гнезда в небольших заводях в верхней части порогов и перекатов, сложенных из гравия, в местах, где глубина водотока уменьшается, а благодаря высокой скорости течения восходящие токи воды увеличиваются. Эти факторы напрямую определяют кислородный режим внутри гравия, плотность осадков и соответственно выживаемость эмбрионов и выход личинок.

Инкубируется икра в течение всей зимы. Весной, при температуре воды от 3-4,5°C, чаще всего в конце мая – начале июня, начинается массовый выклев личинок, который может продолжаться до двух недель. Выклюнувшиеся личинки первое время продолжают развиваться, за счет эндогенного питания, в пространстве нерестового бугра. Перед началом смешанного питания (возраст 20-25 суток) они выходят из бугров, но по-прежнему скрываются в укрытиях под камнями. Потребление внешней пищи обычно начинается при рассасывании желточного мешка наполовину, для личинки характерно смешанное питание. По мере роста молоди спектр ее питания расширяется, температура воды повышается до 11-12°C, и уже у 60-дневных особей в желудках встречаются крупные хирономиды, ручейники, зоопланктон. В конце мая и второй декаде июня личинки лосося полностью переходят на экзогенное питание, выбираются на поверхность галечного грунта, пассивно расселяются из гнезда вниз по порогу реки. При температуре 13-16°C, в середине июня, закладывается чешуйный покров – переход из личинки в малька, который активно питается в придонном потоке воды и проявляет реореакцию, т.е. происходит уже активное расселение, и мальки занимают летние микростации или индивидуальные участки (Веселов, Калюжин, 2001; Эколого-биохимический статус ..., 2016). Реофильный образ жизни и экологические условия биотопа определяют внешний вид пестряток. Пестрятки ведут придонный или демерсальный образ жизни. Молодь лососевых рыб в разном возрасте избирает разные участки обитания в одном биотопе (Fausch, 1990), что определяет видовую специфику пищевых объектов, их обилие, доступность и влияет на уровень накопления и степень активности метаболизма липидов. В реках молодь лосося в среднем живет 1-3 года, при зимовке активность рыбы низкая, а нагуливается в море до 2 лет, половозрелости достигает в 5 лет (Эколого-биохимический статус ..., 2016).

При совместном обитании в реке лосося и кумжи наблюдается их территориальное разделение и использование отдельных участков водотока. Так, например, кумжа использует для размножения и роста молоди участки, расположенные ниже по течению и более мелкие притоки с порогами, перекатам, быстрым течением и галечно-валунным грунтом (Мурза, Христофоров, 2001; Махров, 2013). Степень обеспеченности рыб пищей напрямую определяет различия в росте, а флуктуации температуры, водности, скорости течения и других факторов на рост рыб влияют опосредовано через степень развития кормовой базы и активность метаболических процессов в организме.

Кумжа, *Salmo trutta* L., имеет широкий ареал распространения: значительная часть Европы, акватории малой Азии и северной части Африки (Берг, 1948; Решетников и др., 2002). На территории России, кумжа обитает в бассейнах Баренцева, Белого, Балтийского, Черного и Каспийского морей (Атлас пресноводных рыб России, 2002). Самая высокая экологическая пластичность по сравнению с другими видами лососевых рыб (Шустов, Веселов, 2005) и широкая изменчивость этого вида обеспечивает возможность освоения и использования ресурсов населенных акватории, чем объясняется популяционная дифференциация вида на ряд подвидов, наличие различных экологических форм, географических рас (Барач, 1952; Осипов, 1984; Махров, 1999; Шустов, Веселов, 2005; Павлов, Савваитова, 2008; Тагизадэ, 2007), и демонстрирует развитые способности и потенциал к заселению новых пространств. Кумжа Белого моря успешно освоила разнообразные и различающиеся по ряду характеристик пресноводные водоемы (ручьи, озерно-речные системы), так и благополучно обитает в открытых, прибрежных и эстуарных участках моря (Мельянцев, 1952; Кузицин, 1997). Различают речную форму (форели) *Salmo trutta m. fario* L. и озерную форму (кумжа) *Salmo trutta m. lacustris* L. (Шустов, Веселов, 2005). Озерная кумжа занесена в Красную книгу Российской Федерации. Как и для лосося, у кумжи различают две нерестовые группировки – весеннюю и осеннюю. Нерест кумжи проходит в период с октября по ноябрь, этот процесс в жизненном цикле кумжи может состояться до 11 раз. Икра также, как и у атлантического лосося откладывается в нерестовый бугор и ее развитие проходит в течение длительного 6-8 месячного периода.

Генетически запрограммированная дифференциация эмбрионов, личинок и мальков в условиях различных экологических факторов, сложившихся в среде обитания, приводит к образованию сложной возрастной и субпопуляционной структуры, поддерживающей внутривидовое биоразнообразие и устойчивость воспроизводства популяций. Ранее было высказано предположение о том, что наличие фенотипических групп именно у сеголеток лосося, по-видимому, играет значительную роль в дальнейшей дифференциации молоди, поэтому эта стадия развития молоди может рассматриваться, как одна из стержневых (Павлов и др., 2008).

С другой стороны, одной из предпосылок образования фенотипических групп молоди рыб, по-видимому, является изначальная разнокачественность икры по биохимическим показателям, например, по липидному статусу (Нефедова и др., 2010,

2018). Содержание липидов, в том числе ЖК-компонентов, а также соотношение их отдельных классов рассматриваются, как один из ключевых показателей обеспеченности нормального развития будущего эмбриона и жизнеспособности потомства (Сидоров, 1983; Tocher, 2003; Kabeya et al., 2014). Известно также, что ооциты лососевых рыб, и, в частности, атлантического лосося, отличаются друг от друга по размерам, массе и объёму запасённых веществ (Казаков, 1982; Немова и др., 2016). Такая разнокачественность икры в последующем сказывается на интенсивности роста и развитии ранней молоди, ее жизнеспособности и устойчивости, влияет и на успешность первичного расселения сеголеток атлантического лосося из нерестовых гнёзд (Веселов, Калюжин, 2001). Можно предположить, что разнокачественность определяет неодинаковые стартовые возможности расселения личинок в разные по условиям обитания микробиотопы и в значительной степени влияет на проявление такого интегрального показателя, как реореакция. Внутрипопуляционная неоднородность формируется под влиянием условий окружающей среды и встречается даже у потомства одной пары производителей (Павлов и др., 2007).

Для кумжи, как и для лосося (Атлантический лосось, 1998), показано, что в каждой реке обитает своя популяция, причем при наличии притоков возникает суб-популяционная структура, состоящая из особей жилых и проходных форм (Артамонова, Махров, 2015). Весной молодь кумжи в возрасте 3+ и/или 4+ при достижении размеров 12–17 см и повышении температуры до +11–12°C, завершает речной период развития и начинает миграцию из нерестовых рек в море (морская форма) или озеро (пресноводная форма). Таким образом, проходная форма нагуливается в эстуариях рек, впадающих в море или озеро, и может происходить полная смена условий обитания при переходе с пресноводного образа жизни на морской.

Некоторая часть молоди не мигрирует, образуя жилую форму, которая нерестится и нагуливается только в реках или эстуариях рек (притоки), впадающих в пресноводные озера. Следует отметить, что производители проходной и жилой формы могут образовать единое нерестовое стадо (Pavlov et al., 2010). Миграционное состояние молоди зависит от ее темпа роста в реке, который определяется сроками нагула при оптимальных температурах и с учетом климатических особенностей региона (географической зональности). Обеспеченность рыб пищей напрямую определяет различия в росте. В отдельных участках единой водной системы могут наблюдаться существенные различия

в росте рыб, основной причиной которых является концентрация кормовых объектов, их калорийность и гидрологические условия (Шустов, 1995; Павлов и др., 2007; Шустов и др., 2012; Воронин и др., 2016; Descroix et al., 2010). Климатические, гидрологические и кормовые условия пресноводных водотоков оказывают влияние на рост кумжи в значительно большей степени, чем на молодь атлантического лосося (темп роста коррелирует с географической широтой региона) (Шустов и др., 2012). Известно, что кумжа растет лучше по сравнению с лососем в притоках бассейна Онежского озера (Шустов и др., 2012).

Смолтификация один из важных этапов развития лососевых, определяющих подготовку молоди к морской среде обитания и сопровождается сложными физиолого-биохимическими, морфологическими и поведенческими изменениями (Казаков, Веселов, 1998; Павлов и др., 2001; Olsvi et al., 2005; Stefansson et al., 2008; Bjornsson et al., 2011). У смолтов повышается эндокринная и Na^+, K^+ -АТФ-азной активность, связанная с обретением способности к осморегуляции в морской среде (Wedemeyer et al., 1980; Sundell, Sundh, 2012), увеличивается жировой и азотистый обмен (Tjpsmark et al., 2010), изменяется активность метаболических превращений (конвертация) эссенциальных 18:3(n-3) и 18:2(n-6) ЖК в 22:6(n-3) и 20:4(n-6) ПНЖК, которые типичны для морских рыб (Немова и др., 2015; Dosdat et al., 1997; Tocher et al., 2000; Jutfelt et al., 2007).

Таким образом, лососевые рыбы, особенно популяции, населяющие субарктические пресноводные водотоки (Кольский полуостров), в частности атлантический лосось и кумжа, представляют собой уникальные живые системы для которых генетически заложенные механизмы регуляции роста и раннего развития реализуются целым комплексом физиолого-биохимических особенностей и адаптаций, определяющих выбор оптимальной стратегии раннего развития молоди лососевых и специфики их жизненного цикла в данных условиях среды. При этом следует отметить, что все еще недостаточно исследований, касающихся выяснения биохимических механизмов реализации жизненной стратегии в онтогенезе у лососевых рыб, обитающих в специфических условиях экосистем Северо-Запада.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал исследования

Сбор и анализ материала проводился в период с 2007 по 2018 гг. Были изучены 6 видов рыб различных семейств (на разных этапах жизненного цикла), из которых 4 вида – пятнистый лептоклин, люмпен Фабрициуса, трехглая колюшка, сельдь беломорская, выловлены в разные сезоны в заливах акватории западного побережья о. Западный Шпицберген и в Белом море; 2 вида – атлантический лосось и кумжа являются одними из важнейших представителей ихтиофауны водных экосистем Европейского Севера, сбор материала проводился в водотоках басс. Белого моря, басс. Онежского озера (таблица 3). В работе особое внимание было уделено изучению речного периода жизненного цикла лососевых рыб. Кроме того, был проведен сбор и анализ донных беспозвоночных, входящих в состав реофильных сообществ и являющихся объектами питания молоди лосося и кумжи, из разных по гидрологии рек басс. Онежского озера: Большая Уя, Орзег, Суна, Чебинка, Лижма (исток оз. Кедрозеро) и Лижма (устье).

Сбор материала в акватории архипелага Шпицберген проведен при содействии Арктического университета Норвегии (UiT, Тромсе, Норвегия), Международного университетского центра арх. Шпицберген (UNIS, Лонгир, Норвегия) и при участии специалистов в области ихтиологии и гидробиологии – проф. Стига Фальк-Петерсена, проф. Йоргена Берге, проф. Оле Йоргена Ленне, Камиллы А. Мейер Оттесен. В сборе материала и характеристике местообитаний объектов исследований в акватории Белого моря неоценимую помощь оказывали специалисты кафедры ихтиологии и гидробиологии биологического факультета СПбГУ – к.б.н. Д.Л. Лайус, к.б.н. М.В. Иванов и Т.С. Иванова, к.б.н. Н.В. Полякова, а также СевПИНРО – к.б.н. А.В. Семушин (консультационная поддержка). При сборе материала и описанию (гидробиологическая характеристика) местообитаний лососевых рыб пресноводных водотоков Белого моря значимая работа проведена сотрудниками лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных ИБ КарНЦ РАН – д.б.н. Веселовым, к.б.н. Ефремовым Д.А., м.н.с. Ручьевым М.А, а также к.б.н. Барышевым И.А. Раздел научно-исследовательских работ по изучению эмбриогенеза атлантического лосося и кумжи стал возможен благодаря содействию директора рыбного хозяйства ООО «Янисъярви», на базе которого проводились исследования, Д.А. Ручьева.

Таблица 3 – Объекты исследования и их краткая характеристика, районы сбора материала

Семейство	Вид	Район вылова	Сезон	Стадия развития	Экологическая группа
Морские экосистемы					
Сельдевые (Clupeidae)	Беломорская сельдь (<i>Clupea palasii marisalbi</i>)	Белое море: Кандалакшский, Онежский, Двинский залив, район устья р. Варзуга (Терский берег)	Осень (октябрь)	Половозрелые особи, самки, возраст 3+-4+	Пелагический
		Белое море: Двинский залив	Осень (октябрь)	Половозрелые особи, самки, возраст 3+-4+	Пелагический
		Белое море: Кандалакшский, Онежский залив	Лето (июнь)	Личинки (52 дня)	Пелагический
Колюшковые (Gasterosteidae)	Колюшка трехиглая (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	Белое море:	Лето (май-июль)	Половозрелые особи, возраст 3+	Пелагический
		Белое море: прол. Сухая Салма, губа Сельдяная, губа Конюхова	Лето (август)	Молодь (возраст около 4 нед.)	Пелагический
Стихеевые (Stichaeidae)	Люмпен Фабрицуса (<i>Lumpenus fabricii</i>)	Белое море: район устья р. Варзуга (Терский берег), Онежский залив	Осень (октябрь)	Половозрелые особи, самки, возраст 7+	Придонные
	Пятнистый лептоклин (<i>Leptoclinus maculatus</i>)	Акватория о. Западный Шпицберген: заливы Ис-фьорд и Конгс- фьорд	Лето (июль- август), осень (октябрь), зима (январь)	Половозрелые особи, возраст 7+	Придонные

Продолжение таблицы 3

		Акватория о. Западный Шпицберген: залив Конгс-фьорд	Лето (Июль-август), зима (январь), весна (апрель)	личинки и разновозрастная молодь	Пелагические
Пресноводные экосистемы					
Лососевые (Salmonidae)	Атлантический лосось (<i>Salmo salar</i>)	Водотоки Кольского полуострова (басс. Белого моря): р. Варзуга и ее притоки р. Ареньга, р. Пятка, р. Фалалей, водотоки бас. Онежского озера, р. Орзег и бас. Ладожского озера, р. Улмасен-йоки	Лето (июнь-август), осень (октябрь)	Эмбриогенез: этап пигментации глаз, предличинки, личинки с желточным мешком, а также сеголетки, пестрятки, смолты	Молодь лососевых ведет демерсальный образ жизни
	Кумжа (<i>Salmo trutta</i>)	Водотоки Кольского полуострова (басс. Белого моря): р. Индера, р. Ольховка; водотоки бас. Онежского озера: р. Орзег и бас. Ладожского озера, р. Улмасен-йоки	Лето (июнь-август)	Эмбриогенез: этап пигментации глаз, предличинки, личинки с желточным мешком, а также сеголетки, пестрятки, смолты	

2.1.1. Районы исследования пятнистого лептоклина – заливы Ис-фьорд и Конгс-фьорд, о. Западный Шпицберген

Сбор проб пелагической молоди и придонных особей пятнистого лептоклина проводился с использованием пелагического и донного тралов в акватории залива Конгс-фьорд, а также в заливе Ис-фьорд (рисунок 6-8) на борту научного судна R/V Helmer Hanssen (Арктический Университет Норвегии, UiT) в ходе серии международных научно-исследовательских экспедиций: ARBERT-II cruise «Экологические и экотоксикологические исследования в полярных экосистемах» (в рамках международного проекта «Международный полярный год 2007-2008» («International Polar Year 2007-2008»)), TUNU-III cruise «Морские рыбы Гренландии – биологическое разнообразие и адаптации», Ice Edge cruise «Морские экосистемы полярных регионов: от бактерий к высшим организмам» (в рамках международного проекта «Международный полярный год 2007-2008» («International Polar Year 2007-2008»)) и Marine Night field campaign-2014. Общий вид молоди и придонных особей пятнистого лептоклина приведены на рисунках 9-11.

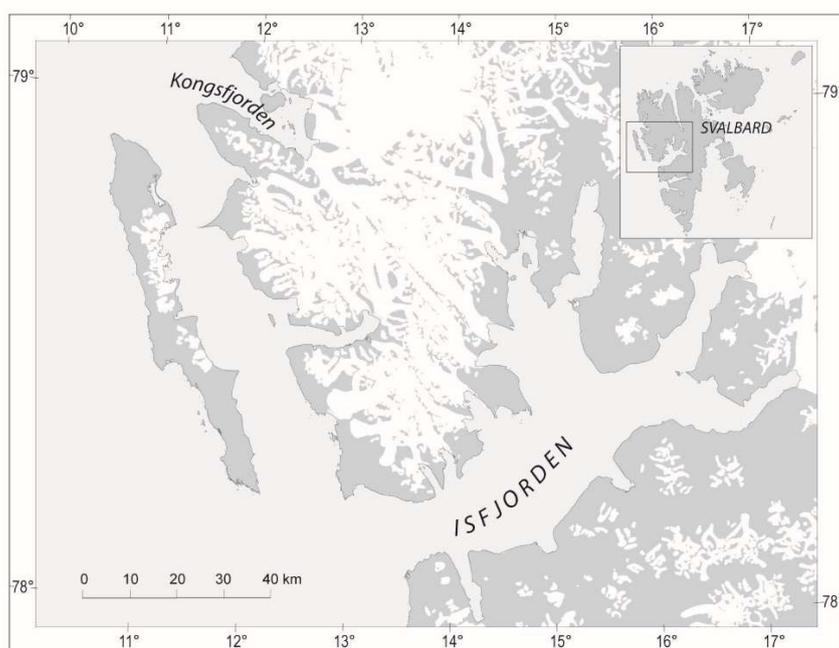


Рисунок 6 – Заливы Ис-фьорд (Isfjorden) и Конгс-фьорд (Kongsfjorden) о. Западный Шпицберген

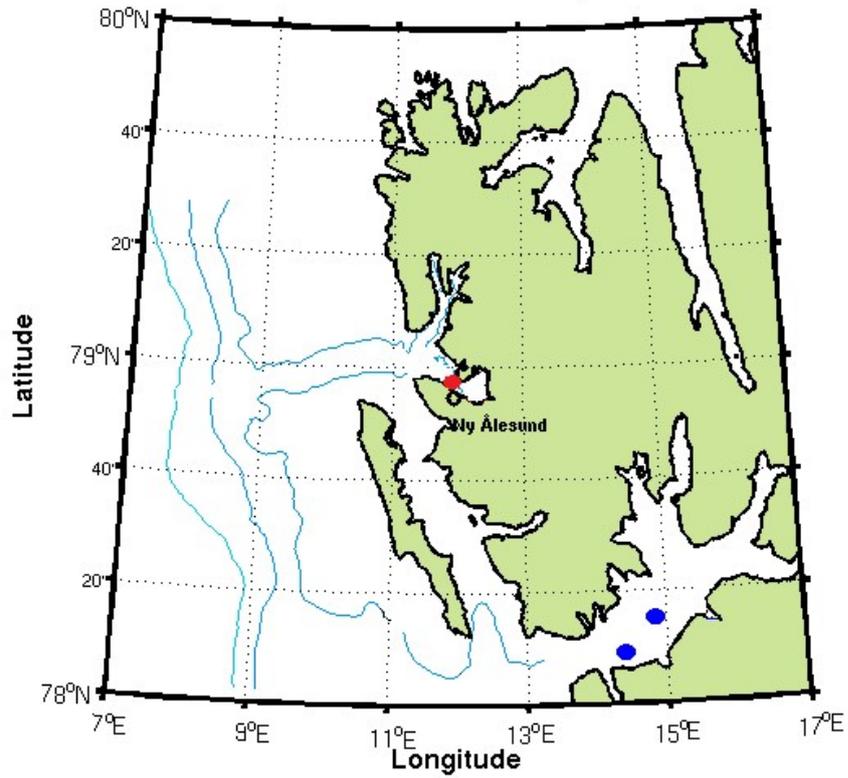


Рисунок 7 – Станции сбора проб молодежи и половозрелых особей пятнистого лептоклина в заливах Ис-фьорд и Конгс-фьорд

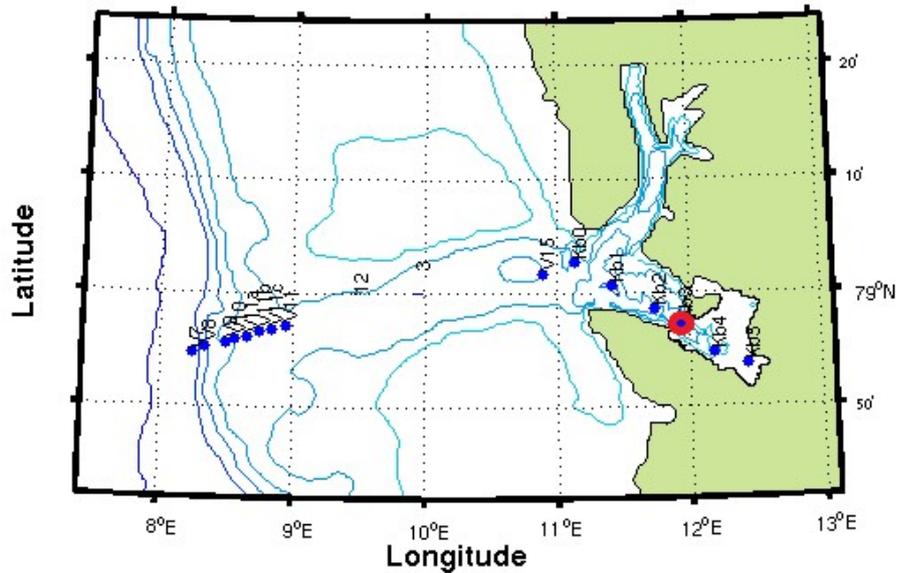


Рисунок 8 – Основная станция для сбора проб пятнистого лептоклина в заливе Конгс-фьорд (выделена красным цветом). Синим цветом на рисунке отмечены станции, на которых проводились другие виды работ в рейсе

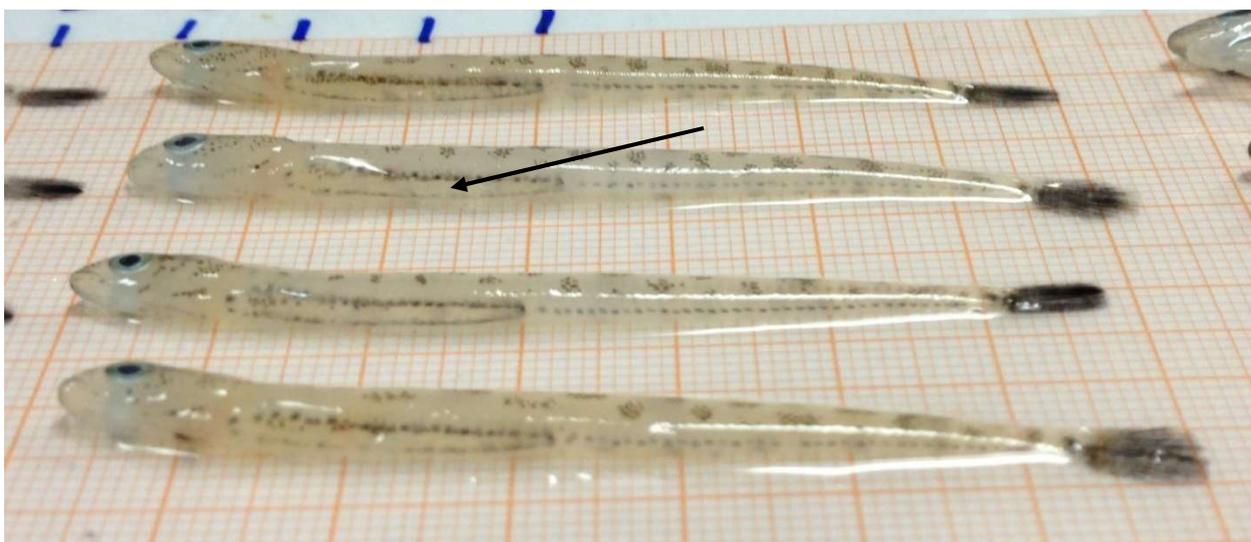


Рисунок 9 – Пелагическая молодь пятнистого лептоклина (L3 стадии развития) в зимний период (Автор: Мурзина С.А.). Липидный мешок отмечен стрелкой



Рисунок 10 – Пелагическая молодь пятнистого лептоклина (L3 стадии развития) в летний период (Автор: Мурзина С.А.). Липидный мешок отмечен стрелкой



Рисунок 11 – Придонная половозрелая особь пятнистого лептоклина (Автор: Мурзина С.А.)

Характеристики мест сбора проб и некоторые гидрологические параметры приведены в таблице 4.

Таблица 4 – Гидрологические характеристики мест сбора проб пятнистого лептоклина в заливах Ис-фьорд и Конгс-фьорд

Залив	Ис-фьорд			Конгс-фьорд		
	Т, °С	Соленость, ‰	Глубина, м	Т, °С	Соленость, ‰	Глубина, м
Молодь						
Лето (к.июля-н.августа)	-	-	-	4,2	34,7	100
Зима (сер. января)	-	-	-	1	34,8	125
Весна (сер.апреля)	-	-	-	0,5	34,95	100
Половозрелые особи						
Лето (к.июля-н.августа)	-	-	-	1,1	35	300
Осень (сер.октября)	0	35	206	-	-	-
Зима (сер. января)	-	-	-	0,8	34,8	>130

Для биохимического анализа липидный мешок и мышцы молоди, а также мышцы, печень и гонады самок пятнистого лептоклина препарировались индивидуально и помещались в стеклянные пробирки с завинчивающейся крышкой, далее фиксировались в 96% этиловом спирте. Пробы хранили при температуре -4°C до момента доставки в лабораторию.

Только для исследования суточной динамики липидного профиля молоди в зимний период были исследованы мышцы молоди пятнистого лептоклина L2, L3, L4, L4* и L5 стадий развития (рисунок 12), а также липидный мешок L4, L4* и L5 стадий развития. В остальных исследованиях пристальное внимание было уделено тканевой специфике липидов только для L3 стадии.

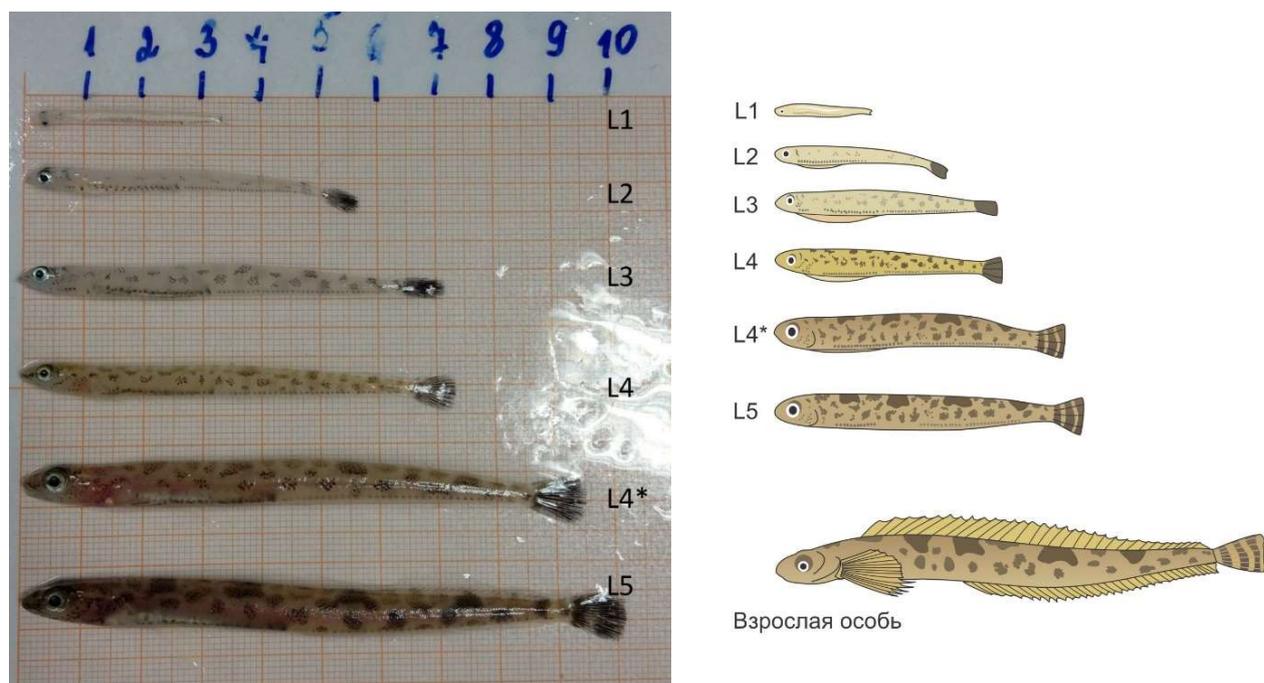


Рисунок 12 – Стадии развития пятнистого лептоклина (по Пеккоевой С.Н., 2018), слева, и схематический рисунок молоди и взрослой особи, справа (автор: Мурзина С.А.)

Дополнительно для паразитологического анализа пробы молоди и взрослых особей лептоклина были собраны в ходе двух рейсов “Field cruise around Svalbard” (осень, 2014) и “Outreach” (лето, 2015) в акваториях Биллефьорда (78°36' с.ш., 16°32' в.д.), Конгсфьорда (79°01' с.ш., 11°21' в.д.) и в акватории северной станции (N Spitsbergen, 79°41' с.ш., 11°06' в.д.) (рисунок 13). Пойманную рыбу помещали в 4% раствор формальдегида.



Рисунок 13 – Станции сбора проб лептоклина для паразитологического анализа:
красный цвет – залив Конгс-фьорд, зеленый цвет – залив Билле-фьорд, желтый цвет –
северная станция

2.1.2. Районы исследования трехиглой колюшки, беломорской сельди, люмпена Фабрициуса – различные местообитания в Белом море

Трехиглую колюшку вылавливали летом 2014 г. с помощью малькового невода длиной 7,5 м и высотой 1,5 м в 30-метровой прибрежной полосе.

Были исследованы три выборки половозрелых рыб. Две из них были собраны в одном и том же районе, вблизи учебно-научной базы СПбГУ «Беломорская» в Кандалакшском зал. Эти рыбы большую часть жизни до полового созревания, которое наступает у большинства колюшек Белого моря в двухлетнем возрасте, провели в относительно одинаковых условиях в открытых водах Кандалакшского зал. Условия нерестилищ прибрежной зоны, где рыбы провели несколько недель, различались. Первая выборка была собрана в период массового нереста в лагуне Колюшковой, а вторая позднее (>1 мес.) в губе Сельдяной, также в нерестовом состоянии. Такие рыбы довольно нетипичны для этого района и, скорее всего, представляют вторую волну нерестящихся особей. Их численность гораздо ниже, чем численность во время массового нереста. Рыбы из третьей выборки были собраны в Онежском заливе, и, очевидно, обитали в других условиях – как в нерестовый, так и во вненерестовый периоды. Исследованные выборки колюшки различаются как по местоположению, так и по срокам нереста.

Характеристика мест лова исследованных выборок: Лагуна Колюшковая в прол. Сухая салма (66°31'32.62" с.ш., 33°64'59.53" в.д.) – мелководный и хорошо прогреваемый полуизолированный от моря водоем с незначительным опреснением. Плотность колюшки в этой акватории обычно умеренная, на момент взятия пробы (19 июня) составляла 33,9 экз./м². Соотношение полов 1 : 1,29 в пользу самок. Дно илистое с неплотными зарослями морской травы. В планктоне доминирует копепода *Acartia longiremis* (неопубликованные данные, Н.В. Поляковой). Бентос состоит из олигохет и личинок ортокладин – кормовых объектов для колюшки.

Губа Сельдяная (66°33'80.66" с.ш., 33°62'25.16" в.д.) – открытый залив треугольной формы с широким входом глубиной до 8 м, интенсивным водообменом и плотными зарослями морской травы *Zostera marina*. Биотоп очень благоприятен для нереста колюшки (ее плотность достигает в разгар нереста максимальных для Белого моря значений). Выборка половозрелой колюшки была осуществлена 30 июля. В конце июня обычно массовый нерест завершается, и взрослые колюшки покидают нерестилище.

Однако в 2014 г. наблюдалась необычно высокая плотность (0,57 экз./м²) взрослой колюшки, готовой к нересту, которая, возможно, относилась ко второй волне нереста. Соотношение полов 1,38 : 1 в пользу самцов. Основные кормовые объекты взрослой колюшки в губе Сельдяной (Demchuk et al., 2015) – планктонные копеподы *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*, а также бентосные формы – личинки ортокладин и олигохеты.

Губа Конюхова (66°33'80.66" с.ш., 33°62'25.16" в.д.) – относительно открытая и мелководная акватория с песчаным дном с валунами и слабым береговым стоком (Репкина и др., 2018) в центральной части Белого моря с зарослями фукуса в прибрежной зоне и быстрым возрастанием глубины. Дно каменистое, заросли zostеры отсутствуют. Плотность колюшки составляла 0,8 экз./м². Соотношение полов 1,1 : 1 в пользу самцов.

Пробы молоди колюшки были собраны в середине августа в губе Сельдяная и лагуне Колюшковой прол. Сухая Салма. Общая длина тела колюшек составляла 22,1±0,6 мм и 21,7±0,5 мм, а численность – 210 экз./м² и 40 экз./м² в губе Сельдяная и лагуна Сухая соответственно.

Пробы взрослых особей *беломорской сельди* (самки) были собраны из трех заливов Белого моря – Кандалакшского, Двинского и Онежского заливов, а также в районе Терского берега моря в октябре (2010 г.) (конец октября период подготовки к зимовке). *Личинки (52 дня)* сельди были выловлены в акватории Кандалакшского и Онежского заливов. Характеристики и особенности, а также географические координаты мест вылова сельди представлены в таблице 5.

Таблица 5 – Характеристика мест сбора проб беломорской сельди

Место сбора	Двинский залив	Кандалакшский залив	Терский берег Белого моря (устье реки Варзуга)	Онежский залив
Координаты	64°57' с.ш. 38°23' в.д.	67°02' с.ш. 32°23' в.д.	66°10' с.ш. 37°03' в.д.	64°59' с.ш. 36°37' в.д.
Глубина, м	50,0	25,0	38,0	38,0
Температура воды, °С	6,5	2,9	5,9	6,7
Соленость, ‰	26,5	27,1	27,0	26,4

Кроме того, были собраны пробы половозрелых самок сельди из Двинского залива в осенний сезон (2012 г.) однако при меньшей глубине (13 м) и солености 18,8‰ и более

высокой температуре – 8,4°C по сравнению с данным местообитания и сбором проб в 2010 г.

Половозрелые особи *люмпена Фабрициуса* были собраны в осенний период (октябрь) в акватории Онежского залива и в районе устья р. Варзуга, Терский берег Белого моря с помощью придонного трала. Основные характеристики мест сбора проб приведены в таблице 6.

Таблица 6 – Характеристики мест сбора проб люмпена Фабрициуса

Место сбора	Акватория Терского берега Белого моря (устье реки Варзуга)	Онежский залив
Географические координаты	66°05' 37°38'	64°59' 36°37'
Глубина, м	38	38
Температура, °С	5,9	6,7
Соленость, ‰	27,0	26,4

2.1.3. Районы исследования атлантического лосося и кумжи – пресноводные водотоки басс. Белого моря (Кольский полуостров) и басс. Онежского озера

- сравнительное исследование липидного профиля развивающейся икры кумжи и атлантического лосося на этапах развития - пигментация глаз, предличинка перед выклевом, личинка с желточным мешком, а также сеголеток

Икра сёмги получена на р. Сума (басс. Белого моря), в октябре при температуре воды 8,6°C. Оплодотворенная икра была перевезена на рыбное хозяйство в пос. Суйстамо, где её поместили в заводской инкубационной лоток (рисунки 14-16) с естественной проточностью из р. Улмасен-йоки и продолжили фиксировать пробы для анализа по градусодням, на разных стадиях эмбриогенеза: этап 5 – пигментация глаз (287 г.д.), этап 6 – предличинка (перед вылуплением) (331 г.д.), этап 7 – личинка с желточным мешком (331 г.д.). Икра кумжи получена из маточного стада оз. Янисъярви (басс. Ладожского озера) при температуре воды 9,6°C. Оплодотворённую икру кумжи поместили в инкубационный лоток на хозяйстве Суйстамо, лоток с естественной проточностью из р. Улмасен-йоки и продолжили фиксировать пробы для анализа по градусодням, на разных стадиях эмбриогенеза: этап 5 – пигментация глаз (267 г.д.), этап 6 – предличинка (перед вылуплением) (312 г.д.), этап 7 – личинка с желточным мешком (312 г.д.). Весной 2018 г., на стадии "пигментации глаз" икру разделили на две части: одну – оставили развиваться в заводских лотках (температура воды 0,4°C), другую – поместили в реку в искусственные гнезда-инкубаторы (температура воды 0,3°C).



Рисунок 14 – Развивающаяся икра в заводских условиях (фото: Ефремов Д.А.)



Рисунок 15 – Лотки с развивающейся икрой в заводских условиях
(фото: Ефремов Д.А.)



Рисунок 16 – Личинки с желточным мешком (фото: Ефремов Д.А.)

- исследование липидного профиля разновозрастной молоди порога Собачий р. Варзуга

Молодь лосося разных возрастных групп (0+, 1+ и 2+) отлавливали в осенний сезон (октябрь) на Собачьем пороге главного русла реки Варзуга. Для вылова рыб применяли аппарат электролова (FA-2) норвежского производства. После отлова мальков выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля (Нефедова и др., 2005).

Известно, что поскольку р. Варзуга находится на уровне полярного круга, нерест лосося в этой реке происходит во второй-третьей декаде сентября, когда температура воды снижается от 7-8°C до 3°C. В I декаде октября температура воды снижается до 2,0-1,5°C и молодь лосося скрывается под валунами, становится малоподвижной, как в зимний период (Казаков и др., 1992; Веселов, Калюжин, 2001; Эколого-биохимический статус..., 2016).

Собачий порог – мелководный порог главного русла р. Варзуги на удалении 24,6 км от устья (рисунок 17, 18). Протяженность порога составляет около 600 м, ширина изменяется в пределах 120-160 м. Глубины варьируют в пределах 0,20-1,30 м, на большинстве участков – 0,35-0,65 м. Скорость течения варьирует в пределах 0,5-1,2 м/с. Гидрохимические показатели: рН – 8,42. Температура воды – 6,2°C. Грунт преимущественно валунный с отдельными галечными участками, есть глыбы. На пороге ежегодно происходит нерест производителей атлантического лосося и обитает молодь разных возрастных групп: 0+, 1+, 2+, 3+. Встречаются карликовые самцы возрастом 4+ и 5+. Плотность молоди всех возрастов варьирует в пределах 22-54 экз./100 м² (0,7 экз./м²). Береговую растительность составляют ель, береза, ива. Осенью при снижении обилия дрифта пестрятки переходят на частичное питание донными организмами с грунта и прикрепленными к водной растительности личинками ручейников и моллюсков, доминирующих в это время года в составе бентоса (Шустов, 1995).



Рисунок 17 – Спутниковая фотография Собачьего порога (согласно Google Earth).
Стрелками обозначено направление стрежня потока воды
(схема: Веселов А.Е.)



Рисунок 18 – Собачий порог на р. Варзуга (фото: Веселов А.Е.)

- разнокачественность сеголеток атлантического лосося при расселении в разные биотопы р. Варзуга

Отлов сеголеток лосося осуществляли в июне и июле, после завершения их расселения из нерестовых гнезд, в главном русле р. Варзуга и ее притоках первого порядка – Пятка, Фалалей, Ареньга (рисунок 19, 20). Притоки различаются длиной: Пятка – 35,1 км, Фалалей – 18 км, Ареньга – 15,6 км (Шустов и др., 2012).



Рисунок 19 – Нерестово-выростные участки расположены выше и ниже водопада на р. Ареньга (слева) (фото: Ефремов Д.А.) и нерестово-выростной участок р. Пятка (справа) (фото: Веселов А.Е.)

Нерестовые гнезда располагались в главном русле, часть мальков из них расселялась в устье притоков, а другая в прибрежные участки главного русла (рисунок 20).

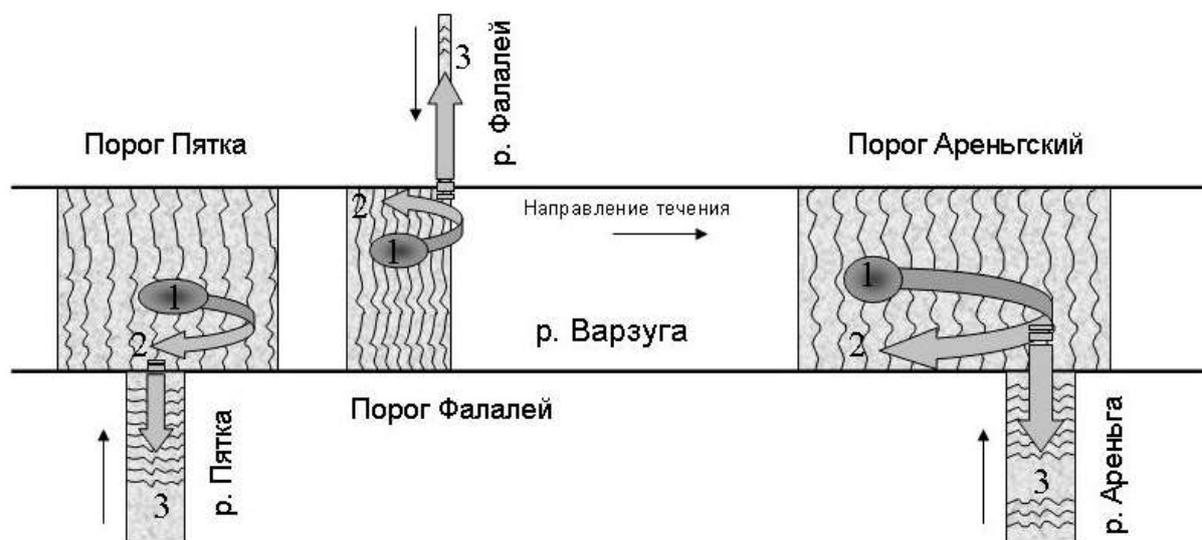


Рисунок 20 – Схема расселения сеголеток лосося из нерестовых гнезд в главном русле р. Варзуга в ее притоки Пятку, Фалалей и Ареньгу

Условные обозначения – 1 – место нереста лосося в главном русле, 2 – направление расселения сеголеток в прибрежье, 3 – направление заселения сеголетками притоков.

Автор схемы: Веселов А.Е.

Мальков отлавливали с помощью аппарата электролова для научных исследований FA-2 производства Норвегии, затем для снятия последствий кратковременного электрошока выдерживали их в течение суток в русловых садках.

Следует отметить, что в притоках Фалалей и Пятка (ширина русла 3-5 м и 4,5-6,0 м, соответственно) отсутствуют условия для зимовки молоди, поэтому в конце лета она возвращается на зимовку в главное русло реки Варзуга. Приток Ареньга значительно крупнее (ширина русла 15-20 м) и гидрологические условия позволяют молоди оставаться в нем на зимовку. В главном русле скорость потока на местах обитания в среднем составляла 0,7 м/с, в притоках 0,9 м/с. В притоках разница дневных и ночных температур (осцилляция) составляла 5-7°C, а в главном русле - 3-5°C (Веселов, Калюжин, 2001) (таблица 7).

Таблица 7 – Характеристика биотопов и размерно-весовые показатели сеголеток атлантического лосося (*Salmo salar* L.)

Показатели	Места отлова сеголеток лосося					
	Ареньга		Пятка		Фалалей	
	приток	русло***	приток	русло***	приток	русло***
Сезон	Лето (начало июля)		Лето (середина июля)		Лето (конец июня)	
Тип биотопа	порог	порог-перекат	порог	порог-перекат	порог	порог-перекат
Ширина, м	15-17	230-250	4,5-6,0	110	1,8-3,5	150-160
Глубина, м	0,20-0,45	0,30-0,65	0,15-0,45	0,30-0,60	0,15-0,35	0,35-0,60
Скорость течения, м/с	0,6-0,8	0,7-1,1	0,8-1,1	0,5-0,7	0,7-0,9	0,5-0,7
Состав грунта, %**	П5/Г25/ВМ50/ВС15/ВК5 (мелковалунный)	П5/Г35/ВМ35/ВС20/ВК5 (галечно-мелковалунный)	П5/Г25/ВМ45/ВС20/ВК5 (мелковалунный)	П5/Г45/ВМ35/ВС10/ВК5 (галечный)	П5/Г55/ВМ35/ВС25 (галечный)	П5/Г35/ВМ45/ВС15/ВК5 (мелковалунный)
Температура воды, °С	17,3	17,9	16,5	17,3	16,2	17,5
Обрастание грунта*	слабое (мох фонтиналис)	сильное (макрофиты)	слабое (мох фонтиналис)	сильное (нитчатые зеленые водоросли)	нет	сильное (макрофиты)
Длина рыб, см	2,82±0,27	2,53±0,17	3,03±0,20	3,00±0,20	2,21±0,11	2,28±0,03
Масса рыб, г	0,24±0,03	0,19±0,03	0,63±0,03	0,43±0,03	0,19±0,08	0,26±0,05

Примечание – * наличие обрастаний макрофитов и водорослей (нет, слабое, сильное); ** П – песок, Г – галька (0,5-5 см), ВМ – валун мелкий (6-10 см), ВС – валун средний (11-25 см), ВК – валун крупный (26-70 см); *** - русло реки Варзуга вблизи устья соответствующего притока.

- исследование сеголеток атлантического лосося, населяющих один водоток

Отлов сеголеток (0+) лосося проводили с нерестово-выростных площадей микробиотопов р. Ареньга (приток р. Варзуга) в период, когда они образовали устойчивые группировки. Для этого использовали аппарат электролова (FA-2) норвежского производства. После вылова и до фиксации мальков выдерживали в течение суток в русловых садках. Перед отловом проводили подводные наблюдения за интенсивностью питания мальков обеих группировок. В течение 15 минут для каждого малька подсчитывали количество пищевых бросков, а после отлова отмечали характеристики биотопов (глубина, скорость течения, тип грунта) (таблица 8).

Сравнивали липидный статус двух генераций сеголеток (0+) лосося с равными размерно-весовыми характеристиками (длина $3,05 \pm 0,02$ и $3,09 \pm 0,02$ см; вес $0,18 \pm 0,01$ и $0,19 \pm 0,005$): одна из них развивалась в гнезде, расположенном в р. Ареньга (приток р. Варзуга), после выхода из нерестового гнезда скатилась в порог под водопад в этом притоке (генерация «А») Молодь другой генерации после выклева в главном русле р. Варзуга переместилась в устье того же притока Ареньга (генерация «Б») (рисунок 21, 22). Таким образом, разные по происхождению генерации стали обитать в одном притоке.

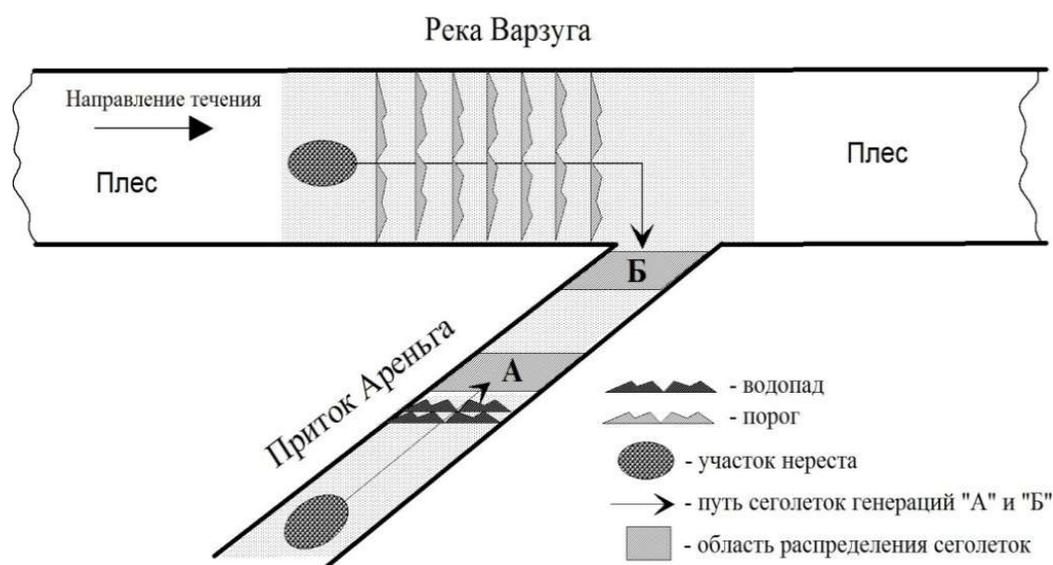


Рисунок 21 – Схема расселения сеголеток (0+) атлантического лосося из нерестовых гнезд притока Ареньга, главного русла р. Варзуга и формирования группировок на участках обитания в притоке Ареньга (генерации «А» и «Б») (схема: Веселов А.Е.)

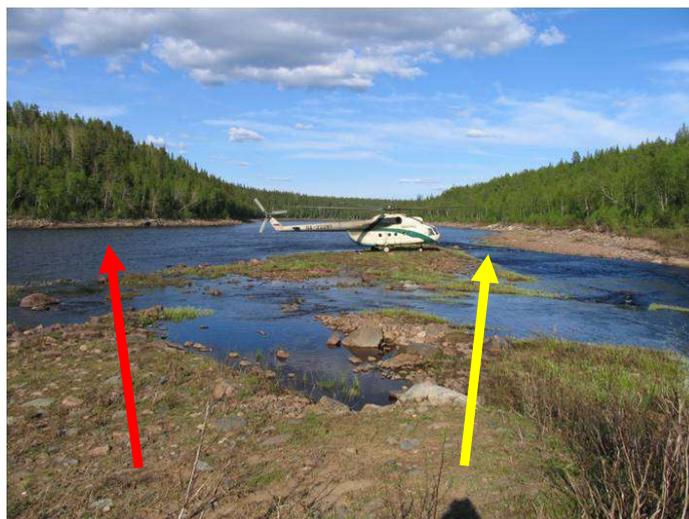


Рисунок 22 – Река Варзуга летом, во время проведения полевых работ (Фото: Веселов А.Е.). Красной стрелкой отмечена р. Варзуга, желтой стрелкой – р. Ареньга

Сравниваемые биотопы обитания сеголеток различались гидрологическими, трофическими условиями (таблица 8).

Таблица 8 – Характеристика биотопов, интенсивность пищевых бросков и размерно-весовые характеристики мальков исследованных генераций

Биотоп	Характеристика биотопов			Питание мальков		Размерно-весовые характеристики	
	Глубина, м	Скорость течения, м/с	Тип грунта	Кол-во бросков за 15 мин.	Т°С воды	Длина, см	Вес, г
Генерац ия «А»	0,61-0,74	0,95-1,27	Валунно-галечный	29±4 (n=10 экз.)	17,3±0,6	3,05±0,02	0,18±0,01
Генерац ия «Б»	0,15-0,45	0,35-0,75	Галечный, отдельные валуны	16±7 (n=10 экз.)	16,0±0,5	3,09±0,02	0,19±0,01

- разнокачественность разновозрастной молоди кумжи пресноводных водотоков басс. Белого моря; смолты атлантического лосося и кумжи

Молодь кумжи (пестряток возраста 0+, 1+, 2+) отлавливали в летний сезон (июнь) в р. Ольховка, р. Индера (рисунок 23). Для вылова рыб использовали аппарат электролова (FA-2) норвежского производства. Смолтов (4+) кумжи отлавливали с помощью ловушки мережного типа в р. Индера (Веселов, Калюжин, 2001). Устья рек находятся на удалении 1,8 км друг от друга, водотоки протекают по Терскому берегу Кольского полуострова и

впадают в Белое море. Площадь нерестово-выростных участков р. Индера составляет 186 000 м², а для р. Ольховка - не менее 9 700 м² (Эколого-биохимический статус ..., 2016).

Длина порожистой р. Индера составляет 34 км, площадь водосбора 284,6 км² (Эколого-биохимический статус ..., 2016). Грунт представлен как мелкими фракциями (песок, галька разных размеров), так и валунами, встречаются глыбы (Шустов, 1995). Скат смолтов в р. Индера начинается в июне при достижении температуры воды 12°С и продолжается 2–3 недели. Молодь кумжи после ската в море нагуливается в губах, на мелководье, не далеко от эстуариев рек.

Длина р. Ольховка, которая вытекает из болотистой местности, составляет 12,2 км при площади водосбора 26 км² (Эколого-биохимический статус ..., 2016). Грунт реки представлен разноразмерной галькой, редкими валунами и песком. Плотность молоди кумжи и лосося небольшая, совпадает, и составляет около 10-15 экз./100 м².

Наиболее продуктивные нерестово–выростные участки, на которых обитает молодь кумжи и лосося, расположены на порогах и перекатах этих рек (Калюжин, 2004).

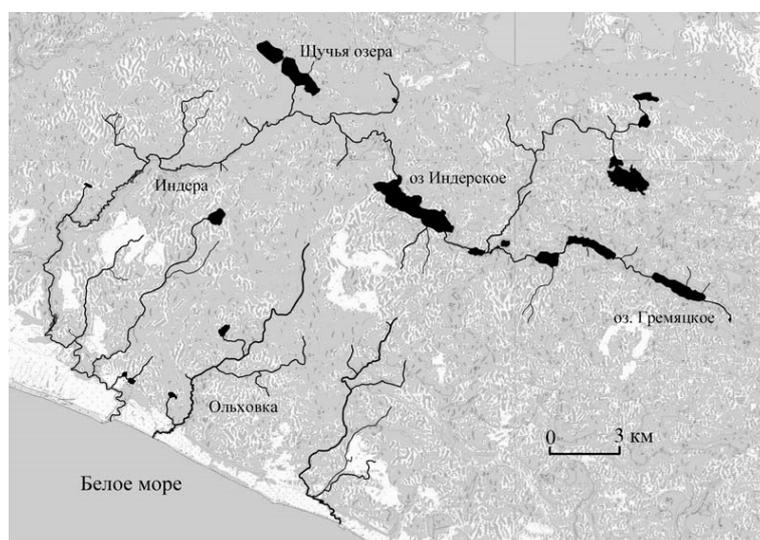


Рисунок 23 – Схема расположения р. Индера и р. Ольховка (басс. Белого моря) (автор: Веселов А.Е.)

Характеристики биотопов представлены в таблице 9, на рисунках представлены некоторые нерестово-выростные участки р. Индера и р. Ольховка (рисунки 24, 25).

Таблица 9 – Кумжа, разновозрастная молодь и смолты (р. Индера, Ольховка)

Показатели	басс. Белого моря, Кольский полуостров	басс. Онежского озера, Южная Карелия
	р. Индера	р. Орзегга
Координаты	Исток: 66°19'405" с.ш., 37°23'408" в.д. Устье: 66°14'320" с.ш., 37°8'352" в.д.	Исток: 61°39'24,46" с. ш. 34°26'11,79" в. д. Устье: 61°38'48" с. ш. 34°35'31" в. д.
Сезон	Лето (середина июня)	
Тип биотопа	Порогово-перекатный	Порогово-перекатный
Ширина, м	14,0-18,0	4,5-5,5
Глубина, м	0,3-0,7	0,2-0,45
Скорость течения, м/с	0,5-1,1	0,5-0,9
Состав грунта, %*	П5/Г30/ВМ50/ВС10/ВК5	П5/Г20/ВМ50/ВС20/ВК5
Температура воды, °С	12-16°С	повышение до 13,5°С
Обрастание грунта**	нет	слабое

Примечания – * – тип грунта: П – песок (до 49 мм), Г – галька (0,5-5,0 см), ВМ – валун мелкий (6-10 см), ВС – валун средний (11-25 см), ВК – валун крупный (26-70 см), ГЛ – глыбы (от 71 см); ** – наличие обрастаний макрофитов и водорослей (нет, слабое, среднее, сильное).



Рисунок 24 – Нерестово-выростной участок р. Индера (фото: Веселов А.Е.)



Рисунок 25 – Нерестово-выростной участок р. Ольховка (фото: Веселов А.Е.)

После отлова, мальков выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля (рисунок 26).



Рисунок 26 – Выдерживание мальков в садке (фото: Ефремов Д.А.)

Смолты лосося и кумжи (рисунок 27) были отловлены в июне в р. Индера с помощью ловушки мережного типа (Веселов, Калюжин, 2001). Средняя масса смолтов лосося составляла 16,7 г (при минимальном значении – 12,33 г и максимальном – 21,7 г), при этом длина составляла – 12,98 см (от 12,1 см до 13,7 см). Смолты кумжи крупнее: средний вес 77,11 г (от 39,9 до 196,87 г), средняя длина 20,56 см (от 16,6 до 29,7 см).



Рисунок 27 – Пестрятки и смолты атлантического лосося (слева) и кумжи (справа)
(фото: Веселов А.Е.)

*- разнокачественность разновозрастной молодежи кумжи пресноводного водотока
басс. Онежского озера*



Река Орзег — типичный кумжевый водоток (рисунок 28), располагается по западному берегу Онежского озера (рисунок 28). Водоток берет начало в болотисто-лесной местности ($61^{\circ}38'27.48''$ с.ш., $34^{\circ}27'43.23''$ в.д.) и впадает в Онежское озеро ($61^{\circ}38'48.33''$ с.ш., $34^{\circ}35'31.41''$ в.д.). Длина реки 9,5 км. Русло насыщено порогами и перекатами, местами расположены непротяженные плесы. Глубина изменяется в пределах 0,2–0,7 м, скорость течения – 0,5–0,9 м/с. Фракционный состав грунта представлен относительно равномерными частями разноразмерной гальки и валунов, встречаются глыбы.

Рисунок 28 – Нерестово-выростной участок р. Орзег (фото: Ефремов Д.А.)

Сочетание небольшой глубины и разнообразного грунта формирует в русле систему струй и проток, что повышает турбулентность потока и благоприятно отражается на кормовой базе кумжи. В р. Орзega обитает «жилая» и «проходная» (озерная) формы кумжи. «Проходная» кумжа нагуливается в прибрежных участках Онежского озера, недалеко от эстуария, «жилая» – в реке. Активное питание кумжи начинается, когда температура воды достигнет 11–12,5°C.

- кормовые объекты макрозообентоса кумжевых и лососевых пресноводных водотоков (басс. Онежского озера)

Сбор водных беспозвоночных проводили на типичных нерестово-выростных участках пяти лососевых и кумжевых рек бассейна Онежского озера: Большая Уя, Орзega, Суна, Чебинка, Лижма (исток оз. Кедрозеро) и Лижма (устье) (рисунок 29, таблица 10) в июле 2014 г. Обследованные участки характеризовались глубинами 35-50 см, поверхностные скорости течения – 0,7–0,9 м/с и галечно-валунным грунтом со слабым обрастанием водорослями или мхом.

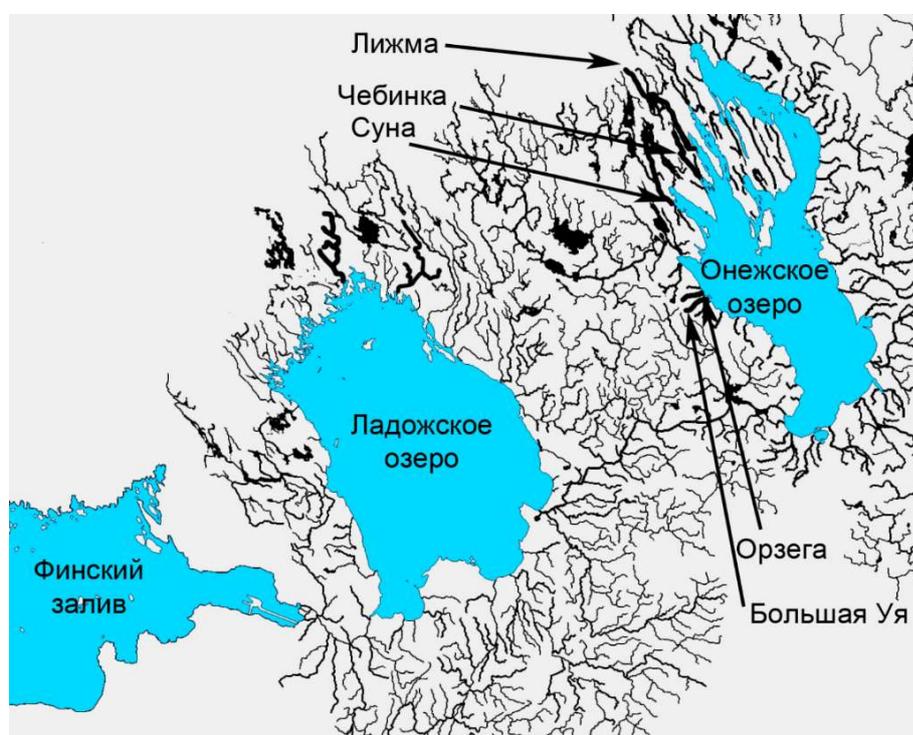


Рисунок 29 – Схема расположения кумжево-лососевых рек в бассейне Онежского озера
(автор схемы: Ефремов Д.А.)

Статус рек определяли по наличию в них нереста атлантического лосося, кумжи или обоих видов. В ходе обследования были выделены типичные «лососевые» (р. Суна, р. Лижма), «кумжевые» (р. Большая Уя, р. Орзega, р. Чебинка), которые различаются по гидрологическим условиям. Лососевые реки отличает большая протяженность (от 30-50 км) по сравнению с кумжевymi (12-30 км). Среднегодовой расход воды в устье у лососевых рек от 3,5-5,5 м³/с, а у кумжевых от 0,8 до 3,5 м³/с. Соответственно, ширина лососевых рек от 12-15 м и до 300-700 м, а кумжевых от 1,5 до 6-12 м.

Лососевые реки характеризуются более стабильным гидрологическим режимом, чередованием протяженных пороговых и перекатных участков. Кумжевые реки имеют нестабильный гидрологический режим, в русле небольшие пороги и перекаты чередуются с ямами и короткими плесами. Водное питание лососевых рек преимущественно связано с озерами, а кумжевых – с болотами. Поэтому показатель рН лососевых рек изменяется в пределах 6,8-7,5, кумжевых – 5,2-6,9. Интересно, что для лососево-кумжевых рек молодь лосося населяет нижние пороги, а верхние – молодь кумжи. По гидрологическим показателям в таких реках верхние участки похожи на кумжевые реки, нижние – на лососевые реки.

При отборе проб использовали гидробиологическую рамку (Методические рекомендации по изучению..., 1989). Организмы выбирали из проб вручную до навесок 0.98–1.72 г. Видовой состав макрозообентоса определяли по общепринятому руководству (Определитель пресноводных беспозвоночных..., 2001).

Таблица 10 – Характеристика исследованных пресноводных водотоков

Река	Дата	Координаты	Статус реки	*Ширина водотока, м
Бассейн Онежского озера				
Большая Уя	21.07.2014	61°36'11" с.ш., 34°39'36" в.д.	Кумжевая	5
Орзega	21.07.2014	61°38'38" с.ш., 34°35'21" в.д.	Кумжевая	3
Суна	18.07.2014	62°15'57" с.ш., 33°58'51" в.д.	Лососевая	20
Лижма (исток из Кедрозера)	18.07.2014	62°22'49" с.ш., 34°26'43" в.д.	Лососевая	12
Лижма (устье)	18.07.2014	62°22'39" с.ш., 34°29'46" в.д.	Лососевая	12
Чебинка	18.07.2014	62°17'43" с.ш., 34°27'47" в.д.	Кумжевая	4

Примечание – *Ширина водотока по месту взятия пробы

2.2. Методы исследований

2.2.1. Фиксация материала

В полевых условиях извлеченные ткани и органы рыб (беспозвоночных) сразу же фиксировали 96% этиловым спиртом (1:10 по объему) в стеклянных пробирках с завинчивающейся крышкой. Пробы хранили в холодильнике при температуре -4°C до начала анализа. После доставки зафиксированного материала в лабораторию экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН проводили гомогенизацию тканей с использованием гомогенизатора OV-5 (Velp, Italy) и перефиксацию в системе органических растворителей – хлороформ и метанол (2:1 по объему) по методу Фолча (Folch et al., 1957). Для гистологического анализа навеску ткани (1 г) извлекали из свежего материала и помещали в стеклянные бутылки с 4% раствором формальдегида. Пробы хранили в холодильнике ($+4^{\circ}\text{C}$) до момента доставки и анализа в лаборатории. Для исследования паразитофауны пятнистого лептоклина, рыбы фиксировались на борту судна в 96% этаноле до последующего анализа в лаборатории.

2.2.2. Экстракция общих липидов

Выделение общих липидов из зафиксированного материала (ткани, органы рыб, макрозообентос) проводили по методу Фолча – смесью хлороформа с метанолом (2:1 по объему) (Folch et al., 1957).

Непосредственно перед началом анализа чистые стеклянные колбы и бумажные фильтры, используемые для экстракции, взвешивали на аналитических весах Ohaus AX224RU (США) и Ohaus EX125 (США). Анализируемый образец фильтровали через обеззоленный бумажный фильтр «Красная лента» ($d=12,5$ см) (ООО «МЕЛИОР XXI», Россия) путем промывания 10-кратным объемом экстрагирующей смеси хлороформ-метанол (2:1 по объему) при комнатной температуре. Для удаления водорастворимых примесей в экстракт добавляли 15 мл смеси хлороформа с метанолом (2:1 по объему) и 3 мл 0,74% водного раствора хлористого калия (Покровский, 1969), перемешивали с использованием шейкера Reax-control (Heildorff, Germany) и отстаивали в делительной воронке до полного расслоения фаз. Липиды аккумулируются в нижнем хлороформном слое, а вещества нелипидной природы переходят в верхнюю водно-метанольную фазу.

Отстаивание и разделение проводили в течение 2 часов до полного расслоения. Нижний слой – липиды в хлороформном слое сливали из воронки в предварительно взвешенную круглодонную стеклянную колбу. Растворители из экстракта отделяли путем упаривания в вакууме на испарителе ротационном «Rotary Evaporator» RE-52AA (Shanghai, China) и Hei-VAP Advantage ML/G3 (Heildorph, Germany) при температуре не выше 35°C (Кейтс, 1975). Оставшийся в колбе липид высушивали до постоянного веса в эксикаторе над фосфорным ангидридом при температуре -4°C и затем взвешивали на аналитических весах и далее растворяют в смеси хлороформ-метанол (2:1 по объему) с таким расчетом, чтобы их концентрация в растворе каждой пробы была одинаковой (24 мг/мл). Сухой остаток образца на фильтре высушивали до постоянного веса в эксикаторе над фосфорным ангидридом и также взвешивали.

2.2.3. Тонкослойная хроматография для качественного анализа отдельных липидных классов

Разделение липидов методом тонкослойной хроматографии проводили на пластинках «Silufol» (150*150 мм) («Avalier», Чехословакия) с сорбентом – силикагелем. Все анализируемые пробы наносили на пластинку с помощью шприца в объеме 15 мкл (360 мкг липида), в двух-трех повторностях. Фракционирование общих липидов проб проводили элюированием (за счет капиллярных сил происходило движение растворителя вверх по слою сорбента) в системе растворителей: петролейный эфир – диэтиловый эфир – уксусная кислота (90:10:1 по объему) в хроматографической камере при комнатной температуре (Шталь, 1965). Пластины вынимали из камеры в момент, когда растворитель достигал ее верхнего края и далее проводили сушку при комнатной температуре. После высушивания полученные хроматограммы проявляли парами йода, который окрашивает липиды в желтый цвет (Кейтс, 1975). Общие липиды разделялись по классам в виде пятен. С пластинок счищали пятна, соответствующие суммарным фосфолипидам, свободным жирным кислотам, холестерину, диацилглицеринам, триацилглицеринам и эфирам холестерина со следами восков. Идентификацию пятен проводили сравнением хроматографической подвижности R_f (отношение расстояния от старта до фронта растворителей) классов липидов с R_f соответствующих стандартов (Sigma Aldrich, USA).

Идентифицированные пятна переносили с пластинки в соответствующие пробирки и продолжали количественный анализ.

2.2.4. Количественное определение отдельных липидных классов

Для количественного определения общих фосфолипидов, свободных жирных кислот, диацилглицеринов, триацилглицеринов, эфиров холестерина со следами восков использовали гидроксаматный метод, принцип которого заключается в образовании темно-коричневых комплексов между ионами трехвалентного железа и гидроксамовыми кислотами, которые образуются при взаимодействии сложноэфирных связей липидов с гидроксиламином (Walsh et al., 1965; Сидоров и др., 1972). Для количественной оценки готовили следующие реактивы:

1. Основной раствор хлорного железа FeCl_3 : 5 г FeCl_3 растворяют в 10 мл 57% хлорной кислоты (HClO_4), добавляют 10 мл дистиллированной воды (H_2O) и доводят до 100 мл 96% этиловым спиртом ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$);
2. Рабочий раствор хлорного железа FeCl_3 : готовят непосредственно перед применением: смешивают 8 мл основного раствора хлорного железа (см. п.1) и 3,7 мл 57% хлорной кислоты, объем доводят до 100 мл 96% этиловым спиртом;
3. 4% спиртовой раствор солянокислого гидроксилamina $\text{NH}_2\text{OH}\cdot\text{HCl}$: 4 г солянокислого гидроксилamina ($\text{NH}_2\text{OH}\cdot\text{HCl}$) растворяют в 96 мл 96% этилового спирта;
4. 6% спиртовой раствор щелочи натрия (NaOH): 6 г щелочи натрия растворяют в 94 мл 96% этилового спирта

Ход определения: предварительно и непосредственно перед анализом смешивали 4%-й спиртовой раствор солянокислого гидроксилamina и 6%-й спиртовой раствор щелочи натрия (1:2 по объему). Смесь тщательно перемешивали и фильтровали через бумажный фильтр «Красная лента» ($d=12,5$ см) (ООО «МЕЛИОР XXI», Россия). В каждую стеклянную пробирку с перенесенным пятном соответствующего липидного класса добавляли по 0,5 мл смеси отфильтрованных спиртовых растворов 4% солянокислого гидроксилamina и 6% щелочи натрия. После этого пробирки помещали в кипящую водяную баню на 1 минуту, пробирки охлаждали и добавляли по 2 мл рабочего

раствора хлорного железа, тщательно перемешивали, затем переносили содержимое в центрифужные пробирки. Осаждение силикагеля производили в центрифуге при 3500 об/мин в течение 5 минут. Далее проводили измерение оптической плотности каждой пробы на спектрофотометре СФ-2000 (ОКБ «Спектр», Россия) при длине волны 540 нм. Интенсивность окраски комплекса прямо пропорциональна количеству образовавшихся гидроксаматных производных.

Количественное определение холестерина проводили по методу Ф. Энгельбрехта (Engelbrecht et al., 1974) с использованием трихлоруксусного железа, растворенного в хлорной кислоте. Для этого вели приготовление следующих растворов:

1. Основной раствор хлорного железа FeCl_3 (описание представлено выше);
2. Цветной реагент: ледяную уксусную кислоту (CH_3COOH) и концентрированную серную кислоту (H_2SO_4) аккуратно смешивают, добавляют основной раствор хлорного железа (в соотношении 25:25:2) все перемешивают и охлаждают.

В стеклянные пробирки со снятыми пятнами холестерина добавляли 0,5 мл уксусной кислоты, перемешивали и добавляли по 2,5 мл цветного реагента. В течение 30 секунд пробирки вручную встряхивали и перемещали в водяную баню при температуре 50°C на 15 минут. Далее пробы центрифугировали при 4500-5000 об/мин в течение 15 минут. Интенсивность образовавшейся окраски измеряли на спектрофотометре СФ-2000 (ОКБ «Спектр», Россия) при длине волны 550 нм.

2.2.5. Высокоэффективная жидкостная хроматография для определения состава некоторых классов фосфолипидов

Определение фосфолипидного состава анализируемых проб проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Анализ осуществлялся с использованием жидкостного хроматографа «Стайер» (ООО «Аквилон», Россия) с компьютерным обеспечением. Разделение фосфолипидов осуществляли на стальной колонке Нуклеосил 100-7 («Элсико», Россия) размером 250*4 мм, заполненной сорбентом (неподвижная фаза). Элюэнт (подвижной фазой) являлась смесь ацетонитрил – метанол – гексан – 85% фосфорная кислота в соотношении 918:30:30:17,5. Скорость

потока элюента - 540 мкл/час. Ввод пробы объемом 5 мкл осуществлялся при помощи петлевого инжектора. Детектирование анализируемых компонентов осуществлялось на спектрофотометре по поглощению в ультрафиолетовом свете при длине волны 206 нм (Arduini et al., 1996). Обработка хроматограмм проводилась при помощи программы для хроматографа (ООО «Аквилон», Россия). Соотношение между компонентами оценивали по величине площадей пиков на хроматограмме. Идентификацию пиков проводили по образцам стандартных фосфолипидов: фосфатидилсерин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилинозитол, фосфатидилхолин, лизофосфатидилхолин, сфингомиелин (Sigma Aldrich, USA). Для количественного определения содержания фосфолипидов использовали метод нормировки, который основан на измерении площади каждого пика на хроматограмме и вычислении содержания (в %) каждого компонента, пропорционального суммарной площади. Содержание всех компонентов принимается равным 100%.

2.2.6. Газовая хроматография для определения состава жирных кислот общих липидов и отдельных классов

Определение ЖК-состава проводили методом газожидкостной хроматографии. Выделенный липид из тканей исследованных гидробионтов подвергали прямому метанолизу (Цыганов, 1971). Жирные кислоты из-за наличия полярной карбоксильной группы слишком долго удерживаются в колонке газо-жидкостного хроматографа, поэтому для ускорения разделения получают их производные, а именно метиловые эфиры. Для получения метиловых эфиров жирных кислот общих липидов или их отдельных классов (т.н. метилирование) в стеклянные колбы с раствором общих липидов (0,2 мл) или со снятым с пластинки пятном липида (общих ФЛ или ТАГ) добавляли внутренний стандарт (0,1 мл) (бегеновую кислоту, 22:0, – 200 мкг на 10 мл хлороформ/метанола – 2:1 по объему), метанол (СН₃ОН) (2 мл), и хлористый ацетил (СН₃СОСl) (0,2 мл) в качестве катализатора процесса, проводили нагревание с обратным холодильником при температуре 70–80°C в течение 90 минут.

В колбы после охлаждения при комнатной температуре добавляли 5 мл гексана, 2 мл дистиллированной воды и проводили разделение на фазы в делительной воронке в течение 15 мин. Верхний слой гексана с эфирами жирных кислот сливали в круглодонные

колбы и выпаривали на испарителе ротационном. Затем в колбы добавляли 0,9 мл гексана и переливали полученный раствор в стеклянные бутылочки (2 мл) для газовой хроматографии с септой и завинчивающейся крышкой.

Полученные метиловые эфиры жирных кислот разделяли на хроматографе «Хроматэк Кристалл-5000.2» (ЗАО «Хроматэк», Россия) с ДАЖ-2М (дозатор автоматический жидкостный) с пламенно-ионизационным детектором, с капиллярными колонками фирмы Phenomenex, USA: Zebron ZB-FFAP (внутренний диаметр 0,32 мм и длина 50 м, толщиной слоя жидкой фазы 0,50 мкм), в качестве подвижной фазы служил азот особой чистоты (99, 999%), скорость потока газа – 50 мл/мин. Режим разделения – изотермический при температуре термостата колонок 200°C, температуре детектора 250°C и температуре испарителя 240°C. В данных условиях метиловые эфиры жирных кислот разделяются в соответствии с числом углеродных атомов и двойных связей.

Расчет хроматограмм проводили с помощью компьютерной программы «Хроматэк Аналитик» (ЗАО «Хроматэк», Россия). Идентификацию жирных кислот путем сравнения хроматографических подвижностей имеющихся на хроматограмме пиков (времени удерживания и логарифмических индексов (ЭДЦ)) (Jamieson, 1975) с таковыми для стандартных растворов эфиров жирных кислот (индивидуальные стандарты жирных кислот и набор «Supelco 37», Sigma Aldrich, USA).

2.2.7. Статистическая обработка данных

Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgraphics 2.5 для Windows. Достоверность различий между липидными показателями оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA). Различия между приведенными в таблицах значениями отдельных липидных показателей в сравниваемых вариантах считали достоверными при $p \leq 0,05$. Непараметрический критерий Вилкоксона-Манна-Уитни (Гублер, Генкин, 1973) использовали в случае ненормального распределения полученных в ходе анализа данных. Различия по липидному и жирнокислотному статусу между группировками беломорской сельди, обитающей в разных местах Белого моря, определяли с использованием дискриминантного анализа, где в качестве переменных были выбраны 4 липидных показателя – ФЛ, ТАГ, ЭХС и ХС (% сухой массы) и 11 показателей по жирным кислотам

- 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:1(n-9), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 22:6(n-3) (% от суммы ЖК). При исследовании различий липидного профиля печени и гонад колюшки из трех местообитаний Белого моря применяли дискриминантный анализ, где в качестве переменных были выбраны суммы основных классов ЖК (НЖК, МНЖК, (n-9) ПНЖК, (n-7) ПНЖК, (n-6) ПНЖК, (n-4) ПНЖК, (n-3) ПНЖК, ПНЖК (% от суммы ЖК), а также во втором цикле выделили отдельные ЖК: 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-9), 20:1(n-9), 22:1(n-11), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 20:5(n-3), 22:5(n-3), 22:6(n-3).

Исследования выполнены на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

2.2.8. Паразитологический анализ

Всего было исследовано 35 особей *L. maculatus*, в том числе 10 экз. личинок четвертой стадии (TL = 76–90 мм, при средней 85,1 мм) и 25 взрослых особей (TL = 130–165 мм, при средней 147,9 мм). Каждую рыбу обследовали методом полного паразитологического вскрытия. Это включало эктопаразитов обитающих на коже, плавниках и жабрах, а затем обследовались мышцы и отдельные внутренние органы с помощью стереомикроскопа (28× или выше, если необходимо). Диагностика обнаруженных видов паразитов проводилась по морфологическим признакам согласно определителей (Ishii et al., 1989; Gibson, 1996; Viljoen, Van As, 1985; Song, Wilbert, 2002). Статистические параметры заражения рыб, даны в соответствии Bush et al. (1997).

Паразитологический анализ проведен при участии и поддержке сотрудников лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ д.б.н., проф. Е.П. Иешко и к.б.н. С.Г. Соколова.

Исследования выполнены на базе лаборатории паразитологии животных и растений и с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

2.2.9. Гистологический анализ

Для гистологического анализа ткани (липидный мешок) молодежи пятнистого лептоплина из свежего материала и закладывалась в гистологические кассеты, которые затем помещались в контейнер с 10% забуференным раствором формальдегида. Проводку и пропитку парафином осуществляли через автоматическую систему карусельного типа – модель STP-120 (Thermo Scientific, USA). Парафиновые блоки изготавливали с использованием заливочного комплекса EC-350 (Thermo Scientific, USA), их резку осуществляли на санном микротоме HM-440 (Thermo Scientific, USA) с толщиной среза 6 мкм. Окраска гистологических срезов проводилась гематоксилин-эозином. Микроснимки получали цифровой камерой Pixera Pro 150ES и изучали с использованием светового микроскопа Axioskop 40 (Carl Zeiss) с окуляром $\times 10$, объективами $\times 5$; $\times 10$; $\times 20$; $\times 40$. В работе использованы методические рекомендации Е.В. Микодиной с соавт. (2009).

Исследования выполнены на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Дополнительно гистоморфологические исследования липидного мешка молодежи L2, L3, L4, L4* и L5 стадий развития были проведены при непосредственном участии и работе к.б.н. Кондаковой Е.А. (кафедра эмбриологии биологического факультета СПбГУ) на базе РЦ РМиКТ СПбГУ. Материал был отмыт от фиксатора в PBS, обезвожен в спиртах восходящей концентрации и залит в Paraplast в соответствии со стандартной схемой. Серийные срезы толщиной 6-7 мкм были получены при помощи санного микротомы Leica (Leica, Germany). Поперечные срезы были получены из изолированных органов брюшной полости молодежи L4 стадии развития. Остальные образцы микротомировали в сагиттальной плоскости. Окраска препаратов проводилась гематоксилином Карацци с эозином (Biovitrum, Россия). Съемка препаратов осуществлялась с помощью микроскопа Leica DMI6000 (Leica, Germany).

ГЛАВА III. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ И СТРАТЕГИЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ПЯТНИСТОГО ЛЕПТОКЛИНА

Leptoclinus maculatus (Fries, 1838) В АРКТИКЕ

Содержание липидов в различных органах и тканях рыб северных морей и других водных организмов определяется сложными взаимодействиями их метаболизма с окружающей средой. Количественный состав и соотношения отдельных липидов и их ЖК у рыб подвержены определенным вариациям при действии экологических факторов среды – абиотических (температура, соленость, фотопериод, скорость течений и др.), биотических (кормовая база, биотические взаимоотношения), а также они зависят от физиологического статуса организма, отражающего процессы роста и развития органов и тканей, репродуктивное состояние, возрастные особенности (Шульман, 1972; Лапин, Шатуновский, 1981; Сидоров, 1983; Гершанович и др., 1991; Дгебуадзе, 2001; Desvillettes et al., 1997; Rainuzzo et al., 1997; Sargent et al., 1999; Zengin et al., 2006; Yanes-Roca et al., 2009; Mayzaud et al., 2011; Nahrgang et al., 2016; Wang et al., 2016).

Характеристика мест обитания (мест сбора проб) и основные гидрологические показатели представлены в соответствующем разделе Главы II. Материал и методы.

3.1. Сезонная динамика липидов в мышцах, печени и гонадах самок половозрелых особей пятнистого лептоклина, обитающего в акватории фьордов Конгс-фьорд (в летний и зимний периоды) и Ис-фьорд (в осенний период)

В летний период (июль) у лептоклина из залива Конгс-фьорд в печени и гонадах установили высокое и равное содержание ОЛ (37,82 и 37,15 % сухой массы соответственно), в мышцах их уровень был значительно меньше (9,61% сухой массы) (таблица 11). Способность накапливать повышенное количество липидов, за счет питания высокоэнергетической пищей в течение кратковременного продуктивного лета в Арктике, является одной из наиболее отличительных характеристик гидробионтов высоких широт и рассматривается как пример биохимической адаптации организма к экстремальным условиям среды (Cossins, Prosser, 1978; Lund, Sidell, 1992).

Высокое содержание ОЛ в печени обеспечивается за счет ТАГ, ХС и ФЛ (21,2; 8,40 и 7,63 % сухой массы соответственно), в гонадах – за счет ХС и ТАГ (20,7 и 8,7 % сухой массы). Повышенное содержание ОЛ в печени (в основном за счет запасных ТАГ – 21,2% сухой массы) указывает на активное питание рыб, создание энергетических резервов, что особенно важно для роста гонад, а также для последующей зимовки рыб. Известно, что накопление липидов в ооцитах в значительной степени зависит от образа жизни рыбы, способа питания и, в большей степени, от экологических особенностей размножения. Конкретная экологическая обстановка, в условиях которой протекает нерест рыбы, эмбриональный и личиночный периоды развития, непосредственно предопределяет формирование жировых запасов в яйце и отражает потребности будущего эмбриона. Липидный состав икры и их отдельных классов наряду с другими биохимическими компонентами обеспечивает последующее развитие эмбриона необходимыми веществами в процессах пластического и энергетического обмена. Установлено, что в летний сезон ооциты самок лептоклина находятся на стадии вителлогенеза, который характеризуется активным накоплением желточных компонентов в развивающихся половых клетках.

Таблица 11 – Липидный профиль (% сухой массы; % суммы ФЛ – для индивидуальных классов ФЛ) мышц, печени и гонад самок пятнистого лептоплина (*L. maculatus*), обитающего в заливе Конгс-фьорд (о. западный Шпицберген) в летний и зимний сезоны

Сезон	Лето (конец июля-начало августа)			Зима (январь)		
Район сбора	Конгс-фьорд			Конс-фьорд		
Орган	Мышцы (n=12)	Печень (n=12)	♀ гонады (n=9)	Мышцы (n=10)	Печень (n=15)	♀ гонады (n=5)
ОЛ	9,61±0,79	37,82±3,50	37,15±10,87	14,33±1,17*	36,45±4,67	72,86±3,63*
ФЛ:	1,99±0,50	7,63±1,20	1,98±0,11	6,00±0,82	14,54±2,27*	50,81±1,00*
ФИ	4,44±0,32	2,46±0,18	6,67±2,04	1,59±0,16*	0,77±0,19*	0,16±0,11*
ФС	1,77±0,09	1,27±0,15	0,97±0,29	1,95±0,20	1,15±0,32	7,32±0,19*
ФЭА	20,53±0,55	19,20±0,67	13,63±0,92	20,74±0,61	12,15±1,90*	17,92±1,0*
ФХ	67,68±0,98	74,52±0,99	78,23±2,30	69,28±1,13	70,25±2,58	71,47±2,33*
ЛФХ	2,6±0,18	2,07±0,60	0,28±0,04	4,39±0,70*	9,61±1,97*	1,44±0,44*
СФМ	1,70±0,12	0,48±0,06	0,22±0,06	1,5±0,24	2,76±0,55*	0,06±0,02*
ФХ/ФЭА	3,3±0,11	3,9±0,20	5,7±0,9	3,3±0,19	5,8±0,38*	4,0±0,2*
ТАГ	1,66±0,37	21,19±2,81	8,72±3,6	5,07±0,95*	12,38±3,59*	14,33±3,78*
ЭХС+воска	1,03±0,30	0,53±0,23	6,71±2,45	2,77±1,14*	3,77±1,84*	2,28±0,66*
ХС	4,93±0,78	8,40±1,97	20,73±8,27	0,49±0,16*	5,76±1,35*	5,44±0,88*
ХС/ФЛ	2,48±0,41	1,10±0,1	10,47±0,21	0,08±0,01*	0,40±0,3*	0,11±0,02*

Примечание – n – количество проб, * - достоверные отличия ($p \leq 0,05$) между однотипными тканями по сезонам.

Степень накопления желтка в ходе вителлогенеза имеет важное значение для последующего развития, так как он является единственным источником энергетических и структурных субстратов для роста зародышей до перехода их на внешнее питание. Синтез компонентов желтка (вителлогенина) происходит в печени, откуда они секретируются в кровь и затем поступают в ооциты, при этом часть компонентов желтка может синтезироваться и самим ооцитом в системе эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи. Все перечисленные процессы контролируются гормонами гипофиза (Озернюк, 1985). Желток является сложной смесью соединений различной природы: фосфопротеидов, липопротеидов, гликопротеидов, гликогена, ФЛ, ЖК, ТАГ и др., часть его компонентов имеет эндогенное происхождение, а другая часть экзогенное. В связи с этим, успешное депонирование липидов (самками) и развитие яйцеклеток в течение непродолжительного лета определяет тактику размножения лептоклина в условиях Арктики.

В гонадах *L. maculatus*, населяющего Конгс-фьорд, индексы ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ были значительно выше (10,5 и 4,4), чем в печени и мышцах (1,1; 2,8 и 2,5; 0,8, соответственно). Высокое содержание ХС в гонадах (20,7% сухой массы) и индекса ХС/ФЛ (10,5) возможно связано с активацией его синтеза в печени, в связи с более активным питанием и поступлением в растущие ооциты для обеспечения последующего развития эмбрионов и личинок в сравнительно суровых условиях среды. Некоторая часть ХС может синтезироваться и в половых железах (Tyler, Sumpter, 1996; Adams, Huntingford, 1997; Reading, Sullivan, 2011). Известно, что в клетках существует сбалансированная система, регулирующая содержание свободного ХС, при участии которой часть его эстерифицируется, образуя депо клеточного ХС и ЖК в виде ЭХС, которые являются более универсальными запасными веществами (формой долгосрочного энергетического источника), чем ТАГ (Полякова, 1981; Lochmann et al., 1995). В гонадах лептоклина, наряду с ХС, установлено и повышенное содержание ЭХС и восков (6,71% сухой массы) по сравнению с таковыми в мышцах и печени (1,03 и 0,53% сухой массы соответственно). У рыб ЭХС также могут участвовать в энергетическом обмене, однако гидролиз восков и ЭХС происходит значительно медленнее, чем ТАГ (Lovern, 1964; Austreng et al., 1980; Лапин, Шатуновский, 1981).

В мышцах лептоклина установлен пониженный уровень ОЛ, в том числе, ТАГ (1,66% сухой массы). Низкий уровень липидов в мышцах указывает на то, что они в

меньшей мере принимают участие в процессах роста и развития гонад. Действительно, более высокое содержание ОЛ в печени рыб по сравнению с мышцами свидетельствует о ее депонирующей функции в организме и интенсивности процессов, протекающих в ней в период роста гонад.

Установлено, что доминирующими классами ФЛ в гонадах, печени и мышцах лептоклина из Конгс-фьорда в летний период были ФХ (78,23, 74,52 и 67,68% суммы ФЛ, соответственно) и метаболически связанный с ним ФЭА (13,63; 19,20 и 20,53% суммы ФЛ, соответственно) (таблица 11). Индекс соотношения ФХ/ФЭА в гонадах, печени и мышцах составил 5,7; 3,9 и 3,3, соответственно. Минорные ФЛ (ФИ, ФС, СФМ и ЛФХ) в трех изученных органах рыб были в пределах 0,22 – 6,67% от суммы ФЛ. Среди них следует выделить ФИ, доля которого от суммы ФЛ была сравнительно выше и особенно в гонадах (6,67%). Ранее было показано, что как ФХ, так и минорный ФИ могут влиять на процессы роста и полноценное физиологическое развитие рыбы, степень выживаемости молоди, а также нормальное развитие скелета (Kanazawa, 1993; 1995; Cahu et al., 2003; Hansen et al., 2010). При этом ФИ является одним из сигнальных липидов в клетках самых различных типов и особенно важна его роль в развитии нервной системы организма, более того ФИ снижает риск деформации костей особенно на ранних стадиях развития молоди (Coutteau et al., 1997; Sandel et al., 2010).

Итак, в летний период (июль-август) у половозрелого пятнистого лептоклина из залива Конгс-фьорд в гонадах и печени накапливается одинаково высокое содержание ОЛ (37,15 и 37,82% сухой массы, соответственно), причем в гонадах – с доминированием ХС (20,73% сухой массы), а в печени – ТАГ (21,19% сухой массы). Причем в мышцах содержание ОЛ (9,61% сухой массы) в 3,9 раз ниже, чем в гонадах и печени и основную их долю составляет ХС (4,93% сухой массы).

При сравнении липидного спектра органов половозрелых особей лептоклина из акватории Конгс-фьорда в *летний* и *зимний период* установлено, что в январе в гонадах рыб увеличилось содержание ОЛ (в 2,0 раза, до 72,9% сухой массы), в основном за счет ФЛ (до 50,81% сухой массы), а именно - за счет классов ФЭА, ФС, ЛФХ. При этом в гонадах сохраняется высокое содержание основного класса ФЛ биологических мембран – ФХ (до 71,5% от суммы ФЛ) (таблица 11).

Доминирующими липидами в гонадах, печени и мышцах были ФЛ и ТАГ, причем значительная их доля (50,8 и 14,3% сухой массы соответственно) запасается в гонадах до начала нереста.

При этом, зимой в гонадах, отмечено значительное снижение доли ХС (в 3,8 раза), ЭХС и восков (в 2,9 раза), а также показателей соотношений ТАГ/ФЛ и ХС/ФЛ. Интересно, что преднерестовое уменьшение содержания ХС было показано для мышц самцов и самок леща, особенно в гонадах самок (Комова, 2001). У многих животных, в том числе и у рыб, ЭХС служат формой запасаания ЖК, которые включаются в ТАГ и ФЛ быстрее, чем неэстерифицированные ЖК. В связи с этим, ЭХС и воска можно рассматривать как предшественники и переносчики ЖК-радикалов при биосинтезе некоторых классов липидов (Glomset, 1970; Лапин, Шатуновский, 1981). Вероятно, у самок лептоклина снижение ЭХС и восков указывает на их специфическое использование для необходимого синтеза ТАГ и ФЛ в условиях зимы.

В январе содержание ОЛ в печени рыб в Конгс-фьорде не изменилось, но отмечены некоторые вариации в содержании отдельных классов и их соотношений: увеличилось содержание ФЛ (в 1,9 раз, за счет ЛФХ и СФМ, при снижении доли ФЭА и ФИ), также отмечен рост уровня ЭХС и восков (в 7,1 раз), но уменьшение – ТАГ (в 1,7 раза) и значения индексов ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ (в 2,75 и 3,3 раз соответственно). Показатели соотношения ТАГ/ФЛ в гонадах и печени рыб из Конгс-фьорда зимой снизились (за счет роста ФЛ) и составили 0,3 и 0,9 соответственно (против 4,4 и 2,8, соответственно в летний период), в мышцах этот показатель остался без изменения (0,8). Следует отметить, что в зимний период показано довольно значительное снижение содержания ХС в гонадах (в 3,8 раза) и мышцах лептоклина, а также индекса ХС/ФЛ в мышцах, печени и гонадах по сравнению с таковыми у рыб в летний период.

Вариации уровня ХС в клеточных мембранах рассматривается как один из биохимических механизмов регуляции проницаемости липидного бислоя при действии низких температур, направленного на сохранение условий для оптимальной активности мембраносвязанных ферментов (Лопухин и др., 1985; Crockett, 1998; Mitra et al., 2004). Изменение индекса ХС/ФЛ в физиологических пределах является одним из путей регуляции микровязкости клеточных мембран в процессе адаптации рыб к изменяющимся условиям среды в зимний период. При более низком индексе возрастает

активность мембранных белков-ферментов, увеличивается транспорт кислорода, метаболитов и воды через мембраны (Лопухин и др., 1985; Нетюхайло, Тарасенко, 2001).

Таким образом, у половозрелых самок лептоклина в Конгс-фьорде к январю в гонадах показано значительное содержание ОЛ, в основном за счет ФЛ (в том числе классов ФХ, ФЭА, ФС и ФИ). Доминирующими липидами в гонадах, печени и мышцах были ФЛ и ТАГ, причем значительная их часть (50,8 и 14,3% сухой массы, соответственно) запасается в гонадах. Известно, что у рыб, откладывающих икру придонно, в ооцитах отсутствуют липидные капли или же их формирование четко не выражено. В вителлогенине икры находится основная масса липидов в форме ФЛ (около 80%), при этом основным классом является ФХ. Для многих морских видов рыб, имеющих пелагическую кладку, в ооцитах без крупных липидных капель, распределение липидных классов происходит следующим образом: ФЛ (выше 70%), ТАГ (8-12%) и ЭХС (около 4%). Пелагическая икра с ооцитами, которые имеют крупную и единственную липидную каплю, основным липидным классом являются ТАГ и воска (более 50%) (Reading, Sullivan, 2011).

Согласно данным гистологического анализа зрелых ооцитов самок лептоклина из другого фьорда Ис-фьорда в осенний сезон (октябрь) установлено наличие одной или двух, трех желточных капель в зрелом ооците. Известно, что жировые капли представляют дополнительный источник энергетических веществ в критические периоды развития, например, если имеет место задержка выклева личинки, но, прежде всего, они выполняют гидростатическую функцию, что позволяет эмбрионам и личинкам изменять ориентацию своего тела в процессе эмбриогенеза, а также способствуют надлежащей аэрации развивающихся зародышей и удалению продуктов метаболизма за счет обеспечения плавучести отдельных яиц (Smith, 1957; Каева, 1983). Жировые капли для обеспечения метаболических процессов начинают расходоваться на более поздних стадиях развития эмбриона.

Обнаружение самок лептоклина на меньших глубинах в акватории залива Ис-фьорд, а также гистологоморфологическая характеристика зрелых ооцитов этих рыб позволяет предположить, что *L. maculatus* поднимается на меньшие глубины для икрометания. Самки пятнистого лептоклина со зрелой икрой в осенний сезон в акватории Ис-фьорда были выловлены на глубинах в пределах от 130 до 206 м, при температуре около 0°C. При этом, у этих рыб были отмечены вариации минорных ФЛ, таких как ФИ,

ФС, СФМ в ряду мышцы-печень-гонады, которые имели несколько повышенный уровень в печени и гонадах. Известно, что накопление ФИ и ФС индуцирует активность мембранных ферментов, например комплекс Na^+, K^+ -АТФ-аза, связанного с осморегуляцией, что имеет значение при изменении условий среды обитания (Болдырев, 1985; Болдырев и др., 2006). Ранее (Markevich, 2004) для других видов рыб семейства Стихеевые, к которому относится и пятнистый лептоплин, было показано, что для икрометания особи поднимаются с глубин на мелководье, в результате чего происходит смена экологических условий обитания (солености и давления). Кроме того, повышение доли ФИ и СФМ было показано для форели и гуппи при повышении солености воды (Daikoku et al., 1982; Leray et al., 1984).

Результаты анализа липидного профиля половозрелых самок лептоплина из фьорда Ис-фьорд в *осенний сезон* представлены в таблице 12. Уровень ОЛ и их отдельных классов у исследованных рыб различался в зависимости от тканевой принадлежности. Показано, что содержание ОЛ в печени и гонадах взрослого лептоплина в октябре сходно и составляет 33,7 и 39,4 % сухой массы, а в мышцах их уровень значительно ниже – 11,6 % (таблица 12).

Таблица 12 – Содержание суммарных липидов, отдельных их классов (% сухой массы) в мышцах, печени и ♀ гонадах пятнистого лептоплина (*L. maculatus*) из фьорда Ис-фьорд в осенний сезон

Ткань/Орган	Мышцы	Печень	♀ гонады
Кол-во проб	11	11	8
ОЛ	11,6±1,3 ^A	33,7±2,9 ^B	39,4±4,3 ^B
Классы липидов (% сухой массы)			
ФЛ:	4,7±0,9 ^A	6,8±1,1 ^A	5,6±1,9 ^A
ФИ	0,08±0,02 ^A	0,2±0,04 ^B	0,3±0,1 ^B
ФС	0,05±0,02 ^A	0,1±0,03 ^B	0,2±0,05 ^B
ФЭА	0,8±0,2 ^A	1,5±0,3 ^B	1,0±0,3 ^A
ФХ	3,5±0,6 ^A	4,7±0,8 ^A	4,0±1,4 ^A
ЛФХ	0,05±0,01	0,06±0,04	0,07±0,03
СФМ	0,03±0,00 ^A	0,06±0,01 ^B	0,07±0,02 ^B
ТАГ	2,1±0,6 ^A	23,9±3,8 ^B	23,5±3,4 ^B
ЭХС+воска	1,2±0,3 ^A	0,6±0,1 ^B	6,4±3,0 ^C
ХС	3,6±1,2 ^A	2,4±0,7 ^A	3,9±1,1 ^A

Примечание – Значения в таблице в одной строке, с разными надстрочными буквами достоверно ($p \leq 0,05$) отличаются друг от друга по содержанию в разных органах, значения в таблице в одной строке, с одинаковыми надстрочными буквами недостоверно ($p > 0,05$) отличаются друг от друга по содержанию в разных тканях.

Высокое содержание ОЛ в печени и гонадах обеспечивается за счет запасных липидов в форме ТАГ, которые наиболее вариабельны по отношению к физиологическим и экологическим факторам. Доминирующими липидами в печени и гонадах были запасные ТАГ – 23,9 и 23,5 % сухой массы, а в мышцах их доля была незначительной – 2,1 % сухого вещества (таблица 12). Достаточно высокий уровень ТАГ в физиологических пределах имеет определяющее значение для дальнейшего развития икры и личинки. Высокое содержание в печени лептоклина энергетических липидов подтверждает ее депонирующую функцию, при этом эти липиды могут частично регулировать плавучесть рыбы. Результаты гистохимического анализа продемонстрировали наличие в гепатоцитах печени (летом и осенью) крупных жировых капель, которые были представлены запасными липидами (Murzina et al., 2012). При внутриклеточном накоплении запасных липидов, как правило, они выполняют энергетическую функцию и только потом функцию обеспечения плавучести (Falk-Petersen et al., 1986). Уровень другого класса запасных липидов (воска и ЭХС) был наибольшим в гонадах (6,4 % сухой массы) по сравнению с таковым в печени и мышцах (1,2 и 0,6%) (таблица 12).

Тем самым, располагая сравнительными результатами о липидном спектре гонад самок лептоклина в разные сезоны и гистоморфологическими данными о состоянии гонад, можно предположить, что для икрометания самки выбирают водные слои, характеризующиеся наиболее благоприятным сочетанием экологических факторов (температура, соленость, глубина). Как правило, строение и состав зрелого яйца отражает потребности будущего эмбриона, которые определяются в первую очередь экологическими особенностями развития икры. Таким образом, ранее (Мурзина, 2010) выдвинутое предположение о том, что пятнистый лептоклин является зимненерестующим видом, икрометание которого проходит в ноябре-декабре подтверждается. Более того, согласно данным сезонной динамики гонадосоматического и гепатосоматического индексов у самок и самцов *L. maculatus* акватории арх. Шпицберген проведенного К. Мейер Оттесен и коллегами (Meyer Ottesen et al., 2018), наибольшие их значения показаны для самок осенью и зимой, а для самцов зимой. При этом, самки становятся половозрелыми в возрасте около семи лет при стандартной длине 125 мм. Существенно также, П. Питон (Pethon, 2005) обнаружил, что в акватории Северной Атлантики период икрометания лептоклина приходится на зиму, а в районе

южной части акватории Баренцева моря – осенью, самки с крупными яйцами (диаметр 1,5 мм) были выловлены в октябре (Dolgov, 1994).

Однако, отдельные результаты исследования липидного профиля метаболически взаимосвязанных органов (печени и гонад) лептоклина, населяющего различные по гидрологическим и гидробиологическим характеристикам фьорды, в разные сезоны позволяют предположить, что период нереста этой рыбы может быть «растянут» во времени и может проходить от конца ноября до апреля. Нерестовое состояние лептоклина, а также качество ооцитов во многом обусловлены экологическими факторами среды (особенно температурой и состоянием пищевой базы в период нагула), что связано с необходимостью должного жиронакопления в гонадах, обеспечивающего последующее развитие эмбриона в экстремальных условиях зимы. Последнее, скорее всего, сопряжено с синхронизацией периода нереста и вылупления личинок, которое происходит в зимне-весенний период и совпадает с весенним цветением фитопланктона. Так нами установлено, что в апреле самки, выловленные в акватории Ис-фьорда (при температуре 0°C) характеризовались липидным спектром и состоянием гонад, демонстрирующим завершенность нереста и подготовку гонад к следующему репродуктивному циклу, а особи, населяющие акваторию Конгс-фьорда, находились на этапе завершения нереста в январе.

Согласно теории критического периода Йорта (Hjort, 1914, 1926) пополнение годового класса рыб и выживаемость личинок определяются «перекрыванием» периода выклева личинки, ее перехода на экзогенное питание со временем и уровнем продукции первичных продуцентов и зоопланктона, то есть имеет место «синхронизация биологических процессов». Известно, что концентрация кормовых объектов в среде обитания личинок рыб рассматривается как один из ключевых факторов их выживаемости, при этом доступность пищи для личинок рыб может определяться температурой среды (Павлов, 2010). Так, согласно анализу ихтиологических съемок за период с 1959 по 1993 гг. личинки лептоклина в юго-восточной акватории Баренцева моря были выловлены в апреле-мае (1970-1972 гг.) и в июне-июле (в 1968 и в 1971 гг.) (Мухина, 2004). В апреле 2008 г. нами было выловлено семь личинок лептоклина в акватории фьорда Ис-фьорд.

Поскольку личинки и ранние стадии развития *L. maculatus* являются фитопланктофагами, основными объектами питания для них являются диатомовые и

динофитовые водоросли, а по мере роста и развития молоди меняется пищевой тип на зоопланктофагию (кормовые объекты науплии и копеподиты копепод). Установленная нами «синхронизация» рассматривается для бореального лептоклина как ключевой этап, обеспечивающий пополнение вида и поддержание его численности в условиях Арктики. С позиции специфики метаболических процессов в ходе онтогенеза (особенно для молоди рыб в постэмбриональный период развития) в условиях северных широт, следует заметить, что морской фито- и зоопланктон характеризуется повышенным уровнем ПНЖК семейства (n-3) в структуре ФЛ и именно в таком связанном виде эти ЖК наиболее полно усваиваются личинками и молодью рыб, способствуя их росту и нормальному развитию (Sargent et al., 1989; Izquierdo et al., 2000; Moraes et al., 2006). Известно, что 20:5(n-3) ЖК в связанном состоянии в составе ФЛ у дафнии *Daphnia magna* способствует повышению плодовитости по сравнению с 20:5(n-3) в неэстерифицированном виде (Denoux et al., 2017).

Таким образом, липидный спектр (распределение, накопление общих липидов и их различных классов) в органах самок лептоклина тесно связан с развитием гонад, что может быть отражением физиолого-биохимических механизмов адаптаций репродуктивного цикла организма к икрометанию и последующему развитию эмбрионов и личинок в условиях Арктики.

3.2. Жирнокислотный спектр тканей и органов половозрелого пятнистого лептокллина, обитающего в акватории фьордов Конгс-фьорд (в летний и зимний период) и Ис-фьорд (в осенний период)

При сравнении ЖК-спектра ОЛ мышц, печени и гонад половозрелого лептокллина из Конгс-фьорда в летний и зимний периоды установлено, что содержание доминирующих суммарных МНЖК не изменяется, но отмечены вариации по отдельным ЖК: к январю (по сравнению с летом) произошло снижение доли 16:1(n-7) в печени, гонадах и мышцах; повышение в печени доли 18:1(n-9) (в 2,5 раза) и 22:1(n-9) ЖК – в гонадах. Все отмеченные изменения достоверно значимы (таблица 13).

Таблица 13 – Жирнокислотный профиль общих липидов (% от суммы ЖК) мышц, печени и гонад самок половозрелых особей пятнистого лептоклина, *L. maculatus* из акватории фьорда Конгс-фьорд в летний и зимний сезоны

Орган	Мышцы		Печень		Гонады	
	Лето	Зима	Лето	Зима	Лето	Зима
Кол-во проб	15	12	15	12	15	12
14:0	2,46±0,15	2,14±0,12*	3,20±0,53	2,98±0,18*	2,93±0,24	6,4±1,14*
16:0	16,97±0,72	12,73±0,18*	14,53±1,24	12,74±0,75	16,68±0,34	20,72±2,1*
18:0	4,33±0,47	3,86±0,31	2,38±0,12	4,48±0,75*	3,33±0,06	4,66±0,45*
20:0	0,78±0,30	1,34±0,21	0,30±0,04	1,55±0,30*	0,71±0,22	1,25±0,22
ΣНЖК	25,28±1,08	21,22±0,40*	20,60±1,06	23,29±1,77*	26,01±0,93	35,03±3,58*
16:1(n-7)	12,30±0,81	9,2±0,69*	20,59±2,89	14,72±1,21*	20,67±0,60	12,59±2,78*
18:1(n-9)	8,08±2,78	11,97±0,51*	9,99±3,34	24,67±2,02*	20,69±0,45	19,07±0,74*
18:1(n-7)	7,34±1,42	6,03±0,28	12,14±3,35	7,66±0,40*	3,99±1,64	6,58±0,91*
20:1(n-9)	1,32±0,13	3,03±0,42*	1,13±0,13	2,53±0,21*	2,52±0,54	2,35±0,35
22:1(n-11)	2,27±0,81	2,36±0,30	8,58±2,10	1,62±0,21*	2,55±1,43	2,34±0,92
22:1(n-9)	0,91±0,15	1,24±0,17	0,79±0,49	1,36±0,22*	0,34±0,10	2,73±0,51*
ΣМНЖК	40,11±2,36	39,44±1,43	59,92±2,15	58,61±3,23	56,79±3,05	54,68±3,75
18:2(n-6)	1,84±1,30	0,81±0,04	0,40±0,17	0,67±0,05*	0,43±0,10	0,41±0,13
20:4(n-6)	2,60±0,25	2,01±0,25*	1,07±0,11	0,75±0,17	1,32±0,29	0,21±0,06*
Σ(n-6) ПНЖК	6,10±1,61	4,86±0,30*	2,93±0,28	2,65±0,28	4,58±0,45	1,11±0,27*
18:3(n-3)	0,33±0,10	0,29±0,03	0,14±0,04	0,13±0,03	0,17±0,06	0,06±0,06*
20:5(n-3)	12,54±0,93	12,96±0,45	10,82±1,82	3,96±0,78*	4,98±2,22	1,55±0,8*
22:5(n-3)	2,72±0,72	2,31±0,18	1,20±0,39	0,73±0,18	1,29±0,72	0,27±0,14
22:6(n-3)	10,41±1,50	12,82±0,85*	2,46±0,48	3,18±0,98*	2,60±0,17	2,26±1,12
Σ(n-3) ПНЖК	27,81±1,24	30,54±0,94*	15,89±1,98	9,71±1,87*	11,42±2,58	4,67±2,22*
ΣПНЖК	34,62±1,83	39,24±1,14*	19,48±2,29	17,96±2,26	17,20±2,25	9,98±2,15*
Σ(n-3)/Σ(n-6) ПНЖК	4,56±0,56	6,28±0,45*	5,42±0,54	3,66±0,22*	2,49±0,66	4,21±0,21*

Примечание – надстрочным знаком * отмечены достоверные различия значений в соответствующей ткани при сравнении «лето-зима».

В таблице приведены некоторые, обсуждаемые в работе, жирные кислоты.

Доминирование МНЖК в структуре липидов является общей биохимической характеристикой гидробионтов северных широт. Этому классу ЖК отводится основополагающая и двойственная функция – активное участие в энергетическом и пластическом обмене. Большая доля МНЖК имеет пищевое происхождение, так, например, 18:1(n-9) ЖК – основной биомаркёр динофитовых водорослей и бактериопланктона; 16:1(n-7) ЖК – диатомовых водорослей (Viso, Marty, 1993; Viron et al., 2000; Graeve et al., 2008). Кроме того, бактерии являются компонентами донных осадков и считаются главными источниками 18:1(n-9), 18:1(n-7) МНЖК, образующихся за счет десатурации 18:0 и элонгации 16:1(n-7) соответственно (Латышев и др., 2001; Stübling, Hagen, 2003). Длинноцепочечные МНЖК и спирты 20:1(n-9) и 22:1(n-11) могут синтезироваться *de novo* только растительными видами копепод р. *Calanus* и поэтому они являются биомаркёрами этих организмов (Falk-Petersen et al., 1990; Graeve et al., 2005; Graeve et al., 2008; Kattner, Hagen, 2009).

Установленное снижение МНЖК, имеющих пищевое происхождение в исследованных органах лептоклина скорее всего связано с ограниченным потреблением данных кормовых объектов в зимний период, а также использованием МНЖК на поддержание физиологических функций организма, прежде всего связанных с репродукцией. С другой стороны, практически все организмы имеют фермент $\Delta 9$ десатуразу, которая катализирует биосинтез олеиновой кислоты ЖК, 18:1(n-9), из стеариновой ЖК, 18:0. Такая эволюционная конститутивность для живых систем предопределяет особую значимость 18:1(n-9) ЖК как универсальной молекулы (Antonny et al., 2015), которая включается в структуру мембранных ФЛ (в частности, ФХ) и участвует в поддержании основной структуры биологических мембран, а также является источником метаболической энергии. Установлено, что МНЖК энергетических липидов (ТАГ) активнее подвергаются процессам окисления для получения энергии в тканях антарктических рыб, что, прежде всего, связано с их физико-химическими свойствами (Sidell et al., 1995).

К зимнему периоду (январь) в ОЛ гонад установлено повышение (по сравнению с летом) содержания суммарных НЖК (до 35,0% от суммы ЖК) за счет 16:0 и 14:0 ЖК (таблица 13). Присутствие НЖК и МНЖК в организмах любых таксономических групп позволяет рассуждать о их фундаментальной роли в поддержании общего хода обмена веществ в живых системах северных регионов.

Также в этот период, в ОЛ гонад показано снижение суммарных ПНЖК семейства (n-6) (в основном за счет 20:4(n-6) ЖК) и семейства (n-3) (за счет 20:5(n-3), 22:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК). Среди эссенциальных ПНЖК (n-3) семейства наибольшую метаболическую значимость у лептоклина, вероятно, выполняет ЭПК, 20:5(n-3), уровень которой выше в гонадах летом и достоверно ниже зимой. В исследованные сезоны в гонадах содержание и вариации 22:6(n-3) значительно ниже, чем ЭПК. Несмотря на снижение отдельных физиологически значимых ПНЖК в гонадах рыб в зимний период, значение индекса $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК при этом повысилось (до 3,66) по сравнению с таковым у рыб летом (2,49).

Важное значение для выживания личинок имеет оптимальное соотношение отдельных ЖК в липидах определяемое, в основном, ЖК-составом кормовых объектов, а также способностью самого организма модифицировать его в соответствии с условиями среды. Оптимальное соотношение ПНЖК (n-3) и (n-6) семейств, ввиду существования конкурентных взаимоотношений в процессе их метаболизма, и его изменение считается одним из важнейших критериев оценки состояния организма и его тканевых и органных систем наряду с анализом содержания отдельных ЖК (Yodum et al., 2000). В литературе имеются сведения о тесной корреляции в содержании ЭПК и ДГК в липидах половых продуктов производителей и выживаемостью развивающейся икры и личинок рыб (Kaitaranta, Linko, 1984; Шульман, 2001; Tocher, 1995). Показано также, что ДГК и арахидоновая ЖК, 20:4(n-6), играют значимую роль в регуляции активности нервных клеток, в формировании зрительной системы у рыб: при их дефиците наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях, наблюдается образование катаракты при искусственном выращивании лососевых рыб (Navarro, Sargent, 1992; Тойвонен и др., 1995; Bell et al., 1995; Chyb et al., 1999; Hwang, 2000). Также отмечено снижение процента выхода личинок из яйцевых оболочек, их аномальное развитие и высокая смертность (Sargent et al, 1995). Известно, что степень ненасыщенности мембранных липидов влияет на функционирование белка родопсина. Так, ДГК в составе ФЛ участвует в регуляции сигналинга G-белков зрительной системы (Salem et al., 2005). Таким образом, снижение эссенциальных ПНЖК в гонадах самок пятнистого лептоклина может косвенно свидетельствовать о неблагоприятном развитии половых продуктов у рыб, обитающих в акватории Конгс-фьорда, в зимний период. В пользу данного предположения может свидетельствовать сравнение ЖК-спектра ОЛ гонад *L. maculatus*, акватории Конгс-

фьорда, с таковым у рыб, имеющих зрелые гонады, населяющих залив Ис-фьорд в осенний сезон (октябрь).

Установлена общая тенденция доминирования МНЖК (по сравнению с НЖК и ПНЖК) у половозрелых самок в печени, мышцах и гонадах из залива Ис-фьорд, среди которых выделяются 18:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-7) ЖК и в большей степени преобладают в печени (таблица 14).

Таблица 14 – Содержание отдельных жирных кислот (% от суммы ЖК) в мышцах, печени и ♀ гонадах самок пятнистого лептоклена *L. maculatus* из фьорда Ис-фьорд в осенний сезон

Ткань/Орган	Мышцы	Печень	♀ Гонады
Кол-во проб	5	10	5
14:0	2,28±0,52 ^A	2,38±0,15 ^A	2,91±0,07 ^B
16:0	15,71±0,61 ^A	11,68±0,28 ^B	14,97±0,16 ^A
18:0	4,50±0,19 ^A	3,86±0,12 ^B	3,26±0,06 ^C
20:0	0,64±0,11 ^A	0,29±0,03 ^B	0,34±0,08 ^B
∑НЖК	25,35±1,10 ^A	20,18±0,42 ^B	23,45±0,25 ^A
16:1(n-7)	11,02±1,30 ^A	18,79±0,62 ^B	20,03±0,73 ^B
18:1(n-9)	12,45±1,08 ^A	27,69±1,35 ^B	14,43±0,74 ^A
18:1(n-7)	6,32±0,26 ^A	6,79±0,19 ^A	7,35±0,30 ^A
20:1(n-11)	0,78±0,12 ^A	0,56±0,06 ^B	0,81±0,08 ^A
20:1(n-9)	2,12±0,71 ^A	1,41±0,08 ^A	1,24±0,14 ^A
22:1(n-11)	1,91±1,23 ^A	0,42±0,05 ^A	0,70±0,27 ^A
22:1(n-9)	0,65±0,20 ^A	0,31±0,01 ^B	0,38±0,08 ^A
∑МНЖК	42,70±4,09 ^A	61,21±1,26 ^B	51,95±1,50 ^C
18:2(n-6)	0,55±0,02 ^A	0,39±0,03 ^B	0,60±0,06 ^A
20:4(n-6)	2,07±0,36 ^A	1,39±0,13 ^B	1,50±0,19 ^C
∑(n-6) ПНЖК	4,65±0,51 ^A	3,45±0,21 ^B	3,34±0,16 ^B
18:3(n-3)	0,42±0,05 ^A	0,27±0,01 ^B	0,43±0,05 ^A
18:4(n-3)	0,71±0,11 ^A	0,67±0,08 ^A	1,43±0,22 ^B
20:5(n-3)	13,94±1,69 ^A	8,00±0,57 ^B	11,24±1,00 ^A
22:5(n-3)	2,79±0,24 ^A	1,58±0,10 ^B	2,15±0,05 ^C
22:6(n-3)	8,36±1,31 ^A	3,57±0,31 ^B	5,16±0,61 ^C
∑(n-3) ПНЖК	26,21±3,01 ^A	14,09±0,93 ^B	20,41±1,74 ^C
∑(n-3)/∑(n-6) ПНЖК	5,64±0,87 ^A	4,08±0,22 ^B	6,11±0,78 ^C

Примечание – Данные представлены в виде $M \pm m$. Значения в таблице в одной строке с разными надстрочными буквами достоверно ($p \leq 0,05$) отличаются друг от друга по содержанию в разных органах, значения в таблице в одной строке с одинаковыми надстрочными буква недостоверно ($p > 0,05$) отличаются друг от друга по содержанию в разных тканях.

Эти ЖК являются маркерными для некоторых видов донных организмов (амфиподы, декаподы, полихеты), к которым они переходят по пищевой цепи от бактерий и фитопланктона (Sargent, Falk-Petersen, 1981) и являются основным источником питания донного лептоплина. Кроме того, бактерии в придонных пищевых цепях продуценты 18:1(n-9), 18:1(n-7) МНЖК за счет элонгации 16:1(n-7) ЖК (Латышев и др., 2001). Ранее было показано, что у морских холодноводных рыб в мышцах, жабрах и печени уровень МНЖК возрастал с глубиной, что связано с низкими температурами и понижением давления, механизм действия этих факторов на состояние клеточных мембран сходен (Velansky, Kostetsky, 2008). Установлено, что 18:1 МНЖК являются наиболее важными при температурных и глубинных адаптациях холодноводных рыб (Лапин, Шатуновский, 1981). Мы предполагаем, что на уровень МНЖК у придонного лептоплина оказывают влияние также и другие факторы: фотопериод, особенности газового режима, соленость, питание донными организмами. Незначительное количество специфических 20:1(n-9), 22:1(n-11) МНЖК – биомаркеры копепод, указывает на незначительную долю зоопланктона в рационе половозрелых особей. Ранее нами было показано наличие значительного уровня этих ЖК у молоди лептоплина (Мурзина, 2010).

По количественному содержанию суммарные ПНЖК занимают второе после МНЖК место в органах лептоплина, при этом в мышцах преобладают (по сравнению с гонадами и печенью) ЖК семейств (n-3) и (n-6). Среди (n-3) ПНЖК основными были ЭПК и ДГК, а в семействе (n-6) ПНЖК – 20:4(n-6), которые являются для морских гидробионтов эссенциальными и поступают с пищей (Забелинский и др., 1995; Arts, Kohler, 2009). Эти ПНЖК, как и их предшественники 18:2(n-6), 18:3(n-3) ЖК, синтезируются первичными продуцентами (морскими водорослями) и далее по пищевым цепям поступают в организм рыб.

Повышенное содержание ДГК в мышцах рыб многие исследователи связывают с увеличением их двигательной активности (Крепс, 1981; Шульман, Яковлева, 1983; Забелинский и др., 1995). Несмотря на свой придонный образ жизни, лептоплинус, предположительно, способен совершать вертикальные миграции (придонное перемещение) для поиска пищи, избегания хищников, нереста, что сопряжено с вариациями этой ЖК в мышцах. Изменения количества ДГК свидетельствуют о ее важной роли в процессах регуляции физико-химического состояния биомембран и функциональной активности мембраносвязанных ферментов (Шульман, Юнева, 1990;

Shulman, Love, 1999). Согласно ряду работ (Рабинович, Рипатти, 1994; Рабинович, 2008), одна из основных функций 22:6(n-3) и других цепей ПНЖК состоит в поддержании необходимых условий для функционирования определенных мембраносвязанных ферментов при изменении внешних и внутренних факторов среды, прежде всего температурных, а также соленостных (Tocher et al., 1995). Нами установлено повышение уровня этой ЖК в мышцах лептоплина в условиях больших глубин и солености (Мурзина, 2010), что коррелирует с данными других авторов (Daikoku et al., 1982; Leray et al., 1984).

При сравнительном исследовании ЖК-профиля органов и тканей самок пятнистого лептоплина из акватории Конгс-фьорд в зимний и летний периоды установлено, что в ОЛ мышц снижена доля суммарных НЖК (за счет 16:0 ЖК) и повышено содержание суммарных ПНЖК за счет семейства (n-3) (в основном ДГК). Следует отметить, что из всех исследованных ЖК спектров органов рыб, как в зимний, так и в летний периоды наибольшая доля ПНЖК (20:4(n-6), 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК) была обнаружена в мышцах.

Содержание НЖК в печени *L. maculatus* составляло 20,2% от суммы ЖК и было достоверно ниже, чем в мышцах и гонадах (25,4% и 23,5%) (таблица 14). Среди них преобладали пальмитиновая и стеариновая – 16:0 и 18:0 ЖК. Известно, что пальмитиновой ЖК принадлежит ключевая роль в метаболизме НЖК у рыб, значительная ее часть элонгируется и десатурируется до более длинноцепочечных ЖК, которые в большей степени используются для биосинтеза ФЛ (Крепс, 1981). Для донных рыб наличие 16:0 ЖК в преобладающих количествах связано не только с синтезом *de novo*, но и с ее накоплением за счет питания донными беспозвоночными (Graeve et al., 1997).

Таким образом, снижение содержания эссенциальных ПНЖК в гонадах *L. maculatus* из залива Конгс-фьорд (зимой) может указывать на потенциально возможное снижение качества оплодотворения и жизнеспособности потомства, однако относительно повышенный индекс (n-3)/(n-6) ПНЖК, а также МНЖК и НЖК в гонадах в зимний период по сравнению с летним, может свидетельствовать о метаболической стратегии, направленной на компенсацию (снижение) биологического эффекта нехватки физиологически значимых ПНЖК за счет изменения качества энергетических характеристик липидов (за счет МНЖК и НЖК). Различия в ЖК-спектре ОЛ гонад рыбы из разных заливов (Конгс-фьорд и Ис-фьорд) могут указывать на последующую разнокачественность молодежи пятнистого лептоплина по липидному статусу, обусловленную различиями качественного и количественного профиля липидов в период

оогенеза, что впоследствии может стать одним из факторов, обеспечивающих различные возможности молоди в освоении и их расселении в акватории Западного Шпицбергена. Выявленные различия в ЖК-спектрах гонад лептоклина из исследованных местообитаний (Ис-фьорд и Конгс-фьорд) связаны скорее всего с разными трофо-экологическими и гидробиологическими условиями.

Исследование ЖК-профиля запасных ТАГ в печени, гонадах и мышцах лептоклина в зимний период показало преобладание в них МНЖК (в пределах 51,0 – 71,46% от суммы ЖК) с более высоким содержанием в печени и гонадах рыб (71,46 и 64,98 % от суммы ЖК), в основном, за счет 16:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК (таблица 15). Включение этих МНЖК в структуру ТАГ определяет их энергетическую ценность, как депо энергии в организме, и в том числе демонстрирует вклад пищевых объектов в поддержании доли отдельных ЖК в составе ТАГ (Юнева и др., 2016; Sargent et al., 2002).

Таблица 15 – Жирнокислотный профиль триацилглицеринов (% суммы ЖК) мышц, печени, гонад пятнистого лептоклина *L. maculatus*, обитающего во фьорде Конгс-фьорд в зимний период

Ткань/Орган	Мышцы	Печень	Гонады
14:0	3,3±0,15	2,34±0,07*	4,06±0,5**
16:0	13,58±0,28	11,23±0,95*	15,85±0,63**
18:0	3,78±0,31	3±0,18	4,07±1,17
20:0	4,71±1,42	1,61±0,21*	2,73±0,61**
24:0	1,13±0,38	0,33±0,06*	0,57±0,1**
ΣНЖК	27,47±2,28	19,11±1,22*	28,47±3,03
16:1(n-7)	12,47±0,91	19,18±0,4*	19,29±5,58*
18:1(n-9)	15,5±0,52	35,41±2,34*	21,67±2**
18:1(n-7)	6,41±0,41	7,98±1,2	8,68±0,66*
18:1(n-5)	0,53±0,06	0,58±0,06	0,61±0,14
20:1(n-11)	1,59±0,14	0,73±0,22*	2,51±0,55**
20:1(n-9)	4,37±0,53	2,34±0,59*	2,92±0,05**
20:1(n-7)	2,86±0,35	1,51±0,29*	4,17±1,06**
22:1(n-11)	3,48±0,42	1,12±0,48*	1,78±0,8*
22:1(n-9)	1,68±0,3	0,86±0,19	0,97±0,11
ΣМНЖК	51±1,95	71,46±1,44*	64,98±1,66**
18:2(n-6)	2,38±0,24	1,18±0,12*	1,29±0,31*
20:4(n-6)	0,58±0,06	0,28±0,16*	0±0*
Σ(n-6) ПНЖК	3,98±0,19	1,89±0,45*	1,5±0,51*
18:3(n-3)	0,14±0,06	0,1±0,06	0,1±0,06
18:4(n-3)	0,75±0,11	0,24±0,13*	0,07±0,07**
20:5(n-3)	5,3±0,62	2,63±1,39*	0,35±0,23**
22:5(n-3)	1,52±0,11	0,58±0,24*	0,24±0,09**
22:6(n-3)	4,37±0,48	0,55±0,19*	0,42±0,02**

Продолжение таблицы 15

$\Sigma(n-3)$ ПНЖК	13±1,21	4,91±2,1*	1,45±0,62**
Σ ПНЖК	21,2±1,02	9,35±2,65*	6,39±1,35**
$\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК	3,36±0,35	2,26±0,75*	0,93±0,09**
16:0/18:1(n-9)	0,89±0,04	0,32±0,01*	0,74±0,04**

Примечание – Данные представлены в виде $M \pm m$. * - значения достоверно ($p \leq 0,05$) отличаются по сравнению с таковым в мышцах, ** - значения достоверно ($p \leq 0,05$) отличается по сравнению с таковым в мышцах и печени.

В мышцах лептоклина содержание суммарных МНЖК в ТАГ составляло 51,0 % от суммы ЖК с доминированием 16:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК. Вторую позицию в ТАГ по содержанию занимали НЖК (в пределах 19,11-40,12% суммы ЖК) с более пониженным содержанием в печени. В ТАГ мышц по сравнению с другими органами установлено более высокое содержание ПНЖК (n-3) семейства (13,2% против 1,45-4,91% от суммы ЖК в других органах) за счет 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК. Также в ТАГ мышц повышен индекс $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК (3,36 против 0,93-2,26 в других органах). В мышцах отмечено повышенное значение индекса 16:0/18:1(n-9) – (0,89 против 0,74 и 0,32, соответственно в гонадах и печени), которое отражает интенсивность обмена липидов.

В мышцах лептоклина накопление липидов в значительной степени связано с необходимостью удовлетворения «собственных» потребностей и поддержания функциональных возможностей, связанных со спецификой движения (например, броски за кормом), осуществлением перемещений, в том числе миграций – горизонтальных и вертикальных, противостояние потоку и многих других. Схожий характер накопления липидов и их роль в организме показаны для трехиглой колюшки (Бахвалова и др., 2018). При этом, качественный и количественный состав липидов мышц демонстрирует их высокую ценность ввиду значительного содержания эссенциальных ПНЖК, как промежуточного звена в перемещении вещества и энергии в форме этих многофункциональных биохимических макромолекул, в том числе физиологически значимых ЖК, к консументам более высоких порядков, которыми, в том числе, являются коммерчески значимые виды рыб. Следует также отметить, что среди эколого-физиологических факторов, влияющих на уровень ПНЖК, и особенно 22:6(n-3), выделяется естественная подвижность рыб. Так, например, содержание 22:6(n-3) ЖК в липидах красных мышц активных самцов горбуши достоверно увеличивается по

сравнению с пассивными особями в период нереста (Юнева и др., 1987). В липидах черноморского шпрота концентрация ПНЖК максимальна в летний период, когда повышается степень естественной подвижности (Юнева и др., 1987). Повышенное содержание ДГК отмечено у тунцов и летучих рыб (до 20,8 % от суммы ЖК), а также в мышцах скумбриевых (Zaboukas et al., 2006), обладающих высокой двигательной активностью.

Имеются сведения о влиянии солености и давления на уровень ДГК у рыб (Daikoku et al., 1982; Leray et al., 1984; Tocher, 1995, 2003). Воздействие давления на спектр ЖК, в основном, испытывают глубоководные рыбы, совершающие вертикальные миграции в толще воды. Предполагают, что высокое содержание (n-3) ПНЖК у морских организмов необходимо для более эффективной осморегуляции клеток в среде с повышенной соленостью (Рипатти и др., 2001). Отмечено (Petursdottir et al., 2008), что долгоживущие рыбы (*Sebastes mentella*) с возрастом накапливают ДГК.

Изучение ЖК-профиля структурных ФЛ в исследуемых тканях и органах лептоклина в зимний период показало высокое содержание и доминирование МНЖК в печени и гонадах рыб (51,06 и 59,48% суммы ЖК), в основном за счет 18:1(n-9) и 16:1(n-7), а также 18:1(n-7) ЖК и с более высокой долей 18:1(n-9) ЖК в печени и гонадах (22,07 и 17,91% суммы ЖК) (таблица 16).

Таблица 16 – Жирнокислотный профиль (% суммы ЖК) фосфолипидов мышц, печени, гонад пятнистого лептоклина *L. maculatus*, обитающего во фьорде Конгс-фьорд в зимний период

Ткань/Орган	Мышцы	Печень	Гонады
14:0	0,97±0,05	2,49±0,23*	4,16±0,59**
16:0	17,88±0,37	13,5±0,33*	18,85±0,14
18:0	6,24±0,28	5,43±0,12*	6,07±1,31
20:0	5,64±0,56	7,19±1,42*	3,13±0,04**
24:0	1,42±0,14	1,47±0,41	0,63±0,01*
ΣНЖК	32,91±0,99	31,05±1,98	34,5±2,16
16:1(n-7)	3,37±0,19	12,67±0,78*	15,19±3,28*
18:1(n-9)	8,95±0,33	22,07±4,22*	17,91±1,06**
18:1(n-7)	5,63±0,28	7,7±0,51*	9,44±0,77**
18:1(n-5)	0,35±0,02	0,75±0,15*	0,67±0,07**
20:1(n-11)	0,27±0,03	0,47±0,02*	2,81±0,44**
20:1(n-9)	1,48±0,13	2,72±1,05*	3,59±0,13**
20:1(n-7)	0,51±0,04	1,2±0,1*	4,79±1,11**
22:1(n-11)	0,52±0,08	0,89±0,43*	1,35±0,16**
22:1(n-9)	0,48±0,08	0,96±0,19*	1,14±0,03**

Продолжение таблицы 16

ΣМНЖК	22,72±0,82	51,06±6,37*	59,48±0,99*
18:2(n-6)	1,08±0,05	0,99±0,11*	0,64±0,2**
20:4(n-6)	3,08±0,19	1,08±0,48*	0,05±0**
Σ (n-6) ПНЖК	5,37±0,29	2,71±0,65*	1,03±0,11**
18:3(n-3)	0,03±0,02	0,04±0	0,07±0
20:5(n-3)	14,87±0,66	4,64±2,36*	0,23±0,23**
22:5(n-3)	2,32±0,18	1,18±0,62*	0,07±0,07**
22:6(n-3)	19,27±1,03	4,64±1,84*	0,51±0,05**
Σ(n-3) ПНЖК	37,23±1,34	11,7±4,97*	1,1±0,38**
ΣПНЖК	44,31±1,35	17,87±5,97*	5,94±1,1**
(n-3)/(n-6)	7,16±0,36	3,8±1,13*	1,03±0,26**
16:0/18:1(n-9)	2,02±0,06	0,65±0,09*	1,06±0,05**

Примечание – Данные представлены в виде $M \pm m$. * - значения достоверно ($p \leq 0,05$) отличаются по сравнению с таковым в мышцах, ** - значения достоверно ($p \leq 0,05$) отличается по сравнению с таковым в мышцах и печени.

Следует отметить присутствие в ФЛ и ТАГ гонад значимой доли минорных ЖК (C20:1 и C22:1, n-7, n-9, n-11 семейств), в пределах от 0,97 до 6,70% от суммы ЖК, в печени их доля ниже (от 0,47 до 2,72 % от суммы ЖК), а в мышцах они, в основном, присутствуют в составе ТАГ (от 1,59 до 4,37% от суммы ЖК) в отличие от ФЛ (от 0,19 до 1,48% от суммы ЖК). Жирные кислоты C20:1 и C22:1 n-7, n-9, n-11 семейств имеют пищевое происхождение и обнаруживаются в организме за счет питания копеподами р. *Calanus*, а количественное различие тех или иных минорных ЖК в них связано с разным жизненным циклом, их видовым разнообразием, условиями жизни (Kattner et al., 1989; Falk-Petersen et al., 1990; Lee et al., 2006; Kattner, Hagen, 2009). Отдельные минорные ЖК 20:1 и 22:1 (например, в составе ТАГ) существенно повышают энергетическую ценность запасных липидов. Другие ЖК (в составе ФЛ гонад), возможно, могут удерживаться в ФЛ яиц и после нереста принимая во внимание, что доля ФЛ в ооцитах лептоклина существенная. Специфический ЖК-состав ФЛ гонад *L. maculatus* объясняется, тем что ФЛ (в частности ФХ) обуславливают основные функции липовителлина, который представляет собой основное резервное вещество яйца, обеспечивающее эмбрионы энергетическими и структурными веществами в процессе эмбрионального и личиночного развития (Лизенко и др., 1983; Нефедова, 1989). В более ранних исследованиях у мойвы, питающейся зоопланктоном, в запасных ТАГ установлена

повышенная доля 20:1 и 22:1 ЖК, которые использовались в процессе формирования гонад, а (n-3) ПНЖК избирательно удерживались в ФЛ яиц (Henderson et al., 1987).

В ФЛ гонад, печени и мышц установлено равное содержание суммарных НЖК (в пределах 31,05 – 34,5% от суммы ЖК), в основном, за счет 16:0, 18:0 и 20:0 ЖК (последняя - в печени и мышцах). В ФЛ мышц пятнистого лептокллина установлена самая высокая доля ПНЖК (n-3) семейства (37,23% от суммы ЖК), в которых доминировали 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК (14,87 и 19,27% от суммы ЖК) по сравнению с таковыми в других органах (в пределах 0,23-6,25% от суммы ЖК). Полученные результаты указывают на необходимость повышенного накопления в мышцах ПНЖК (n-3) семейства (20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК), которые используются в метаболических процессах при низких температурах в зимних условиях. Мембраны различных тканей и органов обладают специфическими потребностями в ПНЖК, которые определяются их функциональными особенностями в определенных условиях среды.

К январю (по сравнению с июлем) наблюдалось снижение доли 16:1(n-7) ЖК в печени, гонадах и мышцах исследованных рыб; повышение 18:1(n-9) и 20:1(n-9) ЖК в печени и мышцах, а также повышение в гонадах – 18:1(n-7), 20:1(n-7) и 22:1(n-9) ЖК. В гонадах и печени к январю установлено снижение ПНЖК семейства (n-3) (20:5(n-3), 22:5(n-3) и 20:4(n-3)) и повышение в гонадах 16:0 и 14:0 ЖК. В зимний период индекс 16:0/18:1n-9 в ФЛ и ТАГ мышц лептокллина был наиболее высоким (2,02 и 0,89, соответственно), что свидетельствует о более активных процессах обмена липидов у них по сравнению с печенью и гонадами (0,65 и 1,06; 0,32 и 0,74, соответственно). Следует отметить, что повышенный индекс 16:0/18:1n-9 в ФЛ мышц положительно коррелирует с высоким уровнем ДГК, которая может влиять на их физиологическую активность (Шульман, Юнева, 1990) при определенных условиях внутренних и внешних факторов.

Таким образом, исследование качественного и количественного ЖК-состава ОЛ в печени, гонадах, жабрах и мышцах у пятнистого лептокллина из залива Конгс-фьорд в зимний период (январь) показало доминирование МНЖК (58,61; 54,68; 43,05 и 39,44% от суммы ЖК, соответственно) в основном 18:1(n-9), 16:1(n-7) ЖК и их более высокое содержание в печени и гонадах. Вторую позицию по содержанию ЖК в исследованных органах рыб занимают НЖК. В гонадах лептокллина по сравнению с печенью и мышцами установлено более высокое содержание НЖК (35,03 и 33,21%; 23,29 и 21,22% от суммы ЖК, соответственно), в основном за счет 16:0 ЖК. Следует отметить в зимний период в

ОЛ мышц рыб высокий уровень суммарных ПНЖК, в основном за счет 20:5(n-3) и 22:6(n-3), (39,24%, 12,96% и 12,82% от суммы ЖК соответственно), а в гонадах установлен самый низкий их уровень (9,98%, 1,55% и 2,26% от суммы ЖК, соответственно). Итак, в зимний период (январь) у половозрелого лептоклена пятнистого установлена общая тенденция доминирования МНЖК в ОЛ, в том числе, в ТАГ печени, гонадах, жабрах и мышцах, основную долю которых составляют 18:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-7) ЖК и с более высокими значениями в печени и гонадах. В последних двух органах в составе ФЛ доминируют МНЖК (18:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-7)). Высокое содержание МНЖК не только в энергетических ТАГ, но и структурных ФЛ органов *L. maculatus*, особенно в зимний период, является одной из специфических особенностей адаптации донных и глубоководных рыб. Показан повышенный уровень и преобладание ПНЖК (20:5(n-3) и 22:6(n-3)) в структурных ФЛ мышц лептоклена по сравнению с печенью и особенно – с гонадами.

Установленные особенности тканевого содержания липидов и их ЖК-компонентов в структуре отдельных классов энергетических и структурных липидов у половозрелого *L. maculatus* в ходе годового цикла определяются их участием в формировании биохимических механизмов адаптивного ответа, направленного на обеспечение выживания и поддержание репродуктивной функции при разном сочетании экологических факторов (в оптимальных пределах) в условиях Арктики, влияющих на пополнение и сохранение вида. Кроме того показана высокая пластичность и разнообразие механизмов с участием липидов в исследованных органах и тканях лептоклена, обеспечивающих устойчивость и одновременно чувствительность данного вида к изменяющимся факторам, чем объясняется высокая приспособительная способность пятнистого лептоклена и его активное расширение и освоение северных границ ареала (в том числе в изменяющихся климатических условиях среды).

3.3. Сравнительное исследование липидного статуса у половозрелых особей пятнистого лептоклина, обитающего в акватории фьорда Ис-фьорд (арх. Шпицберген) и люмпена Фабрициуса из акватории Онежского залива и района Терского берега (басс. Белого моря)

Содержание ОЛ у исследуемых видов рыб семейства Стихеевые, обитающих в акватории залива Ис-фьорд и Белом море, было практически равным (в пределах 11,4 – 11,8 % сухой массы), что с высокой степенью вероятности указывает на их (липидов) генетическую детерминированность (таблица 17).

Таблица 17 – Содержание общих липидов (ОЛ) и отдельных липидных классов (ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС) в % сухой массы у люмпена Фабрициуса *Lumpenus fabricii* из Онежского залива и Терского берега Белого моря и пятнистого лептоклина *L. maculatus* из Ис-фьорда, северо-западный Шпицберген

Вид рыбы/Акватория	Пятнистый лептоклин, Ис-фьорд	Люмпен Фабрициуса, Терский берег	Люмпен Фабрициуса, Онежский залив, р. Летняя Золотица
Кол-во проб	15	21	14
ОЛ	11,6±1,3	11,41±0,54	11,78±1,42
ФЛ	4,7±0,9	4,42±0,20 ^О	6,83±0,97 ^Т
ТАГ	2,1±0,6	5,78±0,34 ^Ш	2,53±0,52 ^{ШТ}
ЭХС	1,2±0,3	0,28±0,03 ^Ш	0,71±0,12 ^{ШТ}
ХС	3,6±1,2	0,94±0,10 ^Ш	1,72±0,39 ^{ШТ}
ХС/ФЛ	0,76±0,02	0,22±0,02 ^Ш	0,30±0,08 ^{ШТ}

Примечание – Надстрочные цифры над средним значением показателя показывают достоверность отличий ($p \leq 0,05$): ^Ш – значение достоверно отличается от такового у лептоклина из Ис-фьорда (Шпицберген), ^Т – у люмпена из Терского берега, ^О – у люмпена из Онежского залива.

Более высокое содержание суммарных ФЛ (6,8 % сухой массы) за счет ФИ, ФС, ЛФХ, было отмечено у люмпена Фабрициуса из Онежского залива Белого моря по сравнению с арктическим лептоклином и люмпеном из района Терского берега Белого моря (4,7 и 4,4% сухой массы соответственно) (таблица 17, 18). Количество основных мембранных ФЛ – ФХ и ФЭА было выше у лептоклина из Ис-фьорда и люмпена из Онежского залива, чем у люмпена из района Терского берега моря. Содержание

минорного СФМ и показателя ФХ/ФЭА у люмпена из двух мест Белого моря была равной и значительно превосходила таковую у лептоклина северо-западного Шпицбергена. Различие в содержании СФМ у исследуемых видов рыб семейства Стихеевые, обитающих в различающихся местообитаниях (широтный аспект), возможно отражает филогенетические различия исследуемых видов. Более низкий уровень СФМ и показателя ФХ/ФЭА у арктического лептоклина можно рассматривать как специфическую особенность формирования эколого-биохимических механизмов адаптаций на уровне липидного метаболизма в условиях низких температур (0°C).

Таблица 18 – Содержание общих ФЛ и их отдельных классов (% сухой массы) у люмпена Фабрициуса *L. fabricii* из Онежского залива и Терского берега Белого моря и пятнистого лептоклина *L. maculatus* из Ис-фьорда, северо-западный Шпицберген

Вид рыбы/Акватория	Пятнистый лептоклин, Ис-фьорд	Люмпен Фабрициуса, Терский берег, Бассейн Белого моря	Люмпен Фабрициуса, Онежский залив, Летняя Золотица
Кол-во проб	11	21	14
ФЛ:	4,7±0,9	4,4±0,2 ^О	6,8±0,9 ^Т
ФИ	0,08±0,0	0,03±0,0 ^О	0,2±0,0 ^Т
ФС	0,05±0,0 ^О	0,04±0,0 ^О	0,1±0,0 ^{ТШ}
ФЭА	0,8±0,2 ^Т	0,4±0,02 ^{ОШ}	0,7±0,2 ^Т
ФХ	3,5±0,6 ^Т	2,4±0,1 ^{ОШ}	4,2±0,7 ^Т
ЛФХ	0,05±0,0 ^{ТО}	0,9±0,0 ^{ОШ}	1,3±0,2 ^{ТШ}
СФМ	0,03±0,0 ^{ТО}	0,2±0,0 ^Ш	0,2±0,0 ^Ш

Примечание – Надстрочные цифры над средним значением показателя показывают достоверность отличий ($p \leq 0,05$): Ш – значение достоверно отличается от такового у лептоклина из Ис-фьорда (Шпицберген), Т – у люмпена из Терского берега, О – у люмпена из Онежского залива.

Известно, что при температурных адаптациях показатель ФХ/ФЭА снижается, уровень ненасыщенности ФЭА за счет ЖК-компонентов повышается, в результате чего физико-химические свойства мембраны и ее структура «перестраиваются» для сохранения оптимальной работы всех мембраносвязанных ферментов (Chapelle et al., 1982; Hazel, Carpenter, 1985; Hochachka, Somero, 2002). Количественные вариации ФЛ (главным образом, ФЭА, ФС и ФИ) и их ЖК поддерживают и обеспечивают оптимальную вязкость мембран, с этим свойством связаны процессы приспособления к

изменяющимся температурным условиям (Cossins, Prosser, 1978; Сидоров, 1983; Brooks et al., 2002; Arts et al., 2009). Биохимические механизмы поддержания структуры мембраны при низких температурах реализуются не только за счет количественных вариаций ФЛ в мембране, но за счет способности организма повышать уровень ненасыщенности с участием МНЖК и ПНЖК, а также модификациях ЖК и их соотношений в ФЛ молекуле.

Повышенный уровень суммарных ФЛ за счет ФИ, ФС и ЛФХ у люмпена Фабрициуса из Онежского залива Белого моря по сравнению с таковым из района Терского берега моря и пятнистым лептоклином из Ис-фьорда может быть связан с изменением микровязкости и ионной проницаемости биомембран в ответ на различающиеся условия обитания (температура, соленость и давление). Известно, что ФИ и его метаболиты являются посредниками разнообразных сигнальных путей, запускающих и регулирующих такие клеточные процессы, как внутриклеточный обмен кальция, адаптацию к среде и другие (Cahu et al., 2003; Tocher et al., 2008; Sandel et al., 2010). Повышение ФС, одного из ненасыщенных ФЛ индуцирует активность мембранных ферментов, например комплекса Na^+, K^+ -АТФ-азы, связанного с осморегуляцией (Kaplan, 2002; Naviv et al., 2013). Количественные вариации с более ненасыщенными ФЛ – ФЭА, ФС и ФИ обеспечивают и поддерживают необходимую «жидкость» мембран при изменяющихся температурных условиях (Cossins, Prosser, 1978; Сидоров, 1983; Tocher et al., 1995; Arts et al., 2009). Нами было показано (Мурзина, 2010), что в летний период содержание отдельных ФЛ (в частности, ФИ) и ЖК различалось у молодежи и половозрелых особей *L. maculatus* из разных биотопов северо-западного Шпицбергена, отличающихся соленостью и температурой, что указывает на включение данных липидов и ЖК в компенсаторные механизмы адаптации.

Таким образом, в зависимости от вида и места обитания рыб выявлена разнокачественность по липидным спектрам: люмпен Фабрициуса из двух мест Белого моря (район Терского Берега и Онежский залив) отличался более высоким уровнем СФМ по сравнению с пятнистым лептоклином из Ис-фьорда; уровень общих ФЛ, в том числе ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ, был выше у люмпена Фабрициуса из Онежского залива по сравнению с таковыми у лептоклина из района Терского берега. Установленные различия у люмпена Фабрициуса из двух мест Белого моря, в основном, связаны с разными трофо-экологическими и гидрологическими условиями обитания, а различия у двух видов рыб

из акватории Шпицбергена и Белого моря предполагает существование у них особенностей генетически детерминированных процессов биосинтеза и модификации отдельных ФЛ.

Исследование ЖК-спектров ОЛ у пятнистого лептокллина, обитающего в водах северо-западного Шпицбергена (Ис-фьорд) и люмпена Фабрициуса из двух мест Белого моря показал доминирование МНЖК (от 38,8% до 42,7 % суммы ЖК). Высокий уровень МНЖК является специфической особенностью ЖК-состава гидробионтов высоких широт, обитающих в условиях низких температур (таблица 19).

Таблица 19 – Содержание отдельных жирных кислот (% суммы ЖК) у люмпена Фабрициуса *L. fabricii* из Онежского залива и Терского берега Белого моря и пятнистого лептокллина *L. maculatus* из Ис-фьорда, северо-западный Шпицберген

Вид рыбы/Акватория	Пятнистый лептоклин, Ис-фьорд	Люмпен Фабрициуса, Терский берег, Бассейн Белого моря	Люмпен Фабрициуса, Онежский залив, Летняя Золотица
14:0	2,28±0,52 ^{TO}	2,95±0,09 ^{ШO}	3,77±0,26 ^{ШT}
16:0	15,71±0,61	15,17±0,21	15,00±1,92
18:0	4,50±0,19 ^{TO}	6,45±0,24 ^{ШO}	3,50±0,16 ^{ШT}
∑НЖК	25,35±1,10 ^T	27,34±0,39 ^Ш	24,98±2,29
16:1(n-7)	11,02±1,30	9,43±0,32	9,37±0,79
18:1(n-9)	12,45±1,08	11,04±0,43	12,69±2,81
18:1(n-7)	6,32±0,26 ^T	7,68±0,19 ^{ШO}	5,70±0,87 ^T
20:1(n-9)	2,12±0,71	2,02±0,09	2,82±1,15
20:1(n-7)	3,35±0,67 ^T	2,10±0,13 ^Ш	1,72±0,53
22:1(n-11)	1,91±1,23 ^T	0,60±0,08 ^{ШO}	1,43±0,81 ^T
∑МНЖК	42,70±4,09	38,77±0,72	40,34±1,90
18:2(n-6)	0,55±0,02 ^{TO}	1,11±0,04 ^Ш	1,06±0,07 ^Ш
18:3(n-6)	0,41±0,13	0,31±0,02	0,31±0,05
20:4(n-6)	2,07±0,36 ^T	3,34±0,15 ^Ш	2,83±0,83
∑(n-6) ПНЖК	4,65±0,51 ^T	7,31±0,18 ^Ш	6,38±1,31
18:3(n-3)	0,42±0,05	0,41±0,02	0,55±0,17
20:5(n-3)	13,94±1,69 ^T	11,15±0,37 ^Ш	11,53±0,87
22:5(n-3)	2,79±0,24 ^{TO}	1,63±0,05 ^Ш	1,38±0,29 ^Ш
22:6(n-3)	8,36±1,31	8,11±0,28	9,32±0,91
∑(n-3) ПНЖК	26,21±3,01	23,62±0,6	25,19±0,54
∑ПНЖК	26,21±3,01 ^{TO}	33,89±0,68 ^Ш	34,66±0,82 ^Ш
∑(n-6)/∑(n-3) ПНЖК	0,18±0,02 ^{TO}	0,31±0,01 ^Ш	0,26±0,05 ^Ш
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,77±0,08 ^{TO}	0,36±0,02 ^Ш	0,56±0,22 ^Ш
16:0/18:1(n-9)	1,32±0,16	1,41±0,05	1,24±0,11

Продолжение таблицы 19

Σ МНЖК/ Σ ПНЖК	1,63±0,12	1,14±0,11 ^{III}	1,16±0,11 ^{III}
Σ МНЖК/ Σ НЖК	1,68±0,13	1,42±0,12	1,61±0,14
Σ ПНЖК/ Σ НЖК	1,0±0,05	1,24±0,1 ^{III}	1,4±0,1 ^{III}

Примечание – Надстрочные цифры над средним значением показателя показывают достоверность отличий ($p \leq 0,05$): ^{III} - значение достоверно отличается от такового у лептоклина из Ис-фьорда (Шпицберген), ^T – у люмпена из Терского берега, ^O – у люмпена из Онежского залива.

Среди МНЖК рыб доминировали 18:1(n-9) и 16:1(n-7) ЖК, уровень которых достоверно не отличался в исследуемых вариантах (таблица 19). Доля другой 18:1(n-7) ЖК была в пределах 5,7 – 7,7% суммы ЖК и достоверно выше у субарктического люмпена из района Терского берега по сравнению с таковым из Онежского залива Белого моря и лептоклином из Ис-фьорда. В придонных биотопах 18:1(n-9), 18:1(n-7) МНЖК могут накапливаться амфиподами, изоподами, декаподами и полихетами, которые передаются по пищевой цепи от бактерий и фитопланктона (Sargent, Falk-Petersen, 1981), а амфиподы, декаподы и полихеты – составляют значимую долю в спектре кормовых объектов для рыб семейства Стихеевые (Андряшев, 1954; Scott, Scott, 1988; Markevich, 2004, собственные наблюдения). Наличие биомаркерных ЖК фитопланктона в организме лептоклина можно связать с вертикальными миграциями, которые показаны для других видов этого семейства (Gordon, Duncan, 1979) и миграциями кормовых организмов в толще воды, а у субарктического люмпена Белого моря – с обитанием на сравнительно небольших глубинах (38 м), где потребление их более доступно. При этом обращает внимание присутствие в липидах исследованных рыб незначительной доли (от 0,60 до 3,35% суммы ЖК) специфических 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК, которые являются биомаркерами зоопланктона. Это связано с незначительным питанием рыб зоопланктоном (*Calanus glacialis*, *C. finmarchicus*), который синтезируют эти кислоты *de novo* (Falk-Petersen et al., 1990; Graeve et al., 2008).

Широкая вариабельность показателя 18:1(n-9)/18:1(n-7) ЖК у пятнистого лептоклина и люмпена Фабрициуса из двух мест Белого моря, возможно, связана с различающейся доступностью и с разнокачественностью кормовых объектов по липидным спектрам.

Известно, что 18:1 ЖК рассматриваются как активные участники молекулярного механизма адаптации холодноводных рыб к температуре и глубине (Лапин, Шатуновский, 1981; Velansky, Kostetsky, 2008; Arts, Kohler, 2009). В литературе имеются сведения о том, что в общем ЖК-составе липидов (особенно, ТАГ или ЭХС и воска) с увеличением глубины обитания рыб повышается относительное содержание 18:1 ЖК и соотношение МНЖК/ПНЖК (Лапин, Шатуновский, 1981). Нами установлено, что у пятнистого лептоплина, обитающего при температуре 0°C, на глубине до 206 м, показатель МНЖК/ПНЖК в ОЛ был выше, чем у люмпена из двух мест обитания Белого моря (+5,9-+6,7°C, на глубине до 38 м). Изменение жидкостности биомембраны у арктического лептоплина достигается одним из основных и общих для многих гидробионтов биохимических механизмов (Юнева и др., 2014) – регуляцией количества МНЖК и НЖК, их соотношением в ответ на флуктуации температуры. Известно, что большое значение при адаптации рыб к меняющимся условиям среды имеет оптимальное соотношение ЖК-радикалов в липидах определяемое, в основном, как ЖК-составом кормов, так и способностью самого организма модифицировать его в определенных условиях. Особую роль при этом играет соотношение насыщенных и ненасыщенных ЖК, определяющих такое фундаментальное свойство биомембраны как жидкостность, обеспечивающей нормальный ход обменных процессов в клетке, и которые различались у исследованных рыб (таблица 19).

Соотношение 16:0/18:1(n-9) ЖК, которое составляло 1,26; 1,37; 1,18, соответственно у лептоплина из Ис-фьорда, люмпена из района Терского берега и Онежского залива Белого моря, указывают на интенсивность обмена липидов.

У двух видов семейства Стихеевые выявлены различия в метаболизме ПНЖК. Лептоплин из Ис-фьорда отличался пониженным содержанием ПНЖК (26,2% от суммы ЖК) по сравнению с люмпеном из двух мест обитания Белого моря (33,9 – 34,7% от суммы ЖК). Выявленное различие связано с более низким уровнем ПНЖК семейства (n-6) за счет линолевой ЖК, 18:2(n-6), поступающей с пищей, и метаболически связанной с ней 20:4(n-6) ЖК у арктического лептоплина. Возможно, одной из основных причин возникновения различий является разный видовой спектр кормовых объектов и их соотношение. Среди прочих экологических факторов качественный состав пищи является ведущим, определяющим содержание ПНЖК в тканях большинства рыб (Лапин, Шатуновский, 1981; Гладышев и др., 2012; Калачева и др., 2013; Юнева и др., 2016).

Пониженное содержание 18:2(n-6) ЖК у арктического лептоклина по сравнению с субарктическим люмпеном с одной стороны, но одинаковый уровень ее метаболита 20:4(n-6) ЖК (с люмпеном из Онежского залива Белого моря) с другой стороны, указывает на низкую активность у люмпена линолеил-СОА-десатуразы, играющей ключевую роль в превращении 18:2(n-6) ЖК в 20:4(n-6) ЖК (Bell et al., 2003). Исследованные представители семейства Стихеевые из разных мест обитания не отличались уровнем суммарных ПНЖК семейства (n-3), однако содержание 22:5(n-3) ЖК было достоверно ($p \leq 0,05$) выше у лептоклина из залива Ис-фьорд.

Содержание НЖК у исследованных видов семейства Стихеевые было в пределах 25,0–27,3% от суммы ЖК с небольшим, но достоверным ($p \leq 0,05$) доминированием 18:0 ЖК у люмпена из района Терского берега Белого моря. Наиболее представительной в количественном отношении из НЖК была 16:0 ЖК, которая составляла 15,0–15,7% от суммы ЖК и достоверно не отличалась в исследуемых вариантах рыб.

Итак, экологические условия разных регионов обитания (Арктика, Субарктика, широтный аспект) пятнистого лептоклина и люмпена Фабрициуса не влияют на уровень суммарных МНЖК, однако установлено варьирование количества отдельных ЖК: 18:1(n-7), 20:1(n-7), 22:1(n-11). Видоспецифичность рыб семейства Стихеевые определяет степень ненасыщенности: в липидах пятнистого лептоклина установлено пониженное содержание суммарных ПНЖК за счет 18:2(n-6) и 20:4(n-6), при этом уровень минорной 22:5(n-3) ЖК был статистически выше; понижен индекс $\sum \text{ПНЖК} / \sum \text{НЖК}$, в то время как $\sum \text{МНЖК} / \sum \text{ПНЖК}$ – повышен. Выявленные различия в липидных спектрах (общие ФЛ и их классы, ЖК) исследованных видов рыб из семейства Стихеевые могут быть связаны с особенностями у них генетически детерминированных процессов биосинтеза и модификации отдельных ФЛ и ЖК, а также, возможно, с экологическими факторами (температура, соленость, трофические условия). Полученные результаты сходства и различий в уровне тех или иных липидов и ЖК у видов семейства Стихеевые из арктического и субарктического регионов позволяют рассматривать их как пример эволюционных (генетически детерминированных) и экологических (обусловленных изменением факторов среды обитания) биохимических адаптаций у рыб северных морей.

3.4. Паразитофауна половозрелых особей пятнистого лептоклина, обитающего в акватории о. Западный Шпицберген

Данные о паразитах *L. maculatus* достаточно фрагментарны (Odhner, 1905; Shults, Frost, 1988; McClelland, Martell, 2001), однако известно, что гельминты рыб, обладающие сложным циклом развития, являются индикаторами трофических цепей и нередко используются для изучения особенностей пищевого рациона своих хозяев (Dogiel, 1961; Williams et al., 1992; Knudsen et al., 2008; Münster et al., 2015). Паразиты были обнаружены только у взрослых рыб ведущих придонный образ жизни (таблица 20).

Таблица 20 – Таксономические группы и виды паразитов, обнаруженных у половозрелых особей пятнистого лептоклина *L. maculatus*

Паразиты	Локализация	Встречаемость (%)	Интенсивность заражения (экз.)	Средняя численность (экз.)
<i>Scyphidia</i> sp.	жабры	12	–	–
<i>Anisakis</i> sp.	печень и мезентерий	12	1–2	1,3
<i>Pseudoterranova</i> sp.	мезентерий	8	1	1
<i>Anisakidae</i> gen. sp.	печень и мезентерий	20	1–2	1,2
<i>Neophasis</i> sp. (метацеркарии)	мышцы	64	1–74	17,9
<i>Helicometra insolita</i>	кишечник	48	1–14	4,2
<i>Diphyllobothriidae</i> gen. sp. (плероцеркоиды)	Стенка желудка	20	1–17	6,6

Состояние фиксированных образцов рыб позволяло провести определение паразитов вплоть до рода или вида только для ресничных инфузорий *Scyphidia* sp., половозрелых трематод *Helicometra insolita* (Polyansky, 1955), инцистированных метацеркариев *Neophasis* sp., некоторых ювенильных экземпляров анизакидных нематод *Anisakis* sp. и *Pseudoterranova* sp.

Обнаруженные плероцеркоиды *Diphyllobothriidae* gen. sp. и личинки анизакид *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) ранее были известны для *L. maculatus*, выловленного в Беринговом море (Shults, Frost, 1988) и в северо-западной Атлантике (McClelland, Martell, 2001). Остальные виды паразитов были зарегистрированы у

лептоклина впервые, хотя данные о встречаемости трематод *H. insolita* известны по находкам у других представителей стихеевых рыб (Полянский, 1955).

Сидячие инфузории *Scyphidia* spp. имеют прямой цикл развития и заражение рыб происходит при оседании на жабрах подвижных стадий размножения (бродяжки) (Lom et al., 1992).

Механизм заражения рыб церкариями *Neophasis* spp. не исследован (Bray, Gibson, 1991). Первыми промежуточными хозяевами трематод рода *Neophasis* являются переднежаберные моллюски, а окончательными хозяевами являются морские рыбы (Bray, Gibson, 1991). В водах близких к акватории Шпицбергена, были найдены два вида рода *Neophasis* spp. – *Neophasis oculatus* (Levinsen 1881) и *Neophasis anarrhichae* (Nicoll 1909) (Полянский 1955; Карасев, 2003; Bray, Gibson, 1991). Относительно особенностей жизненного цикла рода *Helicometra* установлено, что декаподы и амфиподы являются вторыми промежуточными хозяевами этих трематод (Blend, Dronen 2015). Таким образом, пятнистый лептоклин заражается *H. insolita* при питании этими видами донных ракообразных.

Согласно традиционному взгляду на жизненный цикл анизакидных нематод, развитие паразита в яйце заканчивается формированием личинки II стадии (Kanasawa, 1997). Она высвобождается из яйцевой оболочки, и попадает в морскую воду. Дальнейшее развитие паразита становится возможным, если такую личинку заглатывает промежуточный хозяин – в роли которого выступают морские ракообразные, причем как низших, так и эволюционно продвинутых групп, в организме которых личинка совершает еще одну линьку, превращаясь в личинку III стадии – инвазионную для окончательного хозяина. В соответствии с данной схемой, рыбы и хищные беспозвоночные составляют паратеническое звено в циркуляции этих паразитов, способствуя передаче личинок окончательному хозяину. Однако существует альтернативный взгляд на роль планктонных рачков в цикле развития анизакид, базирующийся на результатах исследований М. Койе (Køie et al., 1995). По данным этого автора, под защитой яйцевой оболочки личинка анизакидных нематод совершает две линьки и переходит в состояние личинки III стадии. Другая группа исследователей считают данную концепцию ошибочной (Вальтер, 1998). В то же время, недавние исследования подтвердили данные М. Койе, по крайней мере, применительно к анизакидам, паразитирующим у птиц. В таком случае, ракообразные, заглатывающие III стадии личинок выступают в качестве

паратенических хозяев первого уровня (Klimpel et al., 2011; Gregori et al., 2015), а рыбы и крупные беспозвоночные, питающиеся планктонными рачками, являются для личинок анизакид III стадии паратеническим хозяином более высокого порядка. Жизненный цикл представителей родов *Anisakis* and *Pseudoterranova* завершается в морских млекопитающих – китообразных и ластоногих (Abollo et al., 1998; Klimpel, Palm, 2011).

Жизненный цикл морских дифиллоботриид также осуществляется с участием китообразных и ластоногих в роли окончательного хозяина. Заражение мирных рыб личинками этих паразитов происходит при питании планктонными ракообразными (Delyamure et al., 1985).

Пятнистый лептоклин рассматривается как один из пищевых объектов рациона хищных рыб, морских млекопитающих и птиц, кроме того, этот вид рыбы (особенно молодь) играет важную роль в передаче вещества и энергии (в форме липидов) от зоопланктона р. *Calanus*. на более высокие трофические уровни (Пеккоева и др., 2017а; Meyer Ottesen et al., 2014). Зараженность личиночными формами гельминтов (личинки анизакид, метацеркарии трематод и плероцеркоиды дифиллоботриид) определяет *L. maculatus* как экологический маркер горизонтальных (между параксенными хозяевами) и вертикальных (между метаксенными хозяевами) потоках энергии в арктических водах, функционирование которых демонстрируется видовым разнообразием паразитов. Наблюдаемое заражение половозрелых особей лептоклина анизакидными нематодами, дифиллоботриидными плероцеркоидами и трематодами *H. insolita* подтверждает важную роль ракообразных в его рационе. Встречаемость личинок анизакидных нематод, метацеркариев *Neophasis* sp. и дифиллоботриидных плероцеркоидов являются свидетельством участия *L. maculatus* в рационе хищных рыб и морских млекопитающих указывает на то, что пятнистый лептоклин является ключевым видом в циркуляции гельминтозов рыб, птиц и морских млекопитающих в полярных морских экосистемах.

Суммируя полученные результаты по сезонной динамике липидов и ЖК у половозрелых особей лептоклина, которые позволяют в том числе оценить его место и роль как пищевого звена в трофических цепях Арктики, а также располагая данными о паразитофауне половозрелых особей, схема пищевых взаимоотношений с участием *L. maculatus* может быть представлена следующим образом (рисунок 30).

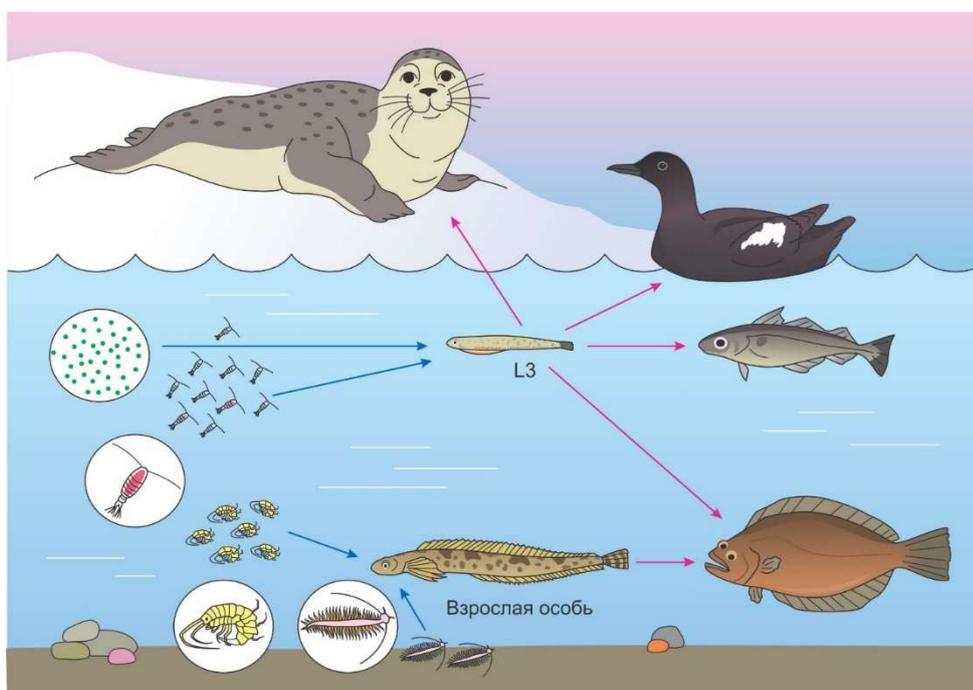


Рисунок 30 – Пищевые взаимоотношения с участием пелагической молоди (L3 стадия развития) и придонных половозрелых особей пятнистого лептоклина в Арктике.

Объектами питания придонного лептоклина являются амфиподы, полихеты, а также копеподы, для пелагического молоди – фито- и преимущественно зоопланктон. Молодь является объектом питания для тихоокеанских чистиков (*Cerpphus columba*) и рыб семейства тресковые; взрослые особи объекты питания для рыб семейства камбаловые (например, для *Hippoglossoides platessoides*)

3.5. Сезонная динамика липидов и их жирнокислотных компонентов у пелагической молодежи пятнистого лептоклина из залива Конгс-фьорд (о. Западный Шпицберген)

Установлена сезонная динамика содержания ОЛ в мышцах и липидном мешке пелагической молодежи (L3 стадия развития) пятнистого лептоклина из залива Конгс-фьорд в весенний, летний и зимний периоды. Наименьший уровень ОЛ обнаружен в мышцах молодежи в зимний и весенний периоды (13,93% и 13,35% сухой массы соответственно, различия не достоверны), а в летний период, их содержание в мышцах было достоверно больше – 27,95 % сухой массы. Иной характер изменений ОЛ показан для липидного мешка: достоверное повышение их содержания происходит от лета к зиме – 64,43% и 75,97%, а к весне ОЛ снижаются до 46,96% сухой массы (таблица 21).

Таблица 21 – Сезонная динамика общих липидов и их отдельных классов (% сухой массы; % суммы ФЛ для индивидуальных классов ФЛ) у молодежи (L3 стадия развития) пятнистого лептоплина из залива Конгс-фьорд (о. Западный Шпицберген)

Сезон	Летний период (конец июля-начало августа)		Зимний период* (январь)		Весенний период (апрель)	
	мышцы	липидный мешок	мышцы	липидный мешок	мышцы	липидный мешок
Кол-во проб	15	15	40	40	12	12
ОЛ	27,95±3,00 ^b	64,43±2,14 ^a	13,93±0,54 ^a	75,97±2,79 ^b	13,35±0,44 ^a	46,95±2,89 ^c
ТАГ	12,66±1,83 ^a	58,31±3,07 ^a	2,35±0,21 ^b	68,75±2,47 ^b	6,13±0,9 ^c	28,06±1,25 ^c
ЭХС+воска	1,74±0,36 ^a	0	0,93±0,10 ^b	2,96±0,42	1,67±0,24 ^c	2,59±1,0
ФЛ:	9,58±1,35 ^a	6,08±1,67 ^a	7,17±0,31 ^b	0,84±0,31 ^b	2,46±0,31 ^c	6,27±1,25 ^c
ФИ	2,34±1,02 ^a	1,09±0,14 ^a	3,76±0,19 ^a	2,44±0,62 ^b	3,00±0,22 ^a	2,34±0,45 ^b
ФС	1,00±0,11 ^a	1,99±0,12 ^a	3,43±0,18 ^b	3,32±0,19 ^b	3,11±0,15 ^b	1,15±0,44 ^c
ФЭА	20,02±1,78 ^a	18,13±1,25 ^a	26,73±0,76 ^b	22,166±1,02 ^b	24,56±0,98 ^c	20,13±1,35 ^c
ФХ	74,47±2,65 ^a	75,22±2,14 ^a	64,46±1,07 ^b	68,15±1,51 ^b	62,34±2,0 ^b	66,23±2,0 ^c
ЛФХ	0,26±0,07 ^a	0,77±0,17 ^a	0,13±0,02 ^b	0,88±0,15 ^b	0,18±0,09 ^b	0,98±0,77 ^b
СФМ	0,39±0,03 ^a	0,49±0,08 ^a	1,46±0,07 ^b	2,53±0,47 ^b	1,03±0,09 ^c	2,03±0,24 ^b
ХС	3,96±1,15 ^a	0 ^a	3,48±0,18 ^a	3,42±0,35 ^b	3,1±0,1 ^a	10,03±2,5 ^c
ХС/ФЛ	0,41±0,1 ^a	0 ^a	0,49±0,2 ^b	4,07±1,15 ^b	1,26±0,1 ^c	1,60±0,78 ^c

Примечание – При сравнении значений в однотипной ткани разные надстрочные буквы указывают на достоверные ($p \leq 0,05$) отличия;

* - значения приведены согласно данным Пеккоевой С.Н. (2018).

Таким образом, липидный мешок представляет собой орган депонирования липидов, обеспечивающий поддержание жизнеспособности и устойчивости пелагической молоди к обитанию в специфических условиях северных акваторий Шпицбергена, включая продолжительный период перезимовки. Подтверждением этого является существенное снижение ОЛ в липидном мешке к весне.

Накопление липидов пелагической молодью происходит в летний, наиболее продуктивный, но короткий по продолжительности период в Арктике. Типично пелагическая молодь пятнистого лептоклина L3 стадии является зоопланктофагом, «нагуливается» летом за счет питания высокоэнергетической пищей – представителями копепод, наиболее массовыми из которых являются *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*. Эти копеподы составляют основную долю кормовых объектов для молоди лептоклина данной стадии развития (Мурзина, 2010; Пеккоева и др., 2017а, 2018) (рисунок 31).

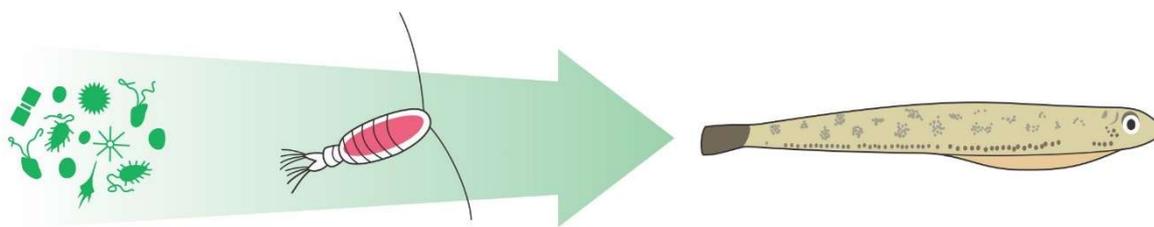


Рисунок 31 – Условная схема пищевых взаимоотношений от фитопланктона к зоопланктону и далее к молоди пятнистого лептоклина (L3 стадия развития)

Известно (Берченко, 2009), что копеподы составляют более 60% от общего количества видов сообщества зоопланктона Западного Шпицбергена, среди которых доминируют бореальный океанический *C. finmarchicus*, арктический, неритический *C. glacialis*, аркто-бореальный *Pseudocalanus* sp., космополит *Oithona similis*, арктический, батипелагический *Metridia longa*, океанический холодноводный *Microcalanus* sp., арктико-бореальный, неритический *Acartia longitermis*. Показано, что *C. finmarchicus* в значительном количестве представлен в Конгс-фьорде (Берченко, 2009) в виду особенностей гидробиологических характеристик этого фьорда. Вероятно, как и для некоторых гидробионтов Арктики (например, для зоопланктона), характеризующихся накоплением липидов в теле или особых образованиях, депонирование определенного количества липидов является «залогом» успешной перезимовки, а также обеспечивает

такие энергозатратные процессы как рост и развитие личинок и молоди, процессы метаморфоза. Кроме того, накопление ОЛ в липидном мешке молоди обеспечивает их плавучесть и «удержание» в пелагиали. Мышцы молоди лептоклина накапливают и используют ОЛ для поддержания исключительно их функциональной нагрузки.

В мышцах молоди лептоклина к зиме существенно снижается содержание энергетических липидов ТАГ, ЭХС и восков, а также мембранных липидов в форме ФЛ по сравнению с таковым у рыб в летний период (2,35% и 0,93%, 7,17% сухой массы против 12,66% и 1,74%, 9,58%, соответственно) (таблица 21). Весной уровень ТАГ у молоди достоверно повышается по сравнению с зимним периодом (6,13% против 2,35% сухой массы), однако этот уровень ниже, чем у рыб в летний период (12,66% сухой массы). Наибольшая вариабельность запасных липидов в мышцах молоди *L. maculatus* демонстрирует их использование для поддержания энергоемких метаболических процессов, обеспечивающих надлежащую двигательную активность молоди в разные сезоны с учетом изменяющихся трофо-экологических условий (температура, фотопериод, пищевой фактор). При этом снижение содержания энергетических липидов в форме ТАГ у рыб от лета к зиме указывает на их предпочтительное использование организмом, а также снижение их количества в виду ограниченного питания в зимний период. Содержание ЭХС и восков у рыб весной повышается до уровня такового, который был установлен в мышцах летом (1,67 и 1,74% сухой массы). Повышение содержания ТАГ и минорных классов энергетических липидов в форме ЭХС и восков в мышцах молоди лептоклина от зимы к весне можно рассматривать как «индикатор» возобновления активного питания в значительной степени зоопланктоном.

Содержание ФЛ в мышцах молоди пятнистого лептоклина весной наименьшее – 2,46% сухой массы. Содержание ХС, как одного из основных структурных компонентов биомембран, в мышцах молоди в разные сезоны не изменяется. Устойчивость биомембран гидробионтов к различным факторам внешней среды в значительной мере зависит от состояния ее липидных компонентов. Следует отметить, что изменение содержания ФЛ и соотношений их отдельных классов является ключевым компенсаторным механизмом в мышцах молоди, обеспечивающим оптимальную работу большого числа мембраносвязанных ферментов и их комплексов при разных температурных условиях в исследованные сезоны. Липидное и ЖК-окружение мембраносвязанных ферментов специфично как по качеству, так и по степени

микровязкости и может значительно отличаться от общего состояния мембраны. С изменением текучести меняется температура фазового перехода мембранных липидов, влияющих на активность большинства встроенных в мембрану ферментов (Лось, 2001). Динамика уровня общих ФЛ в мышцах лептоклина осуществляется за счет вариаций как доминирующих ФХ и ФЭА (первый имеет тенденцию к снижению, а второй к повышению от лета к зиме), а также минорных ФИ, ФС и СФМ, содержание которых повышается у рыб от зимы к весне (таблица 21).

Сезонное изменение температуры воды в Конгс-фьорде (летом 4,2°C, зимой 1°C и весной 0,5°C) приводит к «включению» приспособительных модификаций липидных компонентов и отражается на физико-химических свойствах клеточных и субклеточных мембран, о чем свидетельствует изменение индекса соотношения ФХ к ФЭА в мышцах молоди лептоклина, что было показано ранее и для других гидробионтов (Kattner et al., 2007). Кроме того, количественные вариации ФЛ (главным образом, ФЭА, ФС и ФИ) и ЖК-компонентов также поддерживают и обеспечивают необходимую «жидкость» мембран, с этим свойством связаны процессы приспособления к изменяющимся температурным условиям в мышцах пятнистого лептоклина (Cossins, Prosser, 1978; Сидоров, 1983; Arts et al., 2009). Для мышц и жабр темной камбалы (*Pleuronectes (Liopsetta) obscura*) был показан (Костецкий и др., 2018) механизм адаптации биомембран к снижению температуры за счет разнонаправленных вариаций ЖК в структуре ФХ и ФЭА: повышение молекулярной формы $\Sigma\text{НЖК}/\Sigma\text{ПНЖК}$ и снижение $\Sigma\text{МНЖК}/\Sigma\text{ПНЖК}$ и $\Sigma\text{ПНЖК}/\Sigma\text{НЖК}$ в ФХ, при этом для ФЭА установлен обратный результат. Такие изменения определенного набора молекулярных видов основных мембранных ФЛ направлены на сохранение функциональной активности внутреннего липидного монослоя и не сочетаются с перестройками в ее наружном монослое, при этом достигается перенос ЖК-ацилов, их состав сохраняется, между молекулами ФЛ, что способствует функциональной корректировке липидного матрикса за счет изменения вязкости мембраны (Костецкий и др., 2013; 2018).

Высказанное нами ранее предположение о необходимом уровне аккумуляции в липидном мешке ОЛ для поддержания энергоемких процессов в организме в период зимы и возможности использования липидных запасов для метаболической устойчивости развивающейся молоди к изменяющимся факторам среды в Арктике находит подтверждение при более детальном анализе динамики отдельных липидных классов.

Так, в липидном мешке молоди лептоклина установлено повышение от лета к зиме: энергетических ТАГ (от 58,31% до 68,75% от сухой массы), следовое количество ЭХС и восков от 0,05% увеличивается до 2,96% и к весне не изменяется (2,59% сухой массы). Уровень общих ФЛ снижается к зиме (от 6,08% - летом до 0,84% - зимой), а к весне у рыб уровень ФЛ достигает такого у молоди летом (6,27% и 6,08% сухой массы). Содержание ХС в липидном мешке молоди от лета к весне имело тенденцию к повышению, от следовых количеств 0,05% - летом до 3,42% - зимой и до 10,03% сухой массы - весной. Также, как и для мышц молоди пятнистого лептоклина сезонная динамика общих ФЛ осуществляется за счет незначительных, но достоверно значимых, вариаций ФХ и ФЭА, а также минорных ФИ, ФС и СФМ, особенно в зимний период (таблица 21). Как и для мышц, поддержание функциональной активности биомембран липидного мешка у молоди *L. maculatus* в изменяющихся температурных и кормовых условиях в исследованные сезоны происходит за счет количественных изменений и соотношений индивидуальных ФЛ классов, так и других биохимических механизмов. Среди них следует отметить изменение индекса ХС/ФЛ, демонстрирующего вариации вязкости биомембран и их проницаемости за счет ключевых мембранных липидов. Этот индекс наиболее высокий для липидного мешка молоди в зимний сезон – 4,07, наименьший в летний – 0,01 и промежуточный в весенний – 1,60 (таблица 21). Пониженный индекс ХС/ФЛ в летний сезон указывает на высокую проницаемость биомембран липидного мешка, что связано с использованием липидных компонентов для поддержания активности метаболизма рыбы в этот период.

В весенний сезон, на общем фоне снижения ОЛ и ТАГ в липидном мешке молоди, значение индекса ХС/ФЛ (1,60) может также служить индикатором использования его липидных компонентов для поддержания жизнеспособности молоди лептоклина (и соответственно использование липидов из мешка). Липидный мешок уникальный и метаболически активный орган, который является примером успешной физиолого-биохимической адаптации молоди пятнистого лептоклина, обитающего в высокоширотных водах Арктики.

Молодь обитает в пелагиали до 3-летнего возраста, далее ювенильные особи переходят к придонному образу жизни (Meyer Ottesen et al. 2011; Пеккоева и др., 2018). Выделяют несколько стадий развития (L1–L5) молоди *L. maculatus*, различающихся по возрасту, размерно-весовым характеристикам, окраске и пигментации тела, а также

наличию и состоянию так называемого «липидного мешка» (Meyer Ottesen et al., 2011; Пеккоева и др., 2018); каждая стадия характеризуется своими эколого-биохимическими особенностями. Пелагические личинки характеризуются наличием адаптивного образования – липидного мешка, обеспечивающего запасание липидов, плавучесть молоди и, в какой-то мере, фенотипическую адаптацию к условиям пелагиали. Он состоит из крупных липидных капель (Falk-Petersen et al., 1986; Meyer Ottesen et al., 2011; Murzina et al., 2013). У старшей молоди пятнистого лептоклина (L4*–L5 стадии, в возрасте около 4+), перешедшей к придонному образу жизни, липидный мешок резорбируется, тогда как у личинок, обитающих в пелагиали, он ярко выражен и формируется за счёт поступления липидов при питании зоопланктоном (*Calanus*), который является их основным кормовым объектом (Falk-Petersen et al., 1986; Murzina et al., 2012; Пеккоева и др., 2017а,б; 2018). Интересно, что данное образование характерно только для приарктических рыб семейства Стихеевые, в частности *L. maculatus*, и является одним из механизмов физиолого-биохимической адаптации, способствующей выживанию и развитию молоди рыб в северных широтах (Falk-Petersen et al., 1986; Meyer Ottesen et al., 2011; Murzina et al., 2012; Пеккоева и др., 2017а,б; 2018).

Дополнительно проведённые при участии сотрудника СПбГУ к.б.н. Кондаковой Е.А. гистоморфологические исследования липидного мешка молоди *L. maculatus* (рисунки 32-34) показали, что он является комплексом липидных капель, который напрямую не соединен с органами пищеварительной системы. Внутренний слой стенок этих полостей (капель) представлен многоядерным симпластом, который рассматривается, как ткань провизорных органов, наружный – соединительная ткань.

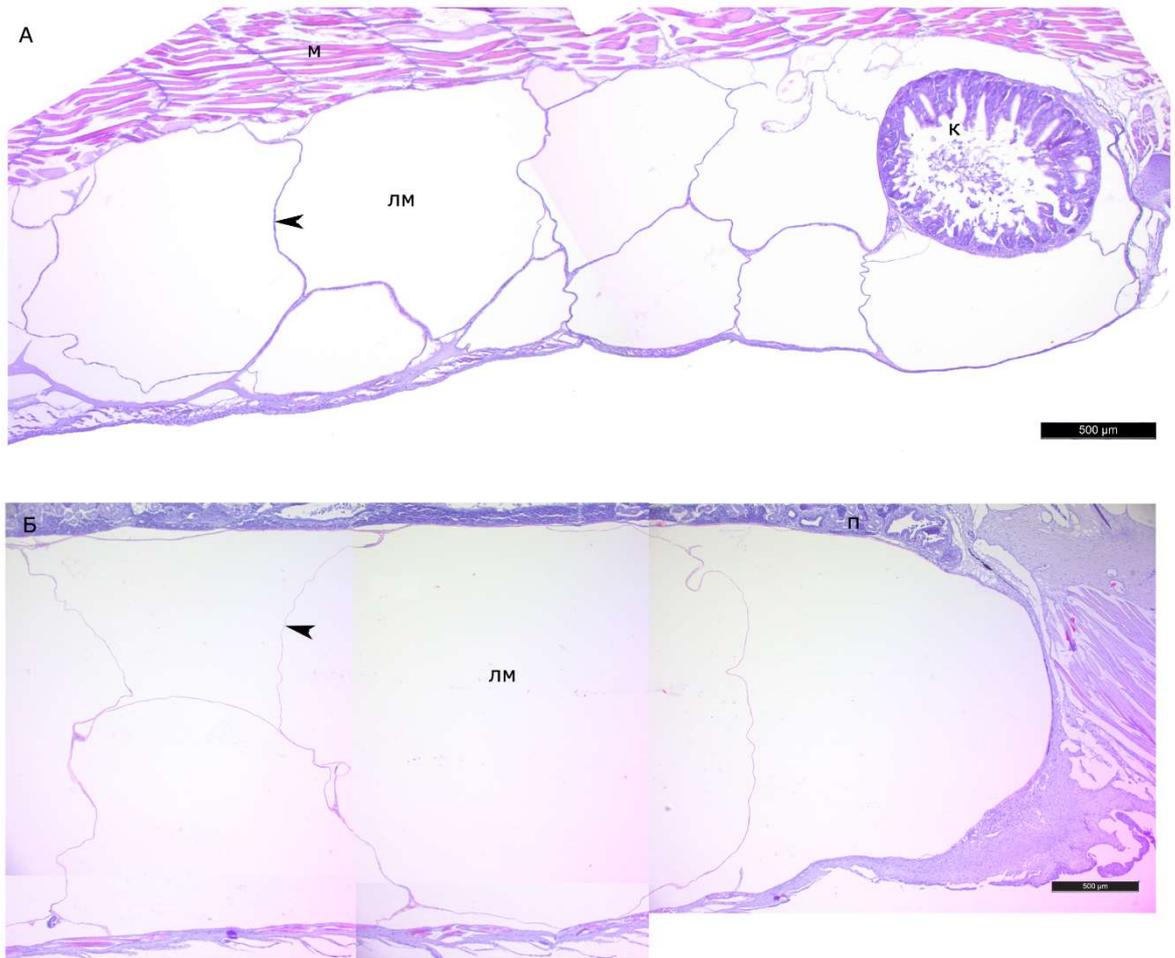


Рисунок 32 – Общий вид липидного мешка молодки пятнистого лептоклина на сагиттальных срезах. А – для молодки L2 стадии развития, Б – для L4* стадии развития. Условные обозначения – к – кишка, лм – липидный мешок, м – миомер, п – почка. Наконечники стрелок указывают на стенки полостей липидного мешка. Окраска: гематоксилином Карацци с эозином (BioVitrum, Россия).

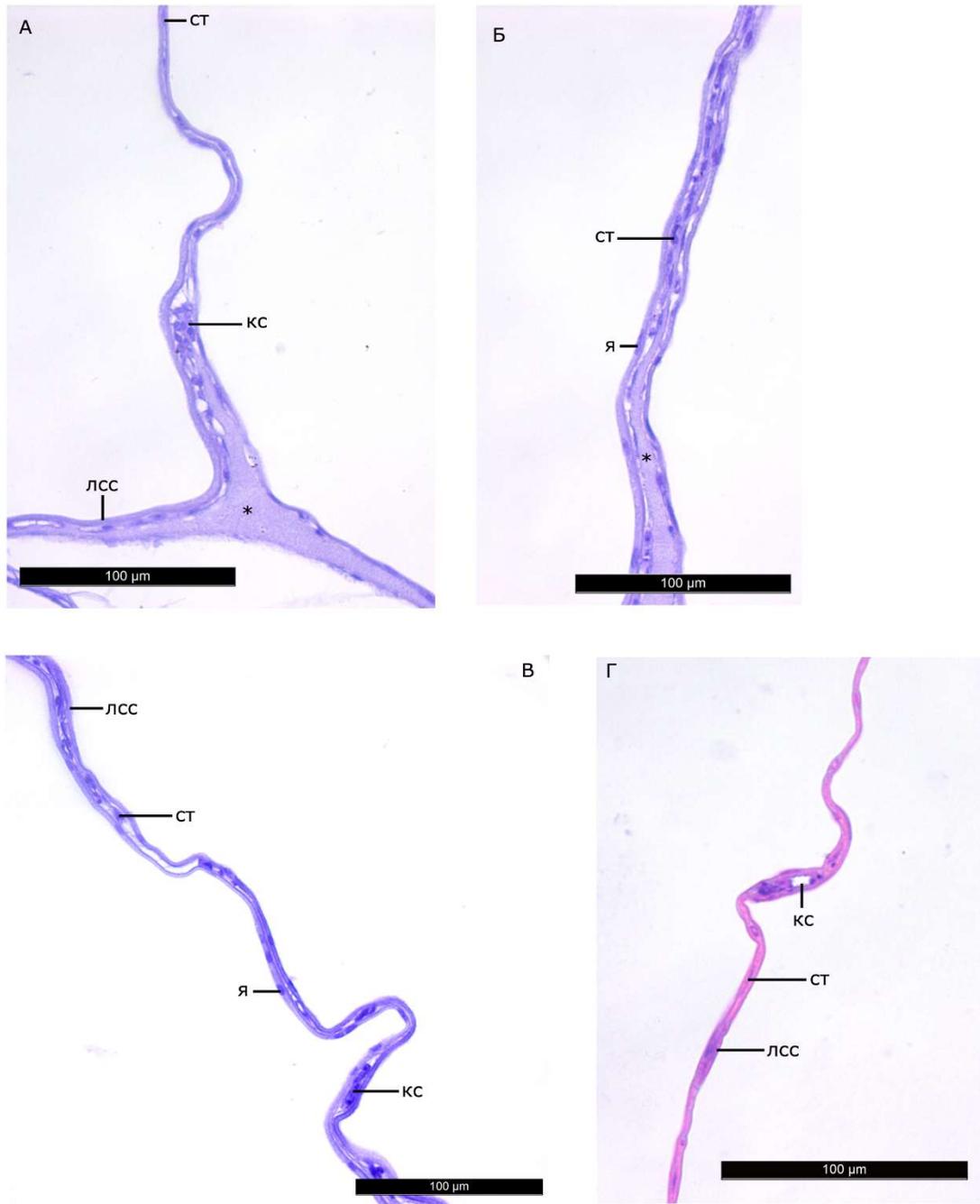


Рисунок 33 – Сагиттальные срезы стенок полостей липидного мешка молоди пятнистого лептоклина. А-В – для L2 стадии развития, Г – для L4* стадии развития

Условные обозначения – кс – кровеносный сосуд, лсс – липидный синцитиальный слой, ст – соединительная ткань, я – ядро лсс. Звездочкой помечен гомогенный матрикс, занимающий пространство между полостями липидного мешка. Окраска: гематоксилином Карацци с эозином (BioVitrum, Россия).

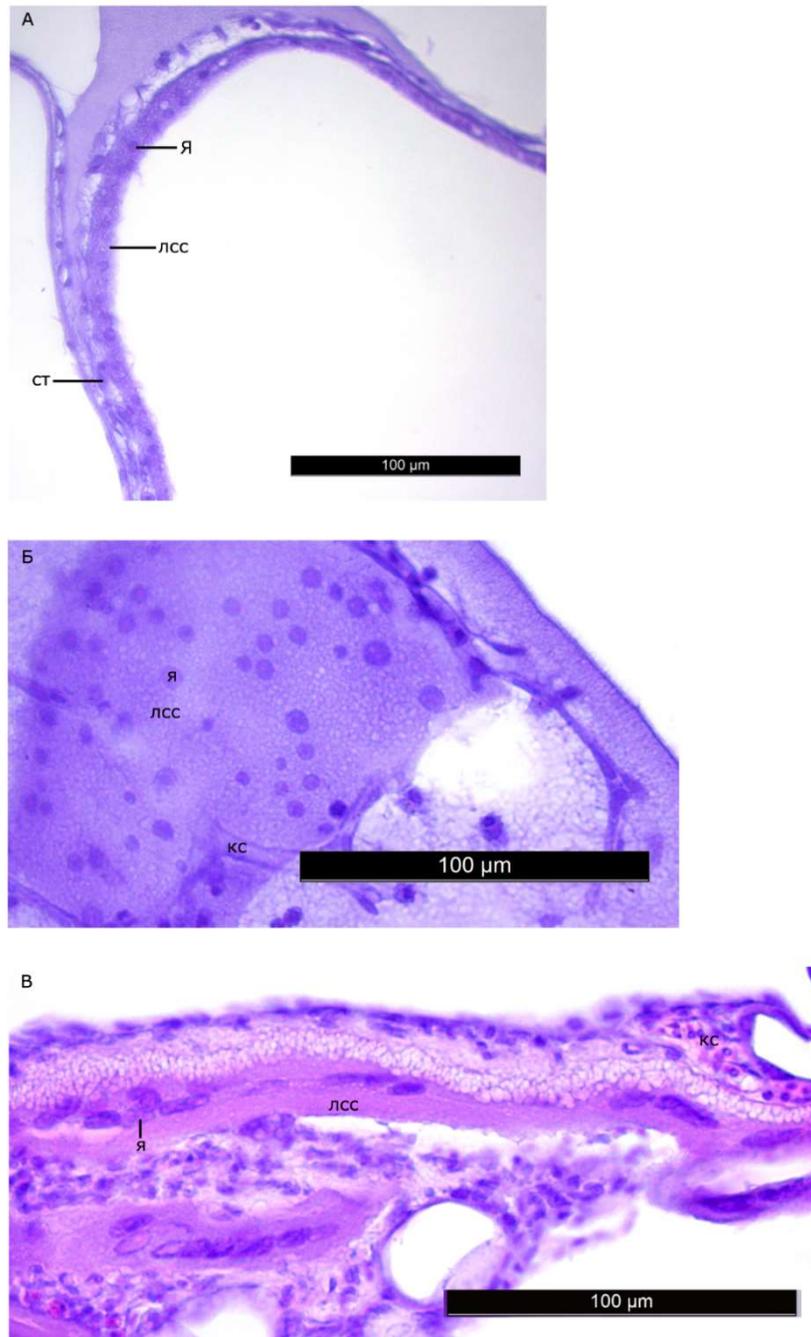


Рисунок 34 – Ядра липидного синцитиального слоя липидного мешка молоди пятнистого лептоклена L2 стадии развития (А, Б) и L5 стадии развития (В)
Условные обозначения – кс – кровеносный сосуд, лсс – липидный синцитиальный слой, ст – соединительная ткань, я – ядро липидного синцитиального слоя.

Симпласт с полиплоидными ядрами является одним из наиболее распространенных вариантов организации “внезародышевой” системы, выполняющей в т.ч. трофическую функцию (Кондакова и др., 2016; 2017). Симпласт липидного мешка –

структура, обнаруженная впервые, вероятно, уместно будет предложить называть его «липидным синцитиальным слоем» (ЛСС) по аналогии с желточным синцитиальным слоем (ЖСС), который имеет неравномерную толщину. В цитоплазме ЛСС обнаружены неокрашенные липидные включения. Между полостями располагается до нескольких слоев соединительной ткани, проходят кровеносные сосуды. Ядра ЛСС, за небольшим исключением, на срезах имеют правильную округлую, эллиптическую или вытянутую форму и могут окрашиваться гематоксилином как слабо, так и интенсивно, что указывает на разное содержание эу- и гетерохроматина. В организации ЛСС наблюдаются такие черты сходства с ЖСС костистых рыб, как усложнение формы и увеличение линейных размеров ядер в процессе развития, разное содержание эу- и гетерохроматина в ядрах, а также интенсификация функционирования этих симпластов в переходные периоды развития.

Анализ ЖК-профиля ОЛ мышц и липидного мешка пелагической молоди пятнистого лептокллина продемонстрировал их ткане- и органоспецифичность, а также их тесную зависимость от сезонной смены экологических факторов среды (температурный режим и кормовая база).

В мышцах молоди лептокллина в летний сезон по количественному содержанию доминировали МНЖК (51,30% от суммы ЖК), за счет 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК (18,32 и 13,93% от суммы ЖК, соответственно), которые указывают на преимущественное питание зоопланктоном (копеподами). При этом в организм молоди поступают 16:1(n-7) и 18:1(n-9) МНЖК (6,21 и 6,18% от суммы ЖК соответственно), имеющие фитопланктонное происхождение (таблица 22). Второе место в ЖК-профиле мышц рыб занимают ПНЖК (27,14% суммы ЖК), за счет (n-3) семейства (23,33% суммы ЖК), в том числе незаменимые 20:5(n-3), 22:6(n-3) и 18:4(n-3) ЖК (6,62%, 8,26% и 4,61% от суммы ЖК соответственно) (таблица 22). Содержание ПНЖК (n-6) семейства было невысоким – 3,25% от суммы ЖК, при этом 18:2(n-6) и 20:4(n-6) были в количестве 1,47 и 0,42% от суммы ЖК соответственно. Уровень НЖК составил 21,56% суммы ЖК за счет 16:0, 14:0 и 18:0 ЖК (12,48; 6,46 и 2,06% от суммы ЖК, соответственно). В летний сезон ЖК-профиль молоди отражает «качество» нагульного периода: спектр кормовых объектов, их доступность, массовость.

Таблица 22 – Сезонная динамика ЖК общих липидов (% от суммы ЖК) у молоди (L3 стадия развития) пятнистого лептоклина из залива Конгс-фьорд (о. Западный Шпицберген)

Сезон	Летний период (конец июля-начало августа)		Зимний период* (январь)		Весенний период (апрель)	
	мышцы	липидный мешок	мышцы	липидный мешок	мышцы	липидный мешок
Кол-во проб	15	15	40	40	12	12
14:0	6,46±1,03 ^A	5,50±0,18 ^A	2,81±0,07 ^B	6,07±0,12 ^B	2,54±0,04 ^C	6,52±0,20 ^C
16:0	12,48±0,46 ^A	7,92±0,16 ^A	12,24±0,14 ^A	6,79±0,11 ^B	12±0,89 ^A	6,2±1,0 ^B
18:0	2,06±0,07 ^A	1,25±0,04 ^A	2,37±0,06 ^B	0,70±0,01 ^B	2±0,01 ^A	1,25±0,1 ^A
Σ НЖК	21,56±1,04 ^A	19,22±1,01 ^A	19,59±0,21 ^A	14,94±0,24 ^B	16,54±1,45 ^B	13,79±1,88 ^B
16:1(n-7)	6,21±0,52 ^A	8,41±0,31 ^A	3,78±0,11 ^B	5,65±0,17 ^B	3,45±0,45 ^B	3,25±0,20 ^C
18:1(n-9)	6,18±0,24 ^A	4,54±0,12 ^A	7,46±0,10 ^B	4,78±0,09 ^A	8±0,89 ^B	3,25±0,2 ^B
18:1(n-7)	2,12±0,10 ^A	1,43±0,60 ^A	1,87±0,04 ^B	1,17±0,02 ^A	1,54±0,2 ^C	1±0,3 ^A
18:1(n-5)	0,70±0,06 ^A	0,49±0,08 ^A	0,45±0,01 ^B	0,21±0,01 ^B	0,4±0,01 ^B	0,3±0,02 ^C
20:1(n-9)	18,32±1,12 ^A	23,73±0,42 ^A	12,20±0,33 ^B	26,91±0,28 ^B	12±0,87 ^B	24±0,99 ^C
20:1(n-7)	0,58±0,07 ^A	0,58±0,04 ^A	0,12±0,01 ^B	0,44±0,02 ^B	0,12±0,01 ^B	0,45±0,09 ^B
22:1(n-11)	13,93±0,89 ^A	19,80±0,51 ^A	8,05±0,33 ^B	26,21±0,57 ^B	5,05±0,45 ^C	18±0,51 ^C
22:1(n-9)	1,65±0,09 ^A	1,68±0,24 ^A	0,83±0,04 ^B	2,23±0,07 ^B	1±0,04 ^C	2,87±0,4 ^C
ΣМНЖК	51,30±1,90 ^A	63,92±0,84 ^A	35,41±0,70 ^B	68,55±0,59 ^B	43,85±2,0 ^C	53±1,87 ^C
18:2(n-6)	1,47±0,08 ^A	1,85±0,06 ^A	1,76±0,03 ^B	2,14±0,04 ^B	1,5±0,1 ^C	2±0,45 ^{AB}
20:4(n-6)	0,42±0,18 ^A	0,18±0,02 ^A	0,58±0,01 ^B	0,09±0,01 ^B	2,45±0,20 ^C	0,1±0,0 ^{AB}

Продолжение таблицы 22

Σ(n-6) ПНЖК	3,25±0,41 ^A	2,87±0,13 ^A	4,15±0,23 ^B	2,93±0,11 ^A	3,95±0,44 ^C	2,1±0,12 ^B
18:3(n-3)	0,87±0,07 ^A	0,96±0,10 ^A	0,80±0,02 ^A	1,19±0,03 ^B	0,8±0,03 ^A	0,96±0,1 ^A
18:4(n-3)	4,61±0,34 ^A	2,71±0,86 ^A	2,58±0,07 ^B	3,80±0,12 ^A	2,75±0,24 ^B	3±0,43 ^A
20:5(n-3)	6,62±1,09 ^A	4,64±0,24 ^A	11,47±0,24 ^B	2,59±0,08 ^B	10±1,47 ^C	3±0,74 ^B
22:5(n-3)	0,56±0,09 ^A	0,65±0,35 ^A	5,61±0,15 ^B	0,26±0,03 ^B	2±0,09 ^C	0,2±0,04 ^B
22:6(n-3)	8,26±1,00 ^A	3,94±0,35 ^A	16,21±0,36 ^B	0,38±0,01 ^B	19,34±1,4 ^C	2,54±0,02 ^C
Σ(n-3) ПНЖК	23,33±2,15 ^A	13,80±1,30 ^A	37,90±0,58 ^B	3,13±0,08 ^B	35±2,10 ^B	9,9±1,45 ^C
ΣПНЖК	27,14±1,97 ^A	16,85±1,38 ^A	45,00±0,66 ^B	12,08±0,24 ^B	38,95±2,36 ^C	12±1,0 ^B

Примечание – При сравнении значений в однотипной ткани разные надстрочные буквы указывают на достоверные ($p \leq 0,05$) отличия;

* - значения приведены согласно данным Пеккоевой С.Н. (2018).

В липидном мешке молоди доминировали МНЖК преимущественно за счет 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК (63,92, 23,73 и 19,80% от суммы ЖК, соответственно), поступающие за счет питания копеподами р. *Calanus*, которые синтезируют эти ЖК *de novo*, и являются основным кормовым объектом молоди лептоклина L3 стадии развития. Кроме того, в МНЖК присутствовала 16:1(n-7) ЖК в количестве 8,41% от суммы ЖК, которая продуцируется диатомовыми водорослями и поступает с пищей в организм молоди лептоклина.

Вторыми по количеству в липидном мешке молоди лептоклина были НЖК, за счет 16:0, 14:0 и 20:0 (19,22; 7,92; 5,50 и 4,05% от суммы ЖК, соответственно), которые составляют основу биомембран липидного мешка. Вместе с НЖК в мембранных структурах содержатся ПНЖК (16,85%) за счет (n-3) – 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК, их уровень составил 13,80; 4,64; и 3,94% от суммы ЖК, соответственно. Показано, что ПНЖК фитопланктона могут частично модифицироваться зоопланктоном в НЖК, МНЖК и депонироваться в их теле в форме восков, долговременного энергетического депо (Sargent, Henderson, 1986). Таким образом, поступление в организм молоди лептоклина эссенциальных 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК, синтезируемых фитопланктоном, связано с питанием зоопланктоном, который выступает связующим звеном в передаче незаменимых ЖК от первичных продуцентов к зоопланктофагам и консументам более высокого порядка в морских экосистемах северных широт, особенно в наиболее продуктивный и нагульный для рыб летний период.

Таким образом, качественный и количественный состав ЖК-компонентов ОЛ в мышцах и липидном мешке молоди *L. maculatus*, обитающего в Конгс-фьорде в летний сезон отражает пищевой режим и специализацию в этот период, а также ткане- и органоспецифичность, которая обусловлена как метаболическими особенностями, так и физиолого-биохимической функцией, которую эти органы выполняют в данных условиях среды. Последнее отражается в избирательности включения ЖК пищевого происхождения в структуру липидов мышц и липидного мешка рыб, обеспечивая их необходимыми для организма энергетическими и структурными компонентами. Такая приспособительная модификация удовлетворяет физиологическим потребностям гидробионтов в накоплении липидов специфической структуры для поддержания должного уровня обмена веществ во время продолжительного зимнего периода. Так, включение 20:1(n-9) и 22:1(n-11) МНЖК в структуру энергетических липидов

(преимущественно ТАГ) делает их метаболически активными за счет физико-химических свойств этих ЖК, что способствует удовлетворению энергетических потребностей молоди лептоклина даже в условиях низких температур. Известно, что на копеподитной стадии CV и у взрослых копепод доля 20:1 и 22:1 ЖК и спиртов в структуре доминирующего класса энергетических липидов – восков, весьма высока.

Накопление ПНЖК в ОЛ мышц молоди пятнистого лептоклина, обеспечивает возможность оптимальной работы мембраносвязанных ферментов и их комплексов при изменении функциональной нагрузки органа (плавательная функция, реореакция) или изменении условий среды (температура, соленость и др.). Полиненасыщенные ЖК во многом определяют внутреннюю структуру биологических мембран и условия работы интегральных белков (Рабинович, Рипатти, 1994). Ряд экспериментальных данных приведенных в работах (Рабинович, Рипатти, 1994; Rabinovich et al, 2003) свидетельствуют о том, что если липиды с полиненасыщенными цепями участвуют в образовании специфического микроокружения интегральных белков, то в силу своих физико-химических свойств они могут способствовать поддержанию надлежащей конформационной подвижности этих белков, и ослаблять негативное воздействие изменений температуры на их активность, тем самым, способствуя нормальному функционированию. Кроме того, для развивающейся молоди *L. maculatus* достаточное обеспечение ПНЖК способствует протеканию нормального роста и развития, они играют существенную роль в регуляции активности нервных клеток, в формировании зрительной системы у рыб, что имеет особенное значение для пелагической молоди. При дефиците ПНЖК наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях у молоди рыб.

Иной количественный состав ЖК характеризовал липидный профиль мышц молоди лептоклина в зимний сезон с доминированием ПНЖК, их уровень повысился до 45% от суммы ЖК по сравнению таковым у молоди летом, за счет (n-3) ПНЖК (37,90% от суммы ЖК), в них увеличилось количество эссенциальных 20:5(n-3), 22:6(n-3) и 22:5(n-3) ЖК (11,47%, 16,21% и 5,61% от суммы ЖК, соответственно). Для ПНЖК (n-6) семейства также отмечено повышение их уровня до 4,15% суммы ЖК по сравнению с таковым у молоди летом, за счет содержания 18:2(n-6) и 20:4(n-6) ЖК (1,76% и 0,58% от суммы ЖК соответственно). Количество МНЖК в мышцах молоди лептоклина в зимний период по сравнению с летним снизилось до 35,41% суммы ЖК в основном за счет 20:1(n-9), 22:1(n-11) ЖК (12,20 и 8,05% от суммы ЖК, соответственно). При этом содержание

16:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК снизилось в мышцах молоди зимой минимально, но достоверно по сравнению с таковым летом (3,78%, 7,46% от суммы ЖК против 6,21%, 2,12% от суммы ЖК соответственно). Уровень НЖК также был незначительным, достоверно ниже в мышцах рыб зимой по сравнению с таковым летом (19,59% против 21,56% от суммы ЖК соответственно), за счет 14:0 (2,81% против 6,46% от суммы ЖК соответственно) (таблица 22).

Установленные количественные вариации МНЖК и ПНЖК подтверждают их особую роль и специфичность ЖК-состава липидов исследованных органов согласно выполняемой ими функции в конкретных и изменяющихся условиях среды, а также удержании определенных ЖК в структуре липидов для повышения их метаболической ценности как для обеспечения общей адаптации молоди к перезимовке, так и для протекания специфических компенсаторных реакций, обеспечивающих приспособление организма к сезонной динамике факторов среды, в том числе имеющих стрессовый характер.

Повышенный уровень ПНЖК в мышцах молоди лептоклина в зимний сезон, скорее всего, связан с их накоплением в течение нагульного периода, что необходимо для обеспечения условий для оптимальной работы включенных в мембрану ферментов при снижении температуры (зимой в Конгс-фьорде температура составила 1°C), а также для участия этих ПНЖК в поддержании общей структуры мембраны совместно с основополагающей МНЖК в структуре ФЛ – 18:1(n-9) ЖК, уровень которой не изменялся в зимний период. В целом, когда речь идет о температурных адаптациях, необходимо учитывать важную роль биомембран и их чувствительность на изменение температуры среды. Многие процессы, протекающие в клеточных и субклеточных мембранах эссенциальны для организма, включая биосинтез самой мембраны. Именно мембраны определяют температурные пределы, при которых возможно нормальное функционирование всех систем и обеспечение жизнедеятельности организма.

Повышенное содержания незаменимой 20:4(n-6) ЖК в мышцах молоди может указывать на синтез сигнальных липидных медиаторов, синтезируемых в большинстве тканей организма и участвующих в регуляции серии физиологических процессов: иммунного ответа, воспалительных реакций, работы зрительной и нервной системы (Tocher, 1995; 2008).

ЖК-профиль липидного мешка молоди лептоклина в зимний сезон характеризовался повышенным уровнем МНЖК (68,55% от суммы ЖК) за счет пищевых 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК, что подтверждает его ключевую роль, как органа запасаения энергии и демонстрирует успешность аккумуляции липидов, их качественного и количественного состава, в нагульный период. Известно (Берченко, 2009), что основу зимующего фонда *C. glacialis* формируют IV-V копепоидитные стадии, которые концентрируются на глубине 150 м, у *C. finmarchicus* таковой является V копепоидитная стадия с глубиной обитания 50-150 м.

В зимний период в липидном мешке молоди показан пониженный уровень ПНЖК, при этом содержание ХС повышается по сравнению с летним периодом, что может указывать на повышение вязкости биомембран и, как следствие, на снижение активности процесса транспортировки липидов из липидного мешка с целью сохранения для дальнейшего использования в зимний сезон.

Возможно, существует некоторый предельный уровень метаболизма данной возрастной группы молоди лептоклина тесно связанный с силой действия экологических факторов среды и их комбинацией зимой, до которого запасенные в липидном мешке липиды используются ограниченно, поддерживая базовые функции. Подтверждением высказанного предположения является пониженный уровень МНЖК (до 53% от суммы ЖК) в том числе 20:1(n-9) и 22:1(n-11) в липидном мешке молоди. Однако следует упомянуть, что вылов молоди в Конгс-фьорде весной проводился 21 апреля и было показано цветение (уровень хлорофилла *Chl a* был в пределах 1,6-1,9 $\mu\text{g}/\text{l}$) фитопланктона (за счет диатомовых водорослей, 51%) и наличие копепод р. *Calanus* (Piquet et al., 2014). Для копепод фитофагов с выраженными онтогенетическими (сезонными) миграциями четко выражена связь с началом продуктивного периода, когда происходит весенняя вспышка фитопланктона, в этот момент перезимовавшие особи копепоидитных стадий V-VI формируют поверхностную группировку для начала репродуктивного периода (Берченко, 2009). Также следует отметить, что в исследованный весенний период наблюдалась сильная флуктуация метеорологических условий (скорость ветра до 8,2 м/с и его направление), что привело к снижению уровня *Chl a* ниже 0,5 $\mu\text{g}/\text{l}$, вертикальному перемешиванию и охлаждению воды особенно до глубины в 60 м. При этом, происходило вертикальное перераспределение биомассы фитопланктона, которое привело к кратковременным перерывам в его цветении и в итоге было установлено

перераспределение соотношений видов фитопланктона и его низкая биомасса (Piquet et al., 2011; Hegseth, Tvelberg, 2013). После этих событий, в период с 28 апреля по 12 мая на исследованной нами станции была показана стабилизация условий в этом фьорде (Piquet et al., 2014). Таким образом, в весенний период был установлен самый низкий уровень МНЖК в липидном мешке, что может быть связано с активным их использованием в составе липидов для поддержания жизнедеятельности молоди в специфических условиях данного периода.

Количество МНЖК доминировало в ЖК-спектре мышц молоди пятнистого лептоклина в весенний период, но было достоверно ниже по сравнению с таковым у рыб летом (31,56% против 51,30% от суммы ЖК). Весной ЖК-спектр мышц пелагической молоди лептоклина демонстрирует достоверно низкий уровень ПНЖК по сравнению с таковым в летний и зимний периоды, за счет эссенциальных 20:5(n-3) и 22:6(n-3) – 11,15% и 19,34% от суммы ЖК соответственно. Интересно, что количественно другой эссенциальной ЖК (n-6) семейства (арахидоновой ЖК) было максимальным в мышцах лептоклина именно в весенний период – 2,45% от суммы ЖК. Вариации ПНЖК и их отдельных ЖК коррелируют с изменениями содержания отдельных минорных классов ФЛ – ФИ и ФС, что приводит к изменению активности ферментов биомембран (часто имеющих определённую специфику) за счет модификации их липидного окружения. Кроме того, ЖК-компоненты в стрессовых условиях среды выполняют функцию липидных медиаторов включаясь в структуру их молекул. Как уже было сказано выше, весной температура в Конгс-фьорде составила 0,5°C. Установленный липидный и ЖК-спектр мышц молоди в весенний период указывает на их роль в адаптации к крайне нестабильным метеорологическим и гидрологическим условиям в биотопе в данный сезон, что скорее всего приводит к усилению двигательной активности, ориентированию в водной толще молоди и необходимости обеспечения связанных с этим метаболических функций (необходимость снабжения энергией и осуществление сигнальной трансдукции между тканями за счет медиаторов липидной природы). Так, известно, что помимо структурной роли минорный ФИ и его физиологически активные метаболиты (инозитол, трифосфат, ДАГ) модулируют активность фосфотрансферазы - протеинкиназы С, которая особенно важна для процессов роста и дифференциации клеток у молоди рыб (Sandel et al., 2010).

Таким образом, компенсаторные изменения состава липидов и ЖК-компонентов в мышцах и липидном мешке у типично пелагической молоди пятнистого лептоклина стадии L3, обитающего в условиях динамично изменяющихся факторов среды (прежде всего температурных и трофических, фотопериода), обеспечивают поддержание жизнеспособности этих представителей арктических видов рыб. При этом некоторые физиолого-биохимические особенности лептоклина (например, наличие липидного мешка у молоди) определяют его экологическую роль и значимость в пищевых цепях морской экосистемы.

3.6. Сравнительное исследование суточной динамики липидного и жирнокислотного профиля в мышцах и липидном мешке молоди пятнистого лептоклина из фьорда Конгс-фьорд в условиях полярной ночи

На примере разновозрастной (L2, L3, L4, L4*, L5 стадии развития, из которых L2, L3 обитают в пелагиали, L4, L4* - имеют переходный образ жизни от пелагиали к донному, а L5 – придонное обитание) молоди *Leptoclinus maculatus*, обитающей в Конгс-фьорде исследована динамика липидов и их ЖК-компонентов в ответ на суточный цикл («дневной» трал и «ночной» трал) в полярную ночь зимой (январь) (таблица 23-26).

Для пелагической молоди L2 стадии и переходной L4 стадии показано достоверное снижение минорного класса энергетических липидов ЭХС и восков, а также ХС (таблица 23) в ночные часы по сравнению с таковым в дневные часы сбора проб (таблица 23). Изменений в содержании липидов в мышцах наиболее адаптированной к обитанию в пелагической среде молоди L3 стадии развития в ответ на суточный цикл в полярную ночь зимой не обнаружено. Жирнокислотный спектр ОЛ мышц L3 стадий развития молоди лептоклина в этот период также не различался (таблица 25).

Установлено, что в мышцах молоди пятнистого лептоклина исследованных стадий, демонстрирующих метаболическую и функциональную активность этой ткани, происходит снижение содержания ФЛ и существенное повышение ТАГ у рыб L4 стадии от «дневных» к «ночным» суткам в зимний период (7,8%, 6,5% и 4,5% и 8,0% сухой массы, соответственно) (таблица 23). Такая динамика липидов связана, вероятно, с усилением функциональной нагрузки на мышцы (снижение ФЛ), вызванной, возможно, способностью молоди совершать суточные вертикальные миграции в определенном диапазоне глубин, связанной с питанием и поиском кормовых объектов в ночное время (увеличение содержания ТАГ). В пользу данного предположения (об увеличении функциональной нагрузки мышц в ночное время) указывает и снижение уровня ПНЖК, за счет 22:6(n-3), вариации содержания которой связаны с поддержанием метаболических процессов двигательной активности (таблица 25). При этом уровень МНЖК, за счет 20:1(n-9) синтезируемой *de novo* копеподами, возрастал в мышцах молоди L4 стадии именно в ночное время (38,86% и 13,96% против 46,52% и 17,11% суммы ЖК, соответственно). Основную долю в спектре кормовых объектов у молоди L4 стадии развития составляют копеподы (Пеккоева и др., 2018). Кроме того, согласно последним

исследованиям особенностей функционирования арктической биоты в условиях специфического фотопериода, показаны суточные вертикальные миграции зоопланктона в ответ на интенсивность лунного света, которые имеют консервативный характер, затрагивают функциональные процессы в морских экосистемах во всем арктическом домене и сформировались в ходе адаптации животных к обитания в условиях специфического фотопериода в Арктике (Last et al., 2016). Показано, что в полярную ночь, в ночные часы зоопланктон опускается на глубину около 50 м, избегая лунного света, а в дневные часы снова поднимается, возвращается в зону эпипелагиали (Last et al., 2016). Кроме того, нами показано, что в зимнее время в пелагическом слое воды могут находиться копеподиты веслоногих рачков, которые не уходят в состояние диапаузы в виду недостатка нужного количества липидов в их липидном мешке, такие копеподы могут продолжать питаться (Немова и др., 2014).

Интересно отметить, что в мышцах молоди L2, L3, L4* и L5 стадий развития ЖК-профиль ОЛ в ответ на суточный цикл также достоверно не изменялся, что свидетельствует об адаптированности молоди к жизнедеятельности на определенной глубине, которую на соответствующем этапе развития населяет молодь лептоклина. При этом, стабильность показателей липидного статуса мышц и липидного мешка молоди L3 стадии в ответ на суточные флуктуации экологических условий (особенно качественного и количественного состава кормовых объектов) указывает на высокую устойчивость данной молоди и ее адаптированность к условиям пелагиали.

Суточная динамика отдельных липидных классов и ЖК общих липидов мышц молоди L4 стадии указывает на их переходный образ жизни, который обеспечивается высоким темпом липидного метаболизма. Индикаторами этого процесса является изменение ТАГ и некоторых ЖК пищевого происхождения, которые обеспечивают поддержание плавательной функции мышц молоди в течение суток, а также свидетельствуют об их активности, связанной, по-видимому, с вертикальными миграциями. Интересно отметить, что активность некоторых ферментов отрицательно коррелирует с глубиной, на которой обитает рыба, а также она различается у рыб разных экологических групп по местообитанию – пелагических, демерсальных или глубоководных, что связывают с различиями в локомоторной активности и уровнем аэробного обмена (Sullivan, Somero, 1980; Torres, Somero, 1988; Somero, Childress, 1990). Так, для трех видов мезопелагических зоопланктофагов, обитающих на глубинах в 50 м

и около 150 м было показано, что при увеличении глубины в три раза, скорость потребления кислорода уменьшается примерно в два раза (Карамушко, 2007). В этой же работе установлено, что образ жизни определяет скорость энергетического обмена, его возрастание в ряду от медленно плавающих рыб до пелагических, стайных и активных рыб: *Pleuronectes platessa* – *Gryptocephalus cynoglossus* – *Anarhichas lupus* – *Gadus morhua*. Тем самым, высокие энергетические затраты у активных рыб, экологические особенности обитания вида, связаны с высокой скоростью энергетического обмена (Винберг, 1976; Карамушко, 2007).

Таким образом, обнаруженная динамика ОЛ и их липидных классов в мышцах молоди демонстрирует их важную роль в развитии метаболических адаптаций, соответствующих стадии развития, а также косвенно свидетельствует о генетической детерминированности молоди в ответ на суточный цикл (ночное и дневное время), сопряженной с особенностями функционирования биоты и трофическими взаимодействиями у молоди лептоклина в условиях полярной ночи зимой. Адаптивные изменения липидов затрагивают пелагическую стадию L2, а к переходной стадии L4 эти различия уже четко выражены. Это свидетельствует о том, что, постепенный переход с эндогенного типа питания на экзогенный, и смена образа жизни молоди лептоклина сопровождаются началом ее активного взаимодействия со средой обитания, в частности с формированием суточных ритмов в обмене веществ, связанных со световым режимом, питанием и двигательной активностью. Установлено, что ЖК-спектр напрямую отражает возрастные и сезонные особенности питания молоди пятнистого лептоклина.

Таблица 23 – Содержание липидов (% сухой массы) в мышцах молоди пятнистого лептоклина *L. maculatus*, выловленного в разное время суток в акватории арх. Шпицберген (залив Конгс-фьорд) в зимний период (январь)

Стадия развития	L2		L3		L4		L4*		L5	
	день	ночь								
Кол-во проб	15	15	20	20	15	15	6	6	8	9
ОЛ	13,7±0,6	14,6±0,7	14,9±0,9	13,0±0,5	16,0±0,7	17,9±0,9	24,4±0,8	21,3±1,3	20,3±3,4	22,3±2,3
ФЛ	7,6±0,3	8,2±0,4	7,4±0,5	7,0±0,4	7,8±0,3	6,5±0,4*	5,7±0,5	6,4±0,4	4,3±0,3	4,9±0,3
ТАГ	2,9±0,4	3,2±0,6	2,6±0,3	2,1±0,2	4,5±0,6	8,0±1,0*	14,4±1,1	11,2±1,4	13,3±3,5	13,5±2,1
ЭХС+воска	1,5±0,1	0,9±0,1*	1,1±0,2	0,7±0,5	1,3±0,1	1,2±0,1	2,6±0,3	1,3±0,4*	0,9±0,2	1,5±0,3*
ХС	1,8±0,2	2,3±0,1*	3,8±0,2	3,2±0,3	2,4±0,3	2,2±0,2	1,7±0,2	2,4±0,2*	1,7±0,9	2,5±0,3

Примечание – * - содержание достоверно отличается от такового в мышцах у рыб, выловленных днем ($p \leq 0,05$).

Таблица 24 – Содержание липидных компонентов (% сухой массы) в липидном мешке молоди пятнистого лептоклина *L. maculatus*, выловленного в разное время суток в акватории арх. Шпицберген (залив Конгс-фьорд) в зимний период (январь)

Стадии развития	L3		L4		L4*	
	день	ночь	день	ночь	день	ночь
Время запуска трала						
Кол-во проб	6	15	3	4	5	2
ОЛ	90,9±15,0	75,0±5,6	84,1±3,2	85,1±2,8	91,9±1,1	93,4±1,1
ФЛ	0,8±0,5	1,4±0,9	17,0±8,7	10,2±5,9	25,4±5,7	45,0±0,2
ТАГ	81,5±1,9	67,7±15,1	49,7±4,2	59,3±8,0*	61,7±6,5	42,1±0,0
ЭХС+воска	4,4±1,0	1,9±2,6	6,1±1,3	4,3±1,7	0	0
ХС	4,3±0,4	4,1±0,4	11,2±1,9	11,4±2,2	4,1±1,3	4,4±0,1

Примечание – * - содержание достоверно отличается от такового в липидном мешке лептоклина, выловленного днем ($p \leq 0,05$).

Таблица 25 – Жирнокислотный спектр (% суммы ЖК) мышц молоди пятнистого лептокллина *L. maculatus*, выловленного в разное время суток в акватории арх. Шпицберген (зал. Конгс-фьорд) в зимнее время (январь)

Стадии развития	L2		L3		L4		L4*		L5	
	день	ночь	день	ночь	день	ночь	день	ночь	день	ночь
Время запуска трала										
Кол-во проб	15	15	20	20	15	15	6	6	8	9
14:0	3,54±0,21	3,48±0,16	2,75±0,09	2,86±0,11	3,04±0,11	3,48±0,12	3,84±0,08	3,91±0,15	3,46±0,40	3,67±0,28
16:0	11,41±0,40	11,66±0,45	12,34±0,25	12,15±0,15	11,12±0,26	10,12±0,25	9,10±0,15	9,25±0,17	8,73±0,53	9,14±0,52
18:0	2,09±0,12	2,32±0,14	2,47±0,11	2,27±0,07	2,19±0,06	2,08±0,09	1,77±0,07	1,78±0,03	2,04±0,34	1,93±0,28
∑НЖК	19,43±0,59	19,95±0,60	19,76±0,34	19,43±0,25	17,93±0,28	17,54±0,45	16,12±0,17	16,36±0,14	15,83±0,66	16,33±0,62
16:1(n-7)	3,79±0,32	3,70±0,28	3,73±0,14	3,84±0,19	3,52±0,12	4,99±0,27*	5,41±0,13	4,91±0,50	5,07±0,39	5,35±0,32
18:1(n-9)	6,71±0,20	6,85±0,27	7,40±0,16	7,53±0,12	6,87±0,18	6,32±0,15	5,87±0,12	5,91±0,20	5,72±0,56	5,92±0,33
18:1(n-7)	1,67±0,04	1,68±0,04	1,83±0,06	1,91±0,04	1,67±0,05	1,77±0,04	1,72±0,04	1,60±0,14	2,13±0,37	1,98±0,37
18:1(n-5)	0,40±0,02	0,42±0,02	0,47±0,01	0,44±0,01	0,48±0,03	0,50±0,01	0,51±0,01	0,54±0,03	0,35±0,02	0,45±0,03
20:1(n-9)	13,40±0,93	13,02±0,99	11,83±0,52	12,56±0,43	13,96±0,64	17,11±0,71*	21,29±0,45	19,61±0,89	17,20±2,14	18,93±1,83
22:1(n-11)	12,31±0,78	11,50±0,82	7,75±0,52	8,36±0,42	10,30±0,94	13,14±0,78	16,15±0,51	16,57±0,79	17,61±2,71	16,25±0,95
22:1(n-9)	1,11±0,08	1,17±0,11	0,84±0,06	0,81±0,06	1,02±0,1	1,46±0,09	1,74±0,04	1,79±0,07	1,93±0,31	1,72±1,20
∑МНЖК	40,29±1,76	39,24±1,81	34,62±1,02	36,20±0,99	38,86±1,45	46,52±1,67*	54,01±0,69	52,16±1,30	51,65±4,36	52,07±3,38
18:2(n-6)	1,77±0,05	1,68±0,04	1,71±0,04	1,81±0,05	1,89±0,08	1,68±0,04	1,56±0,06	1,95±0,18	1,31±0,08	1,58±0,08
20:4(n-6)	0,54±0,03	0,59±0,05	0,59±0,02	0,58±0,02	0,54±0,02	0,41±0,03*	0,29±0,41	0,34±0,03	0,94±0,43	0,68±0,40
∑(n-6) ПНЖК	3,39±0,10	3,50±0,15	4,09±0,25	4,22±0,39	3,64±0,10	3,34±0,15	3,17±0,08	3,69±0,22	4,07±0,76	3,50±0,51
18:3(n-3)	0,73±0,03	0,69±0,03	0,80±0,02	0,80±0,03	0,86±0,03	0,78±0,02	0,77±0,05	0,82±0,04	0,58±0,06	0,75±0,06
20:5(n-3)	10,37±0,40	10,67±0,45	11,54±0,33	11,40±0,37	10,04±0,51	8,63±0,36*	7,22±0,39	6,91±0,31	8,63±1,39	7,80±1,17
22:5(n-3)	5,01±0,26	4,69±0,25	6,06±0,19	5,16±0,19*	0,88±0,03	0,75±0,02	0,70±0,03	0,71±0,03	1,01±0,14	0,94±0,18
22:6(n-3)	15,36±0,85	15,93±0,88	16,19±0,50	16,23±0,53	14,98±0,65	11,93±0,59*	9,47±0,30	10,14±0,33	10,92±1,86	10,36±1,24
∑(n-3) ПНЖК	34,20±1,41	34,65±1,26	38,47±0,79	37,33±0,88	31,17±0,98	27,08±0,82*	23,62±0,61	23,93±0,48	25,83±2,91	24,88±2,12
∑ПНЖК	40,28±1,50	40,81±1,34	45,62±0,84	44,38±1,05	43,21±1,25	35,94±1,48*	29,87±0,62	31,47±1,20	32,52±3,72	31,60±2,76
∑(n-3)/ ∑(n-6) ПНЖК	10,11±0,38	9,98±0,29	9,90±0,48	9,61±0,50	8,68±0,39	8,18±0,22	7,48±0,16	6,58±0,21	6,86±0,46	7,42±0,34

Продолжение таблицы 25

$\frac{\sum(n-6)}{\sum(n-3)}$ ПНЖК	0,10±0,00	0,10±0,00	0,11±0,01	0,12±0,01	0,12±0,00	0,12±0,01	0,13±0,01	0,15±0,01	0,15±0,01	0,14±0,01
18:3(n-3)/ 18:2(n-6)	0,42±0,02	0,41±0,02	0,47±0,01	0,45±0,01	0,46±0,01	0,47±0,01	0,49±0,01	0,43±0,01	0,43±0,02	0,18±0,07
16:0/ 18:1(n-9)	1,70±0,04	1,71±0,04	1,67±0,02	1,64±0,03	1,62±0,02	1,60±0,02	1,55±0,03	1,57±0,06	1,56±0,05	1,55±0,04
$\frac{\sum 22:1}{\sum 20:1}$	0,99±0,03	0,96±0,04	0,71±0,03	0,72±0,02	0,79±0,05	0,84±0,02	1,08±0,09	0,92±0,05	1,08±0,09	0,92±0,05

Примечание – * - содержание достоверно отличается от такового в мышцах у рыб, выловленных днем ($p \leq 0,05$).

Таблица 26 – Жирнокислотный спектр (% суммы ЖК) липидного мешка молоди пятнистого лептоклина *L. maculatus*, выловленного в разное время суток в акватории арх. Шпицберген (Конгс-фьорд) в зимний период

Стадии развития	L3		L4		L4*	
	день	ночь	день	ночь	день	ночь
Время запуска трала						
Кол-во проб	6	15	3	4	5	2
14:0	6,37±0,29	5,85±0,12	6,76±0,75	6,29±0,50	5,66±0,17	6,26±0,05*
16:0	6,87±0,26	6,86±0,14	7,15±0,28	6,93±0,51	6,54±0,15	7,31±0,15*
18:0	0,70±0,03	0,73±0,02	0,75±0,08	0,75±0,04	0,67±0,02	0,82±0,02*
∑НЖК	15,39±0,59	14,84±0,27	15,99±0,79	15,50±0,99	14,10±0,39	15,87±0,08*
16:1(n-7)	6,12±0,33	5,95±0,33	6,0±0,95	6,29±0,35	7,04±0,09	6,56±0,69
18:1(n-9)	4,88±0,14	4,92±0,07	4,55±0,08	4,37±0,35	3,98±0,04	4,39±0,06*
18:1(n-7)	1,17±0,04	1,24±0,03	1,11±0,06	1,15±0,06	1,26±0,009	1,28±0,09
18:1(n-5)	0,21±0,01	0,22±0,01	0,23±0,04	0,22±0,02	0,23±0,01	0,28±0,003
20:1(n-9)	26,67±0,54	27,17±0,54	27,12±0,27	27,55±0,57	28,18±0,40	30,17±0,74
22:1(n-11)	25,22±1,30	25,69±0,66	28,01±1,25	27,11±0,76	26,91±0,76	28,71±1,15
22:1(n-9)	2,17±0,16	2,18±0,11	2,45±0,21	2,40±0,05	2,47±0,17	2,69±0,13
∑МНЖК	67,62±1,50	68,48±0,59	70,82±0,61	70,46±0,69	71,63±1,33	75,55±0,32*
18:2(n-6)	2,14±0,04	2,13±0,07	1,93±0,22	1,75±0,12	1,63±0,09	1,56±0,12
20:4(n-6)	0,11±0,03	0,10±0,01	0,09±0,00	0,07±0,01	0,07±0,01	0,03±0,002*
∑(n-6) ПНЖК	3,11±0,28	2,89±0,10	2,76±0,24	2,54±0,13	2,42±0,13	2,16±0,14
18:3(n-3)	1,24±0,04	1,18±0,05	0,98±0,14	0,90±0,08	0,75±0,07	0,54±0,03*
20:5(n-3)	2,61±0,13	2,84±0,14	1,55±0,28	1,96±0,38	2,15±0,42	0,78±0,00*
22:5(n-3)	0,38±0,02	0,38±0,01	0,30±0,07	0,38±0,09	0,42±0,07	0,18±0,05*
22:6(n-3)	3,05±0,13	3,34±0,17	2,36±0,39	2,59±0,32	2,60±0,41	1,18±0,09*
∑(n-3) ПНЖК	12,17±0,49	12,35±0,33	8,98±1,29	9,94±1,48	10,28±1,51	5,11±0,28*
∑ПНЖК	16,99±0,96	16,69±0,42	13,19±1,38	14,04±1,62	14,27±1,67	8,58±0,40*
∑(n-3)/∑(n-6) ПНЖК	4,01±0,23	4,30±0,16	3,29±0,46	3,89±0,52	4,16±0,44	2,36±0,03*
∑(n-6)/∑(n-3) ПНЖК	0,25±0,02	0,23±0,01	0,32±0,05	0,27±0,03	0,25±0,03	0,42±0,01*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,58±0,01	0,55±0,01	0,52±0,07	0,51±0,01	0,46±0,02	0,35±0,01
16:0/18:1(n-9)	1,41±0,02	1,40±0,02	1,57±0,06	1,59±0,05	1,64±0,03	1,66±0,01
∑22:1/∑20:1	1,01±0,00	1,05±0,03	1,11±0,06	1,06±0,04	1,03±0,02	1,03±0,07

Примечание – * – содержание достоверно ($p \leq 0,05$) отличается от такового в липидном мешке у рыб, выловленных днем.

Таким образом, впервые представлена сравнительная эколого-биохимическая характеристика по липидному статусу тканей и органов (мышцы, печень, гонады) половозрелых особей (самок) *L. maculatus*, обитающего в крупных заливах (фьордах) Западного Шпицбергена – Ис-фьорд и Конгс-фьорд в сезонном аспекте (июль – лето, октябрь – осень, январь – зима, частично апрель – зимне-весенний период). Приводится обсуждение связи сезонной динамики липидных показателей в разных тканях и органах рыб, отражающее общий ход репродукции и его специфику в зависимости от воздействия и флуктуации экологических факторов среды. Впервые проведено сравнение липидных спектров у двух видов рыб семейства Стихеевые – *L. maculatus* и *Lumpenus fabricii*, обитающих в арктической и субарктической акватории (о. Западный Шпицберген и Белое море).

Впервые проведен паразитологический анализ половозрелых особей пятнистого лептоплина, обитающего в акватории Западного Шпицбергена и представлены сведения о встречаемости и интенсивности заражения исследуемого вида некоторыми таксономическими группами паразитов, позволяющие показать особенности экологии и трофических отношений в морских сообществах архипелага Шпицберген.

В настоящей работе впервые представлены результаты сезонной динамики липидов и их ЖК-компонентов в мышцах и липидном мешке молоди лептоплина, обитающего в заливе Конгс-фьорд в летний, зимний и весенний сезоны в Арктике, при этом особое внимание уделено адаптации липидов молоди рыб к сезонным вариациям температуры и фотопериода (абиотические факторы), а также важному биотическому фактору, связанному с количеством, видовым составом и доступностью пищевых объектов. Биохимический анализ проведен для типично пелагической L3 стадии развития молоди *L. maculatus*, являющейся преимущественно зоопланктофагом. Ранее были исследованы компенсаторные биохимические реакции на уровне липидов и их ЖК-компонентов у молоди пятнистого лептоплина при действии экологических факторов среды (температура, соленость, скорость течений, качественный и количественный состав кормовых объектов и др.) в разных биотопах фьордов Западного Шпицбергена отдельно в летний и зимний периоды (Мурзина, 2010; Пеккоева и др., 2017; 2018). Впервые показана динамика липидов «липидного мешка» - особого образования тела у молоди лептоплина в разные сезоны года. Даны представления о его физиолого-

биохимической функции в процессах роста и развития, обеспечения полноценной адаптации молоди к специфическим условиям обитания в арктических водах.

Впервые проведено сравнительное исследование суточной динамики липидного и ЖК-профиля у молоди лептоклина (L2, L3, L4, L4*, L5 стадий развития и являющихся звеньями пелагической (L2, L3, L4) и бентосной (L4, L4*, L5) пищевой цепи из залива Конгс-фьорд в условиях полярной ночи. Суточная динамика липидных компонентов может рассматриваться как один из механизмов генетически детерминированной онтогенетической и экологически ориентированной фенотипической разнокачественности жизненной стратегии вида, направленной на поддержание его существования в конкретных условиях среды и адаптацию к ним.

Проведенные исследования позволили выявить общие и специфические особенности биологии данного вида рыб, представителя арктической ихтиофауны, семейства Стихеевые, обитающего в экологических условиях акватории архипелага Шпицберген.

**ГЛАВА IV. ЛИПИДЫ И ИХ ЖИРНОКИСЛОТНЫЕ КОМПОНЕНТЫ У
ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *Gasterosteus aculeatus* L. БЕЛОГО МОРЯ В
ОТДЕЛЬНЫЕ ПЕРИОДЫ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА
(РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД)**

Биохимические исследования трехиглой колюшки, обитающей в Белом море, крайне фрагментарны. Изучение эколого-биохимического статуса этой рыбы может дать дополнительную информацию для понимания биологии этого вида, его адаптивных возможностей и потенциала. Так, с участием липидов происходит выбор таких механизмов компенсаторных реакций рыб в течение годового цикла, которые наилучшим образом обеспечивают адаптацию к среде.

Характеристика мест обитания (мест сбора проб) и основные гидрологические показатели представлены в соответствующем разделе Главы II. Материал и методы.

4.1. Липидный статус печени и гонад самок трехиглой колюшки из разных нерестилищ Белого моря: роль липидных компонентов в физиолого-биохимических адаптациях к различным условиям среды

Изучен липидный статус печени и гонад взрослой колюшки из трех нерестилищ – лагуна Колюшковая и губа Сельдяная (Кандалакшский залив), губа Конюхова (Онежский залив) Белого моря. Содержание ОЛ было в пределах от 14,35% до 20,05% сухой массы с доминированием структурных ФЛ – от 10,77% до 14,59% и 10,12%-13,94% соответственно (таблица 27).

Таблица 27 – Содержание ОЛ и липидных классов (ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС) (% сухой массы) в гонадах и печени самок трехиглой колюшки из трех нерестилищ

Место обитания	Губа Конюхова		Лагуна Колюшковая		Губа Сельдяная	
	Гонады	Печень	Гонады	Печень	Гонады	Печень
Кол-во проб	10	10	12	12	12	12
ОЛ	20,05±0,89	17,03±0,79*	17,14±0,91 ^A	15,47±0,77	14,35±0,58 ^{BC}	15,56±0,65
ФЛ	13,94±1,21	14,59±0,71	11,96±0,88	10,77±0,69 ^A	10,12±0,25 ^B	12,40±0,57* ^B
ТАГ	4,53±0,68	1,43±0,43*	2,77±0,44 ^A	1,32±0,21*	1,52±0,27 ^{BC}	0,83±0,16*
ЭХС	0,30±0,10	0,22±0,08	0,66±0,17	1,51±0,37* ^A	0,86±0,14 ^B	0,89±0,17 ^B
ХС	1,28±0,31	0,79±0,12	1,75±0,28	1,87±0,28 ^A	1,86±0,32	1,44±0,32
ХС/ФЛ	0,10±0,03	0,06±0,01	0,18±0,05	0,19±0,04 ^A	0,19±0,03 ^B	0,12±0,03
ТАГ/ФЛ	0,38±0,08	0,10±0,03*	0,24±0,04	0,13±0,02*	0,15±0,03 ^B	0,06±0,01* ^C

Примечание – Значения представлены в виде $M \pm m$. * – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между гонадами и печенью; ^A – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между особями, обитающими в губе Конюхова и Лагуне Колюшковой; ^B – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между особями, обитающими в губе Конюхова и Сельдяной губе; ^C – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между особями, обитающими в Лагуне Колюшковой и Сельдяной губе.

Высокое содержание ОЛ у трехиглой колюшки обеспечивает процессы генеративного синтеза и определяет качество зрелой икры в период преднерестового нагула самок. Кроме того, самки продолжают питаться во время нереста, что определяет липидный статус ооцитов и их качество. Таким образом, преднерестовые нагулы колюшки в условиях нерестилищ оказывают влияние на формирование половых продуктов и готовность самок к нересту. В некоторых работах (Baker et al., 2015), обсуждается взаимосвязь возраста нерестящейся колюшки, сроков нереста, качества

икры и поведенческих реакций у трехиглой колюшки в зависимости от качественного и количественного состояния энергетических резервов в организме. Недостаточное жиронакопление у самок колюшки может приводить к пропуску нереста. Известно (Newsome, Leduc, 1975), что у желтого окуня недостаток липидов у самок приводит к их дефициту в ооцитах, в результате чего жизнеспособность эмбрионов и личинок, успешность эмбриогенеза, который проходит в условиях зимы, резко снижается.

Установленный относительно высокой уровень ОЛ в гонадах колюшки может косвенно указывать на то, что развитие ооцитов происходит очень быстро, при высоких скоростях обмена веществ и накопления желтка в вителлогенезе (Шатуновский, 1980) для формирования метаболически активной икры, как было показано для мойвы (Карамушко, 2007). Результаты гистоморфологического анализа гонад колюшки трехиглой свидетельствуют о том, что самки пришедшие на нерест характеризуются наличием ооцитов разных генераций (превителогенные разных стадий развития, вителогенные ооциты), при этом доминирующее состояние – вителлогенез. Самки пришедшие на нерест гетерогенны по состоянию ооцитов. Наличие более, чем двух генераций ооцитов указывает на порционный нерест (рисунок 35).

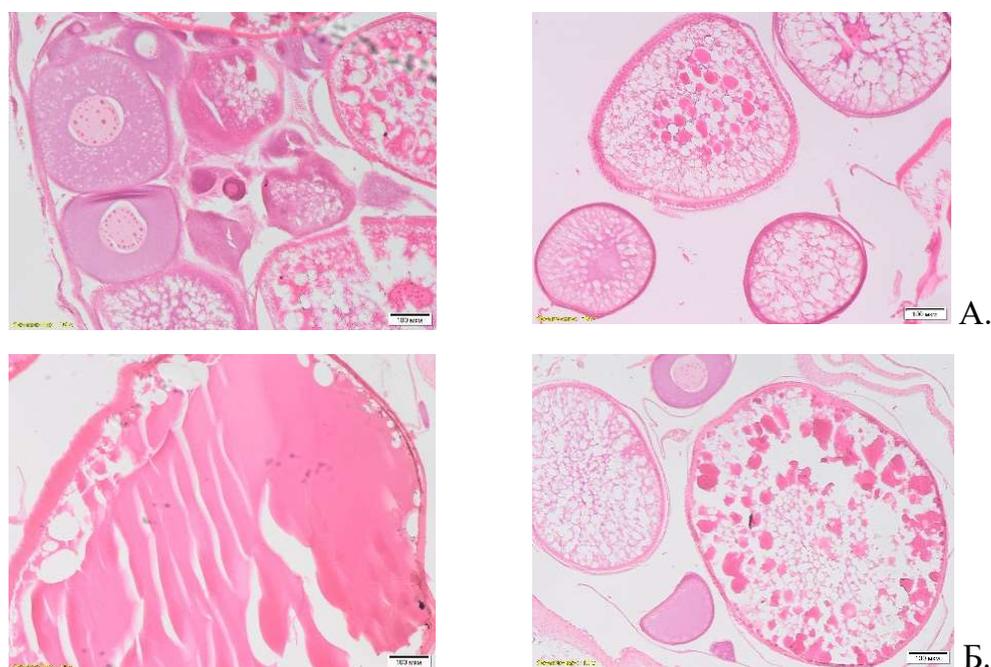


Рисунок 35 – Гистологический анализ гонад колюшки трехиглой

(А – состояние ооцитов у самок, которые провели на нерестилище около 1,5 недели после миграции из моря в прибрежную зону на нерест; Б – состояние ооцитов у нерестящихся самок). Шкала: 100 мкм. Окраска: гематоксилин-эозин

Установлено достоверное различие по уровню ОЛ у колюшки трех выборок, минимальное их количество показано для рыб из губы Сельдяная (таблица 27). Известно, что в ходе нереста жирность рыб снижается, поэтому полученные результаты могут косвенно свидетельствовать о том, что рыбы на данном нерестилище находились в состоянии активного нереста, при этом в силу благоприятных погодных условий, возможно, была отмечена вторая волна нереста, которая обычно не наблюдается.

Компонентный анализ по основным липидным классам в печени и гонадах трехиглой колюшки из трех нерестилищ показал разделение рыб на три группы и их «вытянутость» по осям, четко формируется только группировка колюшки из губы Сельдяной, которую дополняют несколько рыб из губы Конюхова и Колюшковой лагуны (рисунок 36, 37). Полученные результаты могут свидетельствовать в пользу гетерогенности исследованных группировок рыб на нерестилищах за счет различий активности метаболических процессов (пластического и энергетического обмена), связанных с репродуктивной функцией. Основной вклад в первую компоненту (97% и 99% вариации для печени и гонад соответственно) вносят: для печени – ФЛ (0,91), для гонад – ФЛ (0,77) и ТАГ (0,61), во вторую компоненту – ТАГ (0,99) для печени и ХС (0,66), ФЛ (0,51) против ТАГ (-0,48) для гонад.

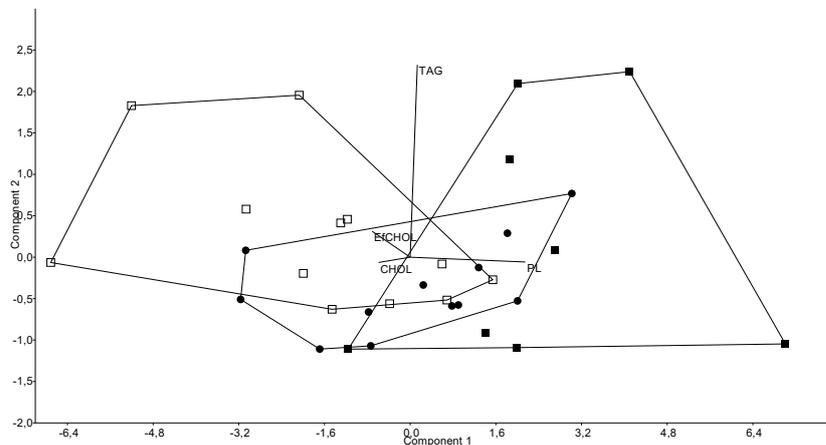


Рисунок 36 – Компонентный анализ по основным липидным классам (ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС) печени трехиглой колюшки из трех нерестилищ

Условные обозначения – «пустой квадрат» – рыбы из Колюшковой лагуны, «черный квадрат» - рыбы из губы Конюхова, «черный круг» – рыбы из Губы Сельдяная.

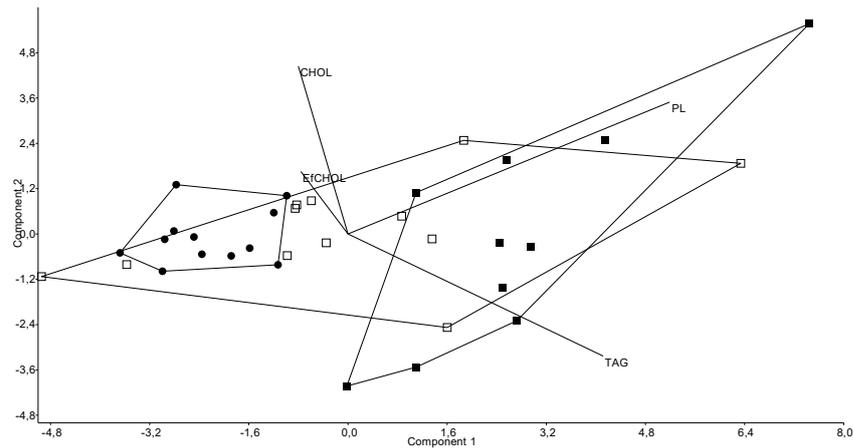


Рисунок 37 – Компонентный анализ по основным липидным классам (ФХ, ТАГ, ЭХС, ХС) гонад трехиглой колюшки из трех нерестилищ

Условные обозначения – «пустой квадрат» - рыбы из Колюшковой лагуны, «черный квадрат» – рыбы из губы Конюхова, «черный круг» – рыбы из Губы Сельдяная.

Стабильно высокое содержание суммарных ФЛ в печени и гонадах у колюшки из разных нерестилищ может свидетельствовать о консервативности генетически детерминированных процессов, направленных на поддержание структурно-функционального состояния биомембран организма в пределах физиологического оптимума на данном этапе жизненного цикла. Биохимическими механизмами адаптации с участием липидов у колюшки в условиях различающейся температуры и солености в исследованных местообитаниях являются изменение индекса ХС/ФЛ, а также количественного содержания отдельных ФЛ-классов (за счет ФС, ФЭА). За счет совокупности компенсаторных биохимических механизмов обеспечивается ряд структурных переходов в биомембранах (Крепс, 1981; Puskas et al., 2004), в результате чего изменяется активность (или происходит ингибирование) мембраносвязанных ферментов.

Индекс ХС/ФЛ в печени и гонадах колюшки из губы Конюхова (Онежский залив) был понижен, но другой значимый индекс, характеризующий степень обмена энергетических и структурных липидов ТАГ/ФЛ, особенно в гонадах, был выше по сравнению с таковым у рыб из Кандалакшского залива (таблица 27). В печени колюшки из трех исследуемых нерестилищ содержание структурных ФЛ по сравнению с запасными ТАГ было выше в 8,2-14,9 раз, а в гонадах – в 3,1 – 6,7 раз. Полученный

результат может указывать на высокую синтетическую активность гепатоцитов печени, в которых синтезируется основной белок – вителлогенин, который с током крови попадает в развивающиеся ооциты. Полученные в ходе анализа липидных классов данные можно связать с результатами, которые продемонстрированы в ходе проведения компонентного анализа свидетельствующие о гетерогенности рыб на нерестилищах, таким образом интенсивность метаболизма у рыб, обитающих в исследованных местообитаниях, различается.

Пониженное содержание запасных ТАГ в печени и гонадах колюшки (от 0,83% до 1,43% и от 1,52 до 4,53% сухого вещества соответственно) связано с экологическими особенностями размножения: непродолжительным эмбриогенезом (от 4 до 27 суток, в зависимости от температуры) (Vakes et al., 1995); в то время как у рыб с длительным периодом развития, таких как лососевые, уровень ТАГ обычно значительно выше (до 15,0% сухой массы). Известно, что уровень ОЛ, и особенно количество в них энергоемких ТАГ, обеспечивают эмбриональное развитие и определяет эврибионтность организма. Низкое содержание ТАГ у трехглазой колюшки из исследованных нерестилищ связано с быстрым развитием эмбриона и быстрым переходом личинки на экзогенное питание. Низкий уровень запасных липидов у колюшки компенсируется особым ЖК-профилем (по качеству и количеству) и повышенным содержанием суммарных ФЛ. Использование тех или иных липидов и их ЖК в процессе эмбриогенеза и постэмбрионального развития различается и варьирует у разных видов рыб и зависит от типа ооцитов и экологических условий развития: у ооцитов с высоким количеством нейтральных липидов – атлантический лосось, морской окунь, осетр, используются в первую очередь именно эти липиды (Gershanovich, 1991), тогда как ооциты богатые фосфоглицеридами (сельдь, лещ) – используется преимущественно ФХ (Sargent et al., 1989). К последней группе относится и колюшка, в зрелых ооцитах которой доминируют ФЛ, за счет ФХ.

Сравнительно высокий липидный статус по уровню ОЛ, в том числе запасных энергоемких ТАГ, а также показателя характеризующего соотношение процессов синтеза энергетических и структурных липидов – ТАГ/ФЛ, установлен в гонадах колюшки из губы Конюховка по сравнению с таковыми у рыб из заливов Сухая лагуна и губа Сельдяная (в последней наиболее низкий). Полученные результаты, вероятно, указывают на различия трофических условий исследованных местообитаний.

Таблица 28 – Жирнокислотный состав (% от суммы ЖК) в гонадах и печени самок трехиглой колюшки из трех нерестилищ

Место обитания	Губа Конюхова		Лагуна Колюшковая		Губа Сельдяная	
	Гонады	Печень	Гонады	Печень	Гонады	Печень
Кол-во проб	10	10	12	12	12	12
14:0	3,48±0,24	1,97±0,31*	3,11±0,19	2,44±0,19*	2,71±0,25	2,40±0,35
16:0	24,98±1,09	19,45±1,27*	24,42±1,65	22,39±0,63	25,28±0,61	24,63±1,46
18:0	5,13±0,26	7,99±0,54*	4,70±0,44	5,42±0,15 ^{*A}	6,69±0,30	8,95±0,49 ^{*BC}
∑ НЖК	35,35±1,37	31,19±1,49*	33,85±2,31	32,58±0,62	36,65±0,92	39,01±1,78*
16:1(n-7)	9,99±0,57	4,26±0,57*	8,14±0,45	3,82±0,28*	5,90±0,44	4,34±0,59*
18:1(n-9)	12,84±0,75	9,77±0,70*	14,14±0,70	13,29±0,55	11,11±0,52 ^B	9,12±0,80*
18:1(n-7)	5,40±0,22	5,82±0,30	5,19±0,32	4,88±0,13	4,19±0,23	5,24±0,50*
20:1(n-9)	1,53±0,17	1,30±0,15*	1,97±0,14	2,32±0,22 ^{*A}	0,88±0,12 ^C	0,62±0,13 ^{*BC}
22:1(n-11)	0,30±0,04	0,42±0,07	0,53±0,09 ^A	1,06±0,19 ^{*A}	0,17±0,02 ^{AB}	0,25±0,11 ^{*BC}
∑МНЖК	32,82±1,62	23,86±1,24*	33,30±1,60	28,87±0,93*	25,26±0,87	22,37±1,53*
18:2(n-6)	1,52±0,14	1,00±0,10*	1,13±0,17	0,95±0,12	1,80±0,28	1,65±0,21
20:4(n-6)	1,52±0,14	2,36±0,17*	0,88±0,10 ^A	1,16±0,08*	2,37±0,24 ^{BC}	1,98±0,21*
∑(n-6) ПНЖК	3,81±0,27	4,09±0,15*	2,63±0,22 ^A	2,72±0,17 ^A	4,93±0,53 ^{BC}	4,46±0,52 ^C
18:3(n-3)	0,36±0,03	0,20±0,03*	0,33±0,04	0,20±0,02*	0,55±0,07	0,50±0,06
18:4(n-3)	0,77±0,06	0,61±0,11*	0,77±0,09	0,37±0,03 ^{*A}	0,62±0,08	0,58±0,08 ^B
20:5(n-3)	10,21±0,99	14,60±0,83*	9,19±1,23	10,03±0,37 ^A	11,94±0,51	11,15±1,01 ^B
22:5(n-3)	3,79±0,38	4,28±0,33	3,09±0,37	3,35±0,14	3,78±0,24	3,13±0,34
22:6(n-3)	10,81±1,21	19,07±1,26*	14,62±2,15	19,57±0,92*	14,31±1,09 ^C	16,35±2,14 ^{BC}
∑(n-3) ПНЖК	27,23±2,34	39,86±1,80*	29,51±3,86	35,06±1,27*	32,47±1,04	33,18±3,13
∑ПНЖК	31,76±2,48	44,91±1,93*	32,82±3,85	38,51±1,17*	38,03±0,66	38,59±2,99
∑(n-3)/∑(n-6) ПНЖК	7,22±0,59	9,77±0,40*	11,34±1,41	13,51±0,99	7,63±0,94	8,46±1,11
∑(n-6)/∑(n-3) ПНЖК	0,15±0,01	0,10±0,00*	0,12±0,02 ^A	0,08±0,02	0,16±0,02 ^B	0,15±0,03 ^C
16:0/18:1(n-9)	2,00±0,14	2,08±0,19	1,72±0,05 ^A	1,71±0,07 ^A	2,36±0,17 ^B	2,86±0,20 ^{BC}

Примечание – Значения представлены в виде: $M \pm m$. * – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между гонадами и печенью; ^A – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между особями, обитающими в губе Конюхова и Колюшковой Лагуны; ^B – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между особями, обитающими в губе Конюхова и Сельдяной губе; ^C – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между особями, обитающими в Колюшковой Лагуны и Сельдяной губе.

Отличительной особенностью ЖК-статуса трехиглой колюшки является доминирование ПНЖК в печени и гонадах. Наибольшее содержание показано для ПНЖК (n-3) семейства за счет незаменимых ДГК (в пределах 16,35 – 19,57% от суммы ЖК в печени и 10,81 – 14,62% в гонадах) и ЭПК (в пределах 10,03 – 14,60% от суммы ЖК в печени и 9,19 – 11,94% в гонадах). Высокое содержание ПНЖК характерно для морских рыб северных морей и в значительной степени определяется их рационом питания (Arts et al., 2009). Среди многообразия функций ПНЖК и с учетом эвригалинности колюшки

обращает внимание, что (n-3) ПНЖК принимают участие в эффективной осморегуляции клеток в среде с повышенной соленостью и при ее вариациях (Рипатти и др., 2001). Известна корреляция между содержанием (n-3) ПНЖК в пище и функциональным состоянием многих органов и систем организма – репродуктивные органы, нервная и зрительная системы (Когтева, Безуглов, 1998; Oda et al., 2005). Недостаточное содержание ПНЖК в пище может вызвать угнетение репродуктивной функции, замедление соматического и генеративного роста рыб.

Индекс $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК достоверно выше в печени и гонадах колюшки из Колюшковой лагуны по сравнению с таковыми из других местообитаний. Эти отличия могут быть связаны не только с разными трофическими условиями, но и различиями абиотических факторов (температуры, солености), которые могут влиять на физиолого-биохимические механизмы адаптации на уровне липидного статуса. Так, в работе К.А. Иодума с сотрудниками (Youdim et al., 2000) особое внимание уделяется не количеству ПНЖК (n-3) и (n-6) семейств, а их оптимальному соотношению, ввиду существования конкурентных путей синтеза в процессе метаболизма. Известно, что сдвиг оптимального соотношения $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК в пище рыб негативно влияет на их рост, состояние репродуктивной системы, оплодотворяемость икры и жизнеспособность личинок (Meinhelt et al., 1999; Arts Kohler, 2009). У исследованных рыб (в печени и гонадах) из Сельдяной губы отмечена более высокая интенсивность обмена липидов, оцениваемая по значениям индекса 16:0/18:1(n-9) ЖК, по сравнению с таковой у рыб других местообитаний.

Дискриминантный анализ, где в качестве переменных были выбраны суммы основных классов ЖК – НЖК, МНЖК, (n-9) ПНЖК, (n-7) ПНЖК, (n-6) ПНЖК, (n-4) ПНЖК, (n-3) ПНЖК, ПНЖК (% от суммы ЖК) в гонадах и печени трехиглой колюшки из исследованных местообитаний, выявил разделение исследованных выборок рыб на три группы по принадлежности к нерестилищу (рисунок 38 и 39).

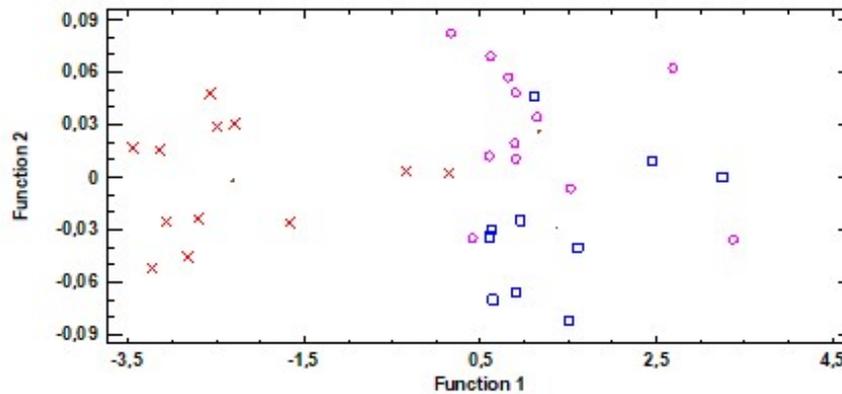


Рисунок 38 – Распределение особей трехиглой колюшки из трех выборок в координатах дискриминантных функций, рассчитанных на базе сумм основных классов ЖК – НЖК, МНЖК, (n-9) ПНЖК, (n-7) ПНЖК, (n-6) ПНЖК, (n-4) ПНЖК, (n-3) ПНЖК, ПНЖК (% от суммы ЖК), гонады

Условные обозначения – «квадрат» – губа Конюхова, «крест» – губа Сельдяная, «круг» – лагуна Колюшковая.

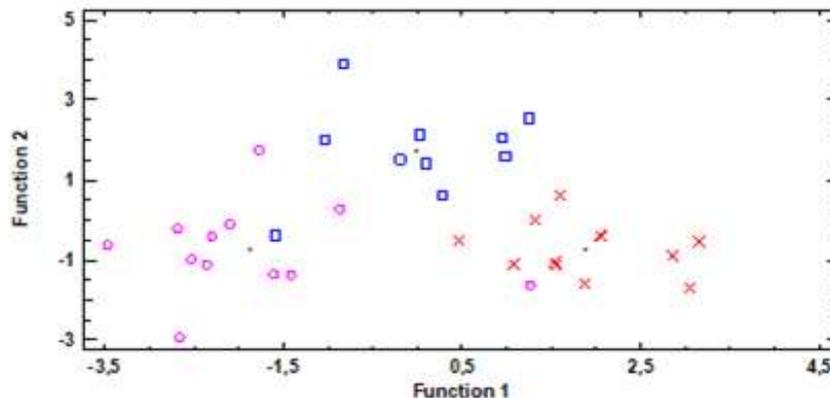


Рисунок 39 – Распределение особей трехиглой колюшки из трех выборок в координатах дискриминантных функций, рассчитанных на базе сумм основных классов ЖК – НЖК, МНЖК, (n-9) ПНЖК, (n-7) ПНЖК, (n-6) ПНЖК, (n-4) ПНЖК, (n-3) ПНЖК, ПНЖК (% от суммы ЖК), печень

Условные обозначения – «квадрат» – губа Конюхова, «крест» – лагуна Колюшковая, «круг» – губа Сельдяная.

Первая дискриминантная функция определяет 66% изменчивости исследуемых объектов (критерий Вилкса $\lambda=0,11$, $p=0,0000$), вторая дискриминантная функция – 33% ($\lambda=0,42$, $p=0,0029$). Расположение объектов в пространстве первой и второй дискриминантной функции (рисунок 39) демонстрирует четкое отличие ЖК-профиля гонад колюшки, обитающей в губе Сельдяной, незначительное смешение рыб из двух других нерестилищ. Размещение значений для печени колюшки в пространстве дискриминантных функций обозначает три отдельные группировки. Наибольший вклад в разделение вносят НЖК и МНЖК, что указывает на взаимосвязь ЖК-состава исследованных органов с таковыми кормовых объектов. МНЖК чаще всего рассматриваются с позиции их энергетической значимости.

Высокое содержание МНЖК является специфической особенностью ЖК-состава арктических морских рыб. Повышенное содержание МНЖК, за счет 16:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК, в гонадах колюшки из исследованных местообитаний по сравнению с печенью коррелирует и с более высоким уровнем запасных ТАГ, основными ЖК-компонентами которых они являются. Депонирование энергетических липидов, в определенных физиологических пределах, в гонадах связано с подготовкой организма к нересту, что можно рассматривать, как адаптивную стратегию, обеспечивающую дальнейшее оптимальное развитие эмбриона и повышение выживаемости личинок. В работе на камбале (Rainuzzo, 1993) показано, что утилизация МНЖК, а также 22:6(n-3) ЖК, уровень которой был значимо высоким в гонадах колюшки, происходит преимущественно на ранних стадиях эмбриогенеза, когда желток не полностью утилизирован, и в только что выклюнувшейся личинке, не перешедшей на экзогенное питание; жирные кислоты 22:6(n-3) и 20:4(n-6) избирательно удерживаются в ФЭА, а расход других ЖК, включая 20:5(n-3), идет быстрее. Более того, обращает внимание повышенный уровень запасных ТАГ и 16:1(n-7) МНЖК (таблица 27 и 28), имеющих пищевое происхождение, в гонадах рыб из губы Конюхова (Онежский залив), что может указывать на отличающиеся экологические условия данного местообитания и стратегию репродукции рыб. Можно предположить, что накопление ТАГ и определенных ЖК будет определять дальнейшее развитие эмбриона и личинки за счет обеспечения необходимыми энергетическими компонентами, особенно в первые дни после вылупления. При исследовании ряда некоторых других рыб (семги, пинагора, трески и т.д.) была отмечена прямая корреляция

между размерами, массой зародышей и исходным запасом в яйцах энергоемких веществ (Новиков, 2000).

Специфичность ЖК-состава (в основном МНЖК и ПНЖК) в значительной степени определяется трофическими условиями (Carta et al., 2002). Так, отдельные МНЖК являются биомаркёрами для некоторых гидробионтов (Viso, Marty, 1993; Viron et al., 2000; Graeve et al., 2008). Проведен дискриминантный анализ печени и гонад по отдельным ЖК, в том числе являющихся биомаркёрными, а также эссенциальным ЖК: 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-9), 20:1(n-9), 22:1(n-11), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 20:5(n-3), 22:5(n-3), 22:6(n-3) (рисунок 40 и 41).

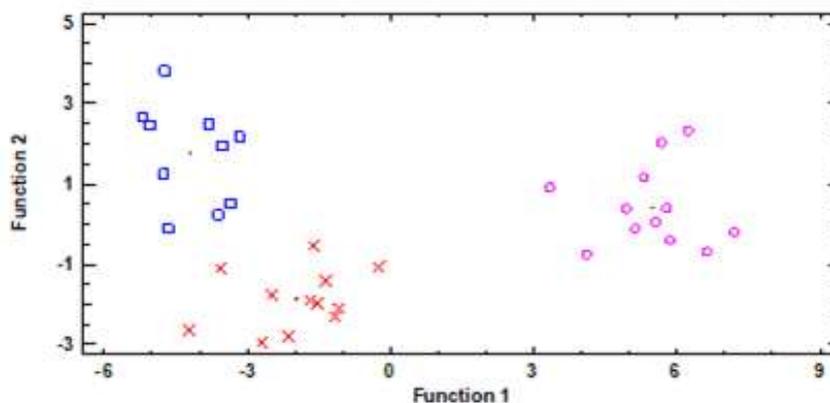


Рисунок 40 – Распределение особей трехиглой колюшки из трех выборок в координатах дискриминантных функций, рассчитанных на базе отдельных ЖК: 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-9), 20:1(n-9), 22:1(n-11), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 20:5(n-3), 22:5(n-3), 22:6(n-3), гонады

Условные обозначения как на рисунке 39.

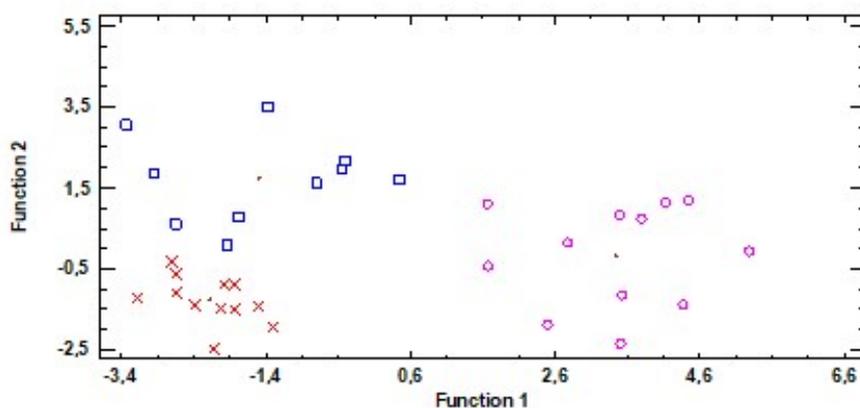


Рисунок 41 – Распределение особей трехиглой колюшки из трех выборок в координатах дискриминантных функций, рассчитанных на базе отдельных ЖК: 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-9), 20:1(n-9), 22:1(n-11), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 20:5(n-3), 22:5(n-3), 22:6(n-3), печень

Условные обозначения как на рисунке 39.

Дискриминация гонад по ЖК-профилю происходит с наиболее значимым различиями по незаменимой арахидоновой, 20:4(n-6) ЖК ($F=20,18$, критерий Вилкса $\lambda=0,43$, $p=0,0000$), преимущественно пищевым 16:1(n-7) и 16:1(n-9) ($F=12,67$, $\lambda=0,23$, $p=0,0000$ и $F=8,78$, $\lambda=0,15$, $p=0,0000$), а также 18:3(n-3) и 18:2(n-6) ЖК ($F=4,76$, $\lambda=0,11$, $p=0,0000$ и $F=5,79$, $\lambda=0,08$, $p=0,0000$). Известно, что уровень эссенциальных ЖК в зрелой икре, в частности арахидоновой ЖК, 20:4(n-6), у самок красного горбыля (*Sciaenops cellatus*) тесно связан с качеством пищи в нерестовый период и может изменяться от 2-х до 16 дней (Fuiman, Faulk, 2013). Тем самым, сезонное накопление и трансформация необходимых для онтогенеза ЖК-компонентов, особенно незаменимых, у этого вида рыбы и, возможно, у трехиглой колюшки, совпадают с качественным и количественным состоянием кормовых объектов, чтобы обеспечить формирование как качественного ооцита, по уровню энергетических резервов и пластических компонентов, так и способствовать благоприятному дальнейшему развитию потомства в условиях определенного нерестилища.

Различия печени по ЖК-профилю происходят за счет пищевой ЖК 20:1(n-9) ($F=25,81$, $\lambda=0,36$, $p=0,0000$), которая в основном синтезируется зоопланктоном, а также

пищевой 16:1(n-9) ($F=9,36$, $\lambda=0,23$, $p=0,0000$), поступающей в организм рыбы, преимущественно за счет питания зоопланктоном и в меньшей степени за счет прямого питания фитопланктоном, который непосредственно продуцирует эту ЖК. Различия также поддерживаются за счет эссенциальной 18:3(n-3) ЖК ($F=15,29$, $\lambda=0,11$, $p=0,0000$) и 22:5(n-3) ЖК ($F=7,69$, $\lambda=0,08$, $p=0,0000$), а также 18:0 ($F=10,88$, $\lambda=0,06$, $p=0,0000$). Содержание ДПК в гонадах и печени колюшки было в пределах 3,09 – 4,28 % от суммы ЖК, что вполне можно рассматривать, как значимое количество, поскольку в других рыбах ее уровень варьирует в пределах от 1 до 3%.

Таким образом, выявлено высокое содержание ОЛ от 14,25% до 20,05% сухой массы в гонадах, при этом различия в количестве ОЛ и их основных классов может достоверно указывать на разную интенсивность и сроки нереста. Установлено варьирование уровня структурных ФЛ, но в большей степени, запасных ТАГ в гонадах, в том числе незаменимых ПНЖК – ДГК и ЭПК, а также МНЖК – 16:1(n-7). Различия могут быть связаны в первую очередь с отличием трофических условий нерестилищ. Повышенное содержание (n-3) ПНЖК за счет ДГК и ЭПК в гонадах самок трехиглой колюшки вероятнее всего связано с потребностью эмбрионов в этих ЖК.

Несмотря на то, что посленерестовое развитие гонад и, во многом, «определение» сроков нерестового хода у самок колюшки имеет место еще в зимние месяцы, формирование возрастной структуры и окончательное созревание ооцитов, готовых к оплодотворению происходит именно на последних этапах их преднерестового развития (в период нагула), в условиях (прежде всего, трофических) нерестилища. Гистоморфологический анализ гонад самок в преднерестовый период (рыбы, пришедшие с открытой части моря на нерест в прибрежье) демонстрирует гетерогенность самок по качеству гонад, что также связано с трофо-экологическими условиями нерестилищ. Более того, относительно высокий уровень ОЛ в гонадах колюшки может косвенно указывать на то, что развитие ооцитов происходит достаточно быстро и при высоких скоростях метаболизма, определяющего синтез и накопление желтка, состоящего из липидов и белков, и, в конечном счете, формирование метаболически активной икры. Более того, считается, что увеличение концентрации ДГК восстанавливает должный уровень активности мембраносвязанных ферментов при общем повышении уровня метаболизма (Brett, Muller-Navarra, 2003), что, по-видимому, характерно и для трехиглой колюшки.

4.2. Липидный и жирнокислотный спектр молоди трехиглой колюшки из разных нерестово-выростных участков Белого моря

Установлено, что по содержанию ОЛ молодь колюшки из двух исследованных местообитаний достоверно не различалась (9,75 и 9,98% сухой массы, в губе Сельдяная и лагуне Сухая соответственно) (рисунок 42). При этом, структурные липиды (ФЛ и ХС) доминировали в составе ОЛ (рисунок 43).

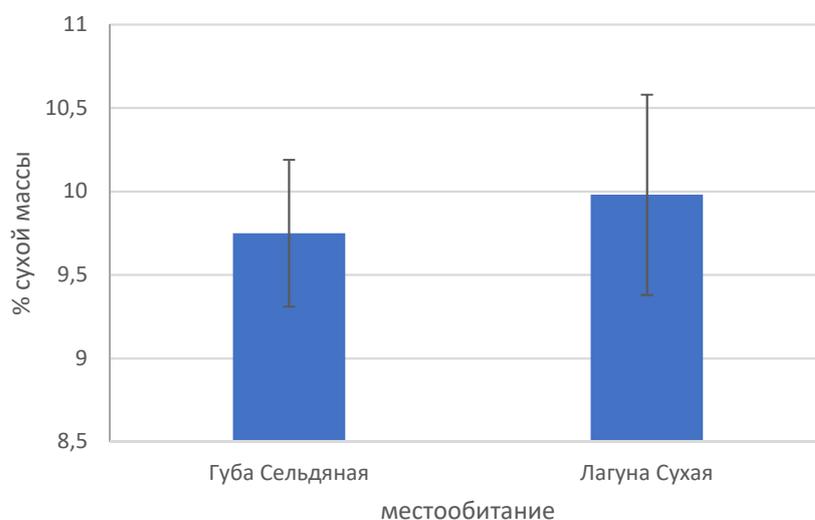


Рисунок 42 – Содержание общих липидов (% сухой массы) у молоди трехиглой колюшки из разных мест обитания (губы Сельдяной и лагуны Сухой)

При этом, молодь из Сухой лагуны характеризовалась достоверно высоким содержанием ФЛ и низким содержанием ТАГ по сравнению с таковыми у рыб из Сельдяной губы (6,40, 5,18% сухой массы и 0,50, 0,27% сухой массы соответственно) (рисунок 43). На процессы запасания и расходования липидов, главным образом энергетических ТАГ, в организме рыб оказывает влияние комплекс факторов, среди которых ведущую роль играют экологические – температурный режим и кормовая база (разнообразие видов, их массовость и питательная ценность) (Сидоров, 1983; Nochachka, Somero, 2002; Iverson, 2009).

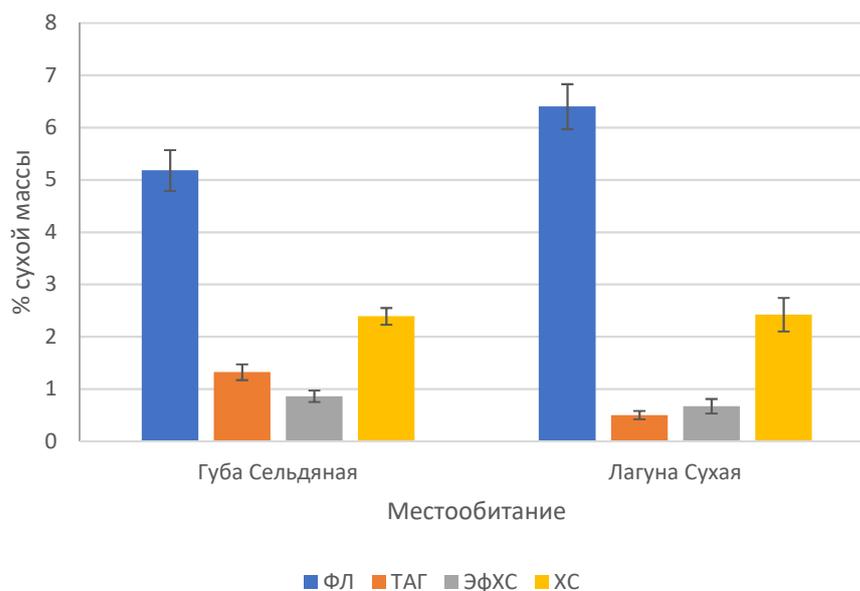


Рисунок 43 – Содержание липидных классов (ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС) (% сухой массы) у молоди трехиглой колюшки из разных мест обитания (губы Сельдяной и лагуны Сухой)

Более высокое содержание запасных ТАГ (в 2,6 раза) у молоди из Сельдяной губы в период активного роста отражает, скорее всего, более благоприятные условия питания (качественный состав пищи, ее обилие) и обеспечивает создание энергетических резервов в форме ТАГ, а также минорных энергетических липидов в форме ЭХС. Аккумуляция энергоемких липидов молодью в физиологических пределах имеет функциональное значение, определяя их высокую двигательную активность, в том числе в поисках пищи, а также потреблять больше корма, что способствует их быстрому росту и развитию (Нефедова и др., 2014; Немова и др., 2015).

Согласно данным литературы (Rybkina et al., 2016) рацион питания молоди колюшки в исследованных местообитаниях составляли планктонные организмы (инфузория *Helicostomella subulate*, копеподы *Acartia longiremis*, *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*) и бентосные (*Oligochaetae* и *Orthocladinae*). При этом, копеподы являлись основным кормовым объектом, однако их видовой состав различался: в Сухой лагуне это *A. longiremis*, а в губе Сельдяной – *T. longicornis* и *M. norvegica*. Не исключено, что установленные различия трофических условий, помимо различий других экологических факторов местообитаний, определяют разнокачественность липидных спектров у молоди трехиглой колюшки. Достоверное различие в содержании ФЛ у

молоди из разных биотопов может являться следствием адаптивных реакций молоди на различающиеся условия среды, в том числе на более высокую температуру в мелководной лагуне Сухая.

Трофо-экологические условия местообитаний молоди колюшки во многом влияют на их физиолого-биохимическое состояние, в том числе на уровень липидов (в большей степени энергетических ТАГ), выполняющих важные функции в серии метаболических процессов. Необходимо отметить, что в генетическом отношении колюшка из нерестилищ, расположенных на расстоянии нескольких километров друг от друга, существенно не отличается, т.к. она зимует довольно далеко от берегов, и в лагуне остаются только единичные экземпляры (Т.С. Иванова, М.В. Иванов, Д.Л. Лайус, неопубл. дан.). Поэтому предпосылки для популяционной структурированности колюшки в столь небольших географических масштабах отсутствуют.

Жирнокислотный спектр ОЛ молоди колюшки из двух местообитаний заметно различался. Рыбы из Сельдяной губы по сравнению с таковыми из Сухой лагуны характеризовались доминированием и более высоким содержанием ПНЖК (44,08 и 34,10% от суммы ЖК) с преобладанием ПНЖК (n-3) семейства, в основном за счет ДГК (23,30 и 13,03% от суммы ЖК), а также ЭПК (8,03 и 5,30%) (таблица 29).

Таблица 29 – Жирнокислотный состав молоди (% от суммы ЖК) трехиглой колюшки из разных мест обитания (губы Сельдяной и лагуны Сухой)

Место обитания	Губа Сельдяная	Лагуна Сухая
Кол-во проб	14	14
14:0	2,67±0,12	3,81±0,37*
16:0	17,91±0,40	20,24±0,96*
18:0	5,83±0,18	7,61±0,46*
ΣНЖК	30,23±0,54	37,10±1,69*
16:1(n-9)	0,99±0,05	1,20±0,10
16:1(n-7)	2,68±0,15	2,90±0,34
16:1(n-5)	0,22±0,01	0,17±0,01
17:1(n-7)	0,62±0,03	1,06±0,14*
18:1(n-9)	7,48±0,17	7,89±0,33
18:1(n-7)	2,29±0,11	2,47±0,12
20:1(n-9)	5,30±0,88	6,08±0,65
20:1(n-7)	0,18±0,02	0,27±0,03*

Продолжение таблицы 29

22:1(n-11)	5,06±0,91	5,78±0,71
22:1(n-9)	0,74±0,11	0,90±0,20
∑МНЖК	25,56±1,75	28,73±3,45
18:2(n-6)	1,03±0,08	1,37±0,18
20:4(n-6)	1,16±0,09	1,62±0,19*
∑(n-6) ПНЖК	5,06±0,44	6,18±0,77
18:3(n-3)	0,74±0,10	2,29±0,39*
18:4(n-3)	1,04±0,11	0,89±0,12
20:5(n-3)	8,03±0,33	5,30±0,61*
22:5(n-3)	2,22±0,13	2,33±0,25
22:6(n-3)	23,30±0,66	13,03±1,53*
∑(n-3) ПНЖК	37,24±1,18	26,09±2,51*
∑ПНЖК	44,08±1,39	34,10±2,83
∑(n-3)/∑(n-6)	7,92±0,59	4,65±0,54*
16:0/18:1(n-9)	2,40±0,04	2,57±0,09*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,72±0,1	1,67±0,017*

Примечание – данные представлены в виде $M \pm m$. * - значения достоверно различаются ($p \leq 0,05$; ANOVA).

У молоди колюшки из Сельдяной губы по сравнению с таковой из лагуны Сухая установлен и более высокий индекс $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК (7,92 и 4,65 соответственно). У особей из Сельдяной губы была ниже доля эссенциальной линоленовой 18:3(n-3) ЖК (0,74 и 2,29% от суммы ЖК соответственно) и более низкий показатель отношения эссенциальных 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК, что указывает на ее пониженный уровень в кормовых организмах. Однако, несмотря на низкий уровень «пищевой» 18:3(n-3) ЖК у молоди из Сельдяной губы, содержание ее метаболического производного 22:6(n-3) ЖК было в 1,8 раза выше, чем у таковых из Сухой лагуны.

Высокий уровень физиологически значимой ДГК у колюшки, возможно, связан с потреблением ими планктонных простейших (инфузории могут синтезировать ПНЖК, в том числе ДГК и другие ЖК) (Жукова, 2009). Действительно, доля инфузории *H. subulate* в питании молоди из Сельдяной губы была заметно выше, чем в Сухой лагуне (Rybkina et al., 2016). В литературе имеются сведения о тесной корреляции между содержанием ДГК в липидах половых продуктов производителей и выживаемостью развивающейся икры и молоди рыб (Kaitaranta, Linko, 1984; Tocher, 2003). Более высокий индекс $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК у молоди колюшки из губы Сельдяная имеет определенное функциональное значение для роста и развития молоди рыб, что было показано и в других работах (Нефедова и др., 2014; Немова и др., 2015; Pickova, 1998).

Отсутствуют достоверные различия между исследованными группировками рыб по содержанию суммарных МНЖК, в которых доминируют «пищевые» ЖК – 18:1(n-9), продуцируемая фитопланктоном, а также 20:1(n-9), 22:1(n-11) ЖК, которые синтезируются зоопланктоном, однако установлены достоверные различия по специфическим минорным ЖК: 17:1(n-7) и 20:1(n-7), которые имеют бактериальное происхождение – повышенное их содержание выявлено у особей из Сухой лагуны.

Таким образом, молодь трехиглой колюшки из исследованных нерестово-выростных местообитаний в Белом море различается по липидному и ЖК спектрам. Эти различия скорее всего отражают адаптивный ответ на разные экологические условия, поскольку генетические отличия колюшки из исследованных районов практически исключены. Можно полагать, что наиболее вероятным фактором установленных различий у молоди колюшки является специфика липидного и ЖК-состава доминирующих видов кормовых объектов в каждом из местообитаний.

4.3. Оценка жирнокислотного профиля общих липидов тканей и органов трехиглой колюшки Белого моря как потенциального источника биохимических компонентов функционального значения

Морские гидробионты Арктики и Субарктики обладают огромным потенциалом, который выражается в эволюционно сформированной способности синтезировать уникальные по своей структуре вещества, способствующие эффективной адаптации человека и животных к суровым условиям окружающей среды. К числу таких веществ относятся липиды, а также входящие в их состав ЖК, являющиеся одним из самых активно участвующих в развитии компенсаторных реакций компонентов у живых организмов, как в состоянии нормы, так и в состоянии стресса (March, 1993).

Водные беспозвоночные и рыбы содержат сложный и интересный набор ЖК, которые характеризуются высокой степенью ненасыщенности. Особо важными для здоровья человека являются длинноцепочечные (n-3) ПНЖК, среди которых выделяют ЭПК и ДГК, обладающие иммуномодулирующими, общеукрепляющими свойствами для человека, а также эффективно используемыми в терапии сердечно-сосудистых заболеваний (Horrocks, 1999; Wall et al., 2010; Bradbury, 2011; Valentini et al., 2017). Известно, что количество этих ЖК уменьшается при болезни Альцгеймера и других нейродегенеративных заболеваниях (Puskas et al., 2004), поэтому в последнее время разрабатываются основы и принципы в комплексной терапии таких заболеваний, коррективки когнитивных расстройств у человека, в том числе с применением ЖК морских гидробионтов. Так, существуют препараты российского производства, в основе которых жир трехиглой колюшки из Балтийского моря (<http://www.karotinali-m.com/>). Тем самым морские гидробионты северных морей являются перспективным сырьём при получении особо ценных биологически активных продуктов, которые повышают адаптивные возможности человека к условиям жизни в полярных и приполярных регионах.

Результаты анализа ЖК-состава ОЛ мышц, печени и гонад колюшки представлены в таблице 30.

Таблица 30 – Состав жирных кислот общих липидов (% от суммы ЖК) исследованных тканей и органов половозрелых особей трехиглой колюшки из губы Сельдяной (Белое море)

ЖК	Ткань		
	Мышцы	Печень	Гонады (самки)
Кол-во проб	16	17	11
14:0	4,88±0,20	2,6±0,19 ^A	2,65±0,10 ^A
16:0	15,09±0,39	15,95±0,64	16,84±0,25 ^A
18:0	2,59±0,11	3,94±0,29 ^A	4,44±0,53 ^A
ΣНЖК	24,26±0,36	24,53±1,02	26,47±0,95 ^A
16:1(n-7)	6,87±0,13	7,44±0,50	5,49±0,27 ^{AB}
18:1(n-9)	15,72±0,33	18,00±1,27	11,72±0,25 ^{AB}
18:1(n-7)	5,24±0,23	7,53±0,43 ^A	4,9±0,15 ^B
20:1(n-11)	2,43±0,39	1,36±0,17 ^A	0,88±0,14 ^A
20:1(n-9)	7,16±0,74	2,61±0,28 ^A	2,09±0,44 ^A
22:1(n-11)	5,72±0,46	1,04±0,11 ^A	0,91±0,18 ^A
22:1(n-9)	1,01±0,04	0,31±0,04 ^A	1,72±0,78 ^B
ΣМНЖК	46,57±0,75	41,27±2,17 ^A	30,12±1,02 ^{AB}
18:2(n-6)	1,82±0,04	1,52±0,08 ^A	1,2±0,07 ^{AB}
20:4(n-6)	0,51±0,02	0,64±0,07	1,2±0,07 ^{AB}
Σ(n-6) ПНЖК	3,38±0,07	3,43±0,13	3,49±0,09
18:3(n-3)	0,79±0,03	0,56±0,04 ^A	0,48±0,03 ^A
20:5(n-3)	5,27±0,22	10,1±0,41 ^A	15,54±1,20 ^{AB}
22:5(n-3)	3,01±0,09	2,56±0,21	3,45±0,18 ^{AB}
22:6(n-3)	11,89±0,35	9,81±1,40	16,12±0,73 ^{AB}
Σ(n-3) ПНЖК	23,75±0,49	25,77±1,81	38,02±2,16 ^{AB}
ΣПНЖК	29,07±0,50	34,16±1,31 ^A	43,36±1,95 ^{AB}
Σ(n-6)/Σ(n-3) ПНЖК	0,14±0,00	0,15±0,01	0,1±0,01 ^{AB}
16:0/18:1(n-9)	0,96±0,02	1,01±0,11	1,44±0,03 ^{AB}
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,43±0,01	0,37±0,01 ^A	0,41±0,03
ΣНЖК/ ΣПНЖК	0,84±0,01	0,72±0,02 ^A	0,64±0,06 ^A
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,28±0,02	0,49±0,10 ^A	1,04±0,09 ^{AB}
22:6(n-3)/18:3(n-3)	15,57±0,95	22,56±5,67	34,09±1,80 ^A

Примечание – ^A – достоверные ($p \leq 0,05$) отличия по содержанию отдельной ЖК между мышцами и печенью колюшки; ^B – достоверные ($p \leq 0,05$) отличия по содержанию отдельной ЖК между печенью и гонадами колюшки.

Уровень ОЛ в органах и тканях колюшки различался, что связано с их разной функциональной нагрузкой, оцениваемой по индексу интенсивности метаболизма ЖК 16:0/18:1(n-9). В мышцах и печени МНЖК, за счет 18:1(n-9) и 16:1(n-7), занимали первое место по содержанию, при этом их уровень был наибольшим в мышцах (46,57% от суммы ЖК). Содержание ПНЖК также было наиболее высоким – в гонадах (43,36% от суммы ЖК), в мышцах колюшки, они составляли 29,07% суммы ЖК. Среди ПНЖК

доминировали длинноцепочечные (n-3) ПНЖК, за счет незаменимых для рыб (и человека) ЭПК и ДГК. Содержание АРА невысокий (от 0,51 до 1,2%) (таблица 30). Можно предположить, что высокий уровень ДГК в гонадах у половозрелых самок колюшки является одним из биохимических факторов обеспечивающих эмбрионизацию развития, которая определяет эврибионтность данного вида.

Содержание ДПК в гонадах и печени колюшки варьировало в пределах от 3,09 до 4,28% от суммы ЖК, что является значимым количеством, поскольку у других рыб ее уровень обычно варьирует от 1 до 3%. ДПК является одним из самым обсуждаемых в последнее время ЖК-компонентов (Kaur et al., 2011). Повышенный интерес к этой ЖК связан с ее биологическим эффектом – ингибирование агрегации тромбоцитов и влияние на миграцию эндотелиальных клеток (Kaur et al., 2011; Benistant et al., 1996), что при водит к быстрому заживлению ран. Этот эффект усиливается при совместном действии ДПК с ЭПК. Известно, что только тюлени и брюхоногий моллюск абалон могут сравниться с некоторыми рыбами высоким содержанием ДПК в мышцах (Lou et al., 2013). Последние клинические исследования, показали, что поступление ДПК в организм взрослого человека способствует улучшению нервно-психического состояния, поэтому в настоящее время продолжают разработки и клинические исследования препаратов содержащих ДПК (Byelashov, Kaur, 2015). Более того, повышенное содержание эссенциальных (n-3) ПНЖК (ДГК, ЭПК, ДПК) в печени и гонадах колюшки трехиглой, позволяет предположить ее потенциальную значимость в качестве кормового объекта или пищевой добавки в аквакультуре.

Полученные результаты могут быть использованы при разработке методических подходов к созданию пищевых ингредиентов липидной основы из морских рыб северных морей. Это в полной мере относится к трехиглой колюшке Белого моря, которая, несмотря на значительные запасы, пока не находит практического применения. При оценке промыслового потенциала колюшки, особенно для использования ее в качестве пищевых добавок, важно учитывать, что акватория Белого моря, загрязнена в меньшей степени в отличие от Балтийского моря.

Таким образом, впервые представлены результаты исследования липидного статуса физиологически связанных, особенно в период нереста, органах – печени и гонадах самок трехиглой колюшки (*G. aculeatus*) из трех нерестилищ Белого моря – губа Сельдяная и лагуна Колюшковая (Кандалакшский залив), губа Конюхова (Онежский залив), которые свидетельствуют о специфичной экологической роли липидов и их ЖК-компонентов в индикации качества гонад, готовности рыб к нересту и успешному икрометанию. Подчеркивается значимость трофического фактора в этих процессах. Результаты исследований особенностей накопления, расходования и трансформации липидов в гонадогенезе и онтогенезе трехиглой колюшки могут иметь значение для понимания их функциональной роли в ее развитии и адаптации к условиям среды.

Впервые представлены результаты сравнительного анализа липидного и ЖК-профиля молоди трехиглой колюшки, обитающей в условиях разных нерестово-выростных участков Кандалакшского залива. Приводятся доводы в пользу утверждения, что стабильность регуляции жизненных функций молоди колюшки в различных экологических условиях обеспечивается структурными перестройками липидных систем организма, которые являются следствием изменения соотношений отдельных классов липидов и их ЖК. Это свидетельствует о перспективности исследований липидного статуса колюшки, как одного из модельных видов, при изучении возможных механизмов адаптаций к экологическим условиям.

Проведена оценка ЖК-профиля ОЛ тканей и органов половозрелых особей трехиглой колюшки Белого моря для оценки потенциальной возможности использования этого вида рыб как объекта биотехнологии для производства биологически активных веществ липидной природы. При получении биологически активных продуктов, к которым относятся функционально значимые ЖК, необходимо учитывать экологические факторы среды, а также физиологические особенности организма и жизненного цикла рыб. Такой подход позволяет получить более полную картину содержания и вариаций изучаемых биохимических компонентов; обоснованность подхода демонстрируется на примере трехиглой колюшки.

**ГЛАВА V. БИОХИМИЧЕСКАЯ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ С УЧАСТИЕМ
ЛИПИДОВ И ЖИРНЫХ КИСЛОТ У БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ *Clupea pallasii
marisalbi* Berg, 1923 В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И ПРИ
ДЕЙСТВИИ ФАКТОРОВ СРЕДЫ**

Результаты изучения биохимического статуса (липидный и ЖК-профиль) молоди и половозрелых особей беломорской сельди, обитающей в разных по экологическим условиям биотопах (заливы моря), выполненное в рамках настоящей работы, в определенной степени проясняют факторы и причины разнокачественности этого вида, роль липидов в биохимических адаптациях сельди в Белом море. Известно, что липидные показатели с большой точностью характеризуют функциональное состояние как отдельных особей, так и популяций рыб в целом (Шатуновский, 1980; Гершанович и др., 1991; Павлов и др., 2008). Изменение липидного состава является частью компенсаторных реакций, которые обеспечивают возможность выживания при разном сочетании экологических факторов (в пределах оптимальных колебаний) (Сидоров, 1983).

До сих пор отсутствует единое мнение о популяционной структуре беломорской сельди, местах локализации и перемещении отдельных группировок (Евсеенко, Мишин, 2011). Известно, что сельдь образует ряд форм или «стад», которые различаются, прежде всего, репродуктивным и нерестовым поведением, а также размерно-возрастными характеристиками (Стасенков, 2012). Локальные стада сельди приурочены к определенным гидрологическим условиям в разных заливах моря (Кузнецов, 1960; Евсеенко, Мишин, 2011) и различаются генетически (Семенова, 2009). По последним данным (Евсеенко и др., 2006) отсутствие личинок беломорской сельди в устьевых акваториях Онежского и Двинского заливов, а также в Воронке, Горле и Бассейне поддерживает гипотезу Н.А. Дмитриева (1946) об отсутствии выноса личинок за пределы крупных заливов Белого моря.

В настоящий момент биохимические исследования беломорской сельди практически отсутствуют.

Характеристика мест обитания (мест сбора проб) и основные гидрологические показатели представлены в соответствующем разделе Главы II. Материал и методы.

5.1. Разнокачественность по липидному и жирнокислотному статусу беломорской сельди из разных заливов Белого моря (Двинский, Кандалакшский и Онежский), а также акватории Терского берега (устье р. Варзуга)

Изучен липидный и ЖК-статус мышечной ткани половозрелых самок беломорской сельди (возраст 3+-4+) в осенний период, когда завершается нагул и происходит подготовка к зимовке – формируются группировки рыб, которые залегают придонно на определенных глубинах с подходящим температурным режимом. Напомним, что наибольшая глубина вылова рыб (50 м) была в Двинском заливе при температуре 6,5°C, наименьшая глубина и температура – в Кандалакшском заливе (25 м и 2,9°C). В Онежском заливе и в районе устья р. Варзуга (Терский берег Белого моря) сельдь была выловлена на глубине 38 м при температурах 6,7 и 5,9°C соответственно. Соленость в места сбора проб различалась незначительно – от 26,4‰ (Онежский залив) до 27,1‰ (Кандалакшский залив).

Беломорская сельдь в исследованных акваториях была доминирующим видом. В Двинском заливе сельдь составляла основу биоразнообразия (96,6%), навага составляла 2,24%, остальное приходилось на арктического шлемоносного бычка, европейского керчака, корюшку, люмпена Фабрициуса. Схожее биоразнообразие отмечено в Кандалакшском заливе: сельдь составляла 94,47%, навага – 2,36%, остальное – арктический шлемоносный керчак, мойва, люмпен Фабрициуса. В Онежском заливе ихтиофауна разнообразнее, но сельдь также занимает доминирующую позицию – 91,47%, затем навага – 7,62%, остальное составляют арктический шлемоносный керчак, лиманда лиманда, люмпен Фабрициуса, лисичка европейская, зубатка полосатая. В районе Терского берега вылов сельди составлял только 47,17% по сравнению с другими исследованными заливами, на долю мойвы приходится 28,30%, треска составляла 13,32%, европейский керчак – 4,34%, навага – 2,60%, арктический шлемоносный керчак – 1,96%, люмпен Фабрициуса – 1,07%, триглопс остроносый – 0,19% и триглопс европейский – 0,55%.

Биохимическим анализом установлено, что сельдь, выловленная в Кандалакшском заливе, отличалась от таковой из Двинского, Онежского заливов и акватории Терского берега моря более высоким уровнем ОЛ (41,7%; 34,5%; 31,8% и 34,7% сухой массы, соответственно) (таблица 31).

Таблица 31 – Содержание общих липидов и отдельных классов (% сухой массы) беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* из разных мест обитания Белого моря

Показатели/ Место обитания	Двинский	Кандалакшский	Терский берег	Онежский
Кол-во проб	20	21	15	25
TL, см	11,9±0,17 ²³⁴ (10,5-13,0)	12,4±0,13 ¹³⁴ (11,0-13,5)	11,2±0,22 ¹²⁴ (9,0-12,5)	9,98±0,39 ¹²³ (8,0-15,0)
ОЛ	34,5±0,6 ²⁴	41,7±1,4 ¹³⁴	34,7±0,8 ²⁴	31,8±0,8 ¹²³
ФЛ	19,1±1,3 ⁴	18,4±1,0 ⁴	17,2±0,8 ⁴	14,3±0,7 ¹²³
ТАГ	14,1±1,2 ²	19,4±0,9 ¹³⁴	12,2±1,0 ²⁴	15,5±0,9 ²³
ЭХС	0,4±0,1 ²³	0,7±0,1 ¹	0,8±0,1 ¹	0,5±0,1
ХС	0,9±0,1 ²³⁴	3,2±0,3 ¹³⁴	4,5±0,9 ¹⁴	1,5±0,1 ¹²³
ХС/ФЛ	0,05±0,01 ²³⁴	0,19±0,03 ¹⁴	0,29±0,08 ¹⁴	0,11±0,01 ¹²³

Примечание – Значения представлены в виде: $M \pm m$, для длины рыбы (TL) - $M \pm m$ (min-max). Надстрочные цифры над средним значением липидного показателя показывают достоверность отличий ($p \leq 0,05$): ¹- значение достоверно отличается от такового у сельди из Двинского залива, ² – у сельди из Кандалакшского залива, ³ – у сельди из Бассейна Белого моря, ⁴ – у сельди из Онежского залива.

У рыб из Кандалакшского и Онежского заливов в составе ОЛ доминировали энергетические ТАГ (19,4% и 15,5% сухой массы), а у сельди из Двинского залива и акватории Терского берега моря – структурные ФЛ (19,1% и 17,2%). На процессы депонирования и расходования липидов у рыб, главным образом, запасных ТАГ, оказывает влияние комплекс факторов, среди которых ведущую роль играют трофические условия и температура (Сидоров, 1983; Hochachka, Somero, 2002; Iverson, 2009). Высокое содержание ТАГ у сельди (особенно из Кандалакшского залива) в период нагула (осень) свидетельствует об обеспеченности их пищей, создании энергетических резервов (Сидоров, 1983), что особенно значимо для их зимовки. Известно, что гидрологические условия Кандалакшского залива способствуют интенсивному развитию планктона. Так, биомасса, продуцируемая планктонными бактериями в июле-сентябре, характеризуется максимальной величиной (Ильяш и др., 2003). Поэтому этот залив характеризуется значительным разнообразием и высоким уровнем продуктивности бактерио- и фитопланктона, который обеспечивает благоприятные условия для развития других организмов взаимосвязанных пищевыми отношениями, в том числе для сельди, чем и обеспечивается в ней высокий уровень запасных липидов. Вследствие разнообразия

экологических условий в этом заливе выявлены две подгруппы сельди, отличающиеся содержанием ОЛ, ТАГ и ХС.

Следует отметить, что исследование энергетического метаболизма углеводов (определение активности ферментов аэробного и анаэробного синтеза АТФ) (Немова и др., 2016), проведенное на аналогичном материале, продемонстрировало высокую активность 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ), что свидетельствует о повышенном уровне синтеза глицерофосфата из углеводов в белых мышцах (тушка) сельди из Кандалакшского залива. Известно, что 1-ГФДГ является предшественником структурных и запасных липидов и увеличение его образования может свидетельствовать об усилении синтеза и запасания липидов в мышцах этой группы рыб, что соответствует данным о доминировании ТАГ в составе ОЛ. При этом ТАГ преимущественный источник энергии для аэробного метаболизма. Вероятно, регуляция энергетического метаболизма, выражающаяся в увеличении уровня аэробного синтеза АТФ и накоплении липидов в мышцах связана с адаптацией к более низким температурам, что характерно для Кандалакшского залива. Кроме того, в данной работе (Немова и др., 2016) также показан низкий уровень вариаций параметров аэробного метаболизма и широкая вариативность интенсивности анаэробного гликолиза и уровня использования углеводов в этом процессе. Отмеченная тенденция была наиболее сильно выражена у сельди из Кандалакшского залива. Выдвинуто предположение, что выявленная незначительная вариативность параметров аэробного метаболизма внутри отдельных субпопуляций сельди обусловлена эволюционной консервативностью и исключительной значимостью этого пути, как ведущего процесса образования энергии у рыб, обеспечивающего стабильную жизнедеятельность вида. С другой стороны, широкие пределы изменения показателей анаэробного обмена и реакций использования углеводов определяются ролью этих процессов в механизмах быстрой регуляции и настройке параметров энергетического обмена в соответствии с особенностями окружающей среды.

В разных участках относительно мелководного Онежского залива складываются специфические гидрологические условия, связанные с поступлением большого количества пресной воды из рек, наличием сильных приливно-отливных течений, значительными флуктуациями температуры, солености, прозрачности и цвета воды, особенно в период прогрева (Примаков, 2012; Сапожников и др., 2012; Трошков, 2013). В результате этого для всех гидробионтов в близких районах залива могут создаваться

различные условия, способствующие формированию их субпопуляционной структуры. Содержание ТАГ и ФЛ у рыб из Онежского залива было ниже, чем у сельди из Кандалакшского залива. При этом, индекс ТАГ/ФЛ у рыб из этих заливов был практически одинаков. По данным Карагезяна К. (1977) более значимыми являются не столько абсолютное и относительное содержание липидов, сколько соотношения между отдельными липидными классами. Можно полагать, что при разном уровне структурных и запасных липидов у рыб, в Кандалакшском и Онежском заливах формируются сравнительно благоприятные условия для группировок сельди в исследованный период.

В составе суммарных ФЛ у сельди из всех исследованных местообитаний доминирующим был ФХ (в пределах 10,1% – 16,1% сухой массы), причем у рыб из Двинского залива он был более высоким ($p \leq 0,05$), а у сельди из Онежского залива – низким (таблица 32). Содержание других индивидуальных ФЛ: ФИ, ФС, ФЭА, ЛФХ и СФМ у сельди из разных мест обитания не велико (от 0,15 до 0,95% сухой массы), хотя в ряде случаев оно статистически значимо ($p \leq 0,05$). Так, сельдь из акватории Терского берега моря по сравнению с другими группировками отличалась пониженной долей ЛФХ, а из Двинского залива – СФМ (таблица 32).

Таблица 32 – Содержание общих ФЛ и их отдельных классов (% сухой массы) у беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* из разных из разных мест обитания Белого моря

Показатели/ Место обитания	Двинский залив	Кандалакшский залив	Терский берег	Онежский залив
Кол-во проб	20	21	15	25
ФЛ	19,1±1,3 ⁴	18,4±1,0 ⁴	17,2±0,8 ⁴	14,3±0,7 ¹²³
ФИ	0,52±0,08	0,68±0,05 ³⁴	0,38±0,04 ²	0,43±0,03 ²
ФС	0,80±0,15	0,79±0,10 ⁴	0,64±0,07	0,54±0,04 ²
ФЭА	0,59±0,11	0,82±0,07	0,85±0,10	0,62±0,12
ФХ	16,06±1,07 ²³⁴	13,39±0,78 ¹⁴	12,93±0,84 ¹⁴	10,11±0,55 ¹²³
ЛФХ	0,55±0,12 ²³⁴	1,44±0,13 ¹³	0,25±0,02 ¹²⁴	1,28±0,14 ¹³
СФМ	0,15±0,05 ²³⁴	0,54±0,08 ¹⁴	0,95±0,23 ¹	0,95±0,12 ¹²
Неизвестные	0,39±0,10 ³	0,75±0,18 ⁴	1,20±0,25 ¹⁴	0,41±0,06 ²³

Примечание – как в таблице 31, неизвестные – фракция неидентифицированных пиков.

У сельди из всех исследованных акваторий Белого моря установлено доминирование ФХ, который среди структурных липидов является самым представительным в количественном отношении у разных видов рыб (Нефедова и др.,

2005; Мурзина, 2010). Наибольшие вариации концентраций выявлены в отношении ФХ и минорных ФЛ (ЛФХ, СФМ) в зависимости от места обитания сельди. Эти мембранные ФЛ выполняют специфические регуляторные функции, зависящие от их концентрации, и оказывают модулирующий эффект на активность мембраносвязанных ферментов в соответствии с условиями жизнедеятельности организма (Дятловицкая, Безуглов, 1998; Коломийцева и др., 2003). Изменение уровня минорных ЛФХ и СФМ в мембранах клеток, происходит под воздействием наружных сигналов, например, при колебании температуры, солености и других стрессовых воздействиях окружающей среды (Сидоров, 1983; Дятловицкая, Безуглов, 1998).

Содержание другого структурного липида – ХС и его запасной формы ЭХС у рыб из Кандалакшского залива и акватории Терского берега было выше ($p \leq 0,05$), чем у рыб из Двинского и Онежского заливов. При этом, один из основных индексов микровязкости биомембран – ХС/ФЛ был значительно выше (0,29), за счет ХС, у группировки сельди из акватории Терского берега, чем у рыб из других заливов (0,05 – 0,19) (таблица 31).

Таким образом, из всех исследованных группировок беломорской сельди, обитающих в разных по трофо-экологическим условиям районах Белого моря, выделяется группировка из Кандалакшского залива, которая имеет наиболее высокий уровень ОЛ (за счет запасных ТАГ). При этом, у сельди из Онежского залива показан пониженный уровень ОЛ, а у рыб из Двинского залива понижена доля СФМ и повышена – ФХ. У сельди из акватории Терского берега выявлен самый высокий индекс ХС/ФЛ, а у сельди из Двинского залива – самый низкий.

Дискриминантный анализ беломорской сельди, обитающей в разных частях Белого моря, где в качестве переменных были выбраны основные классы липидов – ФЛ, ТАГ, ЭХС и ХС, позволил разделить исследуемые группы рыб по трем дискриминантным функциям. Первая функция определяет 63% изменчивости исследуемых объектов (критерий Вилкса $\lambda=0,27$, $p=0,0000$), вторая функция – 29% ($\lambda=0,58$, $p=0,0000$), третья – 8% ($\lambda=0,88$, $p=0,0071$). При расположении объектов исследования в пространстве первой и второй дискриминантной функции (рисунок 44) четко выделяются две группировки – сельдь из Кандалакшского залива и акватории Терского берега, которые незначительно перекрываются между собой.

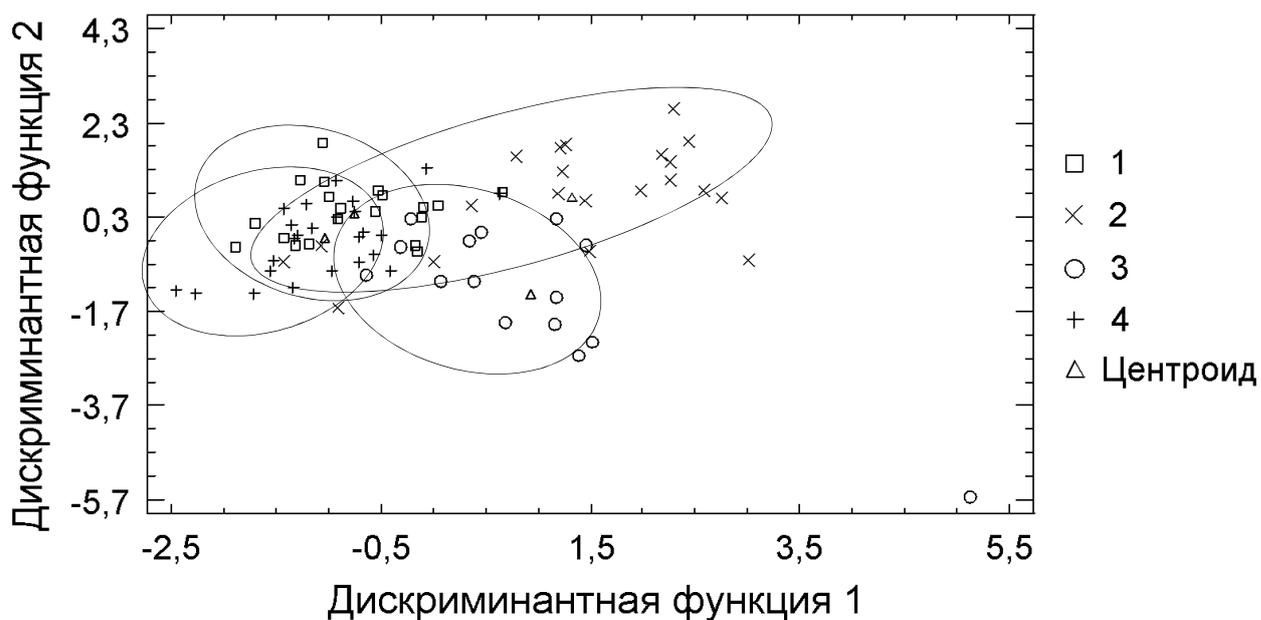


Рисунок 44 – Дискриминантный анализ беломорской сельди из разных местообитаний Белого моря, по содержанию ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС в пространстве главных дискриминантных функций

Условные обозначения – 1 – сельдь из Двинского залива, 2 – сельдь из Кандалакшского залива, 3 – сельдь из акватории Терского берега Белого моря (район реки Варзуга), 4 – сельдь из Онежского залива.

Группировки сельди из Онежского и Двинского заливов демонстрируют сильную совместную трансгрессию. Первая функция сформирована ХС (факторная нагрузка 0,85), ФЛ (нагрузка 0,79), ТАГ (нагрузка 0,59) и ЭХС (нагрузка 0,46), что показывает и определяет направление изменчивости рыб по качественному и количественному содержанию липидных классов, в первую очередь структурных. Вторая функция характеризуется значительным вкладом ТАГ (факторная нагрузка – 0,94) и ФЛ (нагрузка 0,62), которым противостоят ЭХС (нагрузка -0,10) и ХС (нагрузка -0,44). Данный результат подтверждает выводы биохимического анализа о разном количественном составе энергетических и структурных липидов у группировок сельди из разных местообитаний Белого моря. Третья функция связана с особенностями энергетического и структурного метаболизма, о чем свидетельствуют факторная нагрузка

ТАГ (0,38), приносящего наибольший вклад в формирование этой оси и является противоположной факторной нагрузке ФЛ (-0,71).

Согласно данным дискриминантного анализа основная факторная нагрузка приходится на ХС. Биохимическим и дискриминантным методами установлено, что уровень ХС у сельди из Кандалакшского залива и акватории Терского берега был максимальным, а у сельди из Двинского и Онежского заливов – минимальным. Обнаруженные количественные различия ХС и показателя ХС/ФЛ у группировок сельди из разных местообитаний могут быть связаны с различной функциональной активностью мембранных липидов у рыб, обусловленной целым рядом процессов: поступлением их с пищей, усиленным синтезом в печени, модификацией биомембран клеток, в результате повышения или снижения физиологических функций (двигательная активность в потоке, степень турбулентности, давление, температура среды и т.д.). Вариации в отношении ХС и индекса ХС/ФЛ между группировками сельди являются одним из путей регуляции жидкостности клеточных мембран в процессе адаптации организма к изменяющимся условиям (температурным, трофическим). Известно, что усиление биосинтеза ХС в печени, а также при поступлении с пищей сопровождается ускорением его эстерификации (Лопухин и др., 1985), что показано и в нашем исследовании для сельди из Кандалакшского залива и акватории Терского берега моря и может быть отражением адаптивной реакции на избыточное поступление ХС.

Анализируя данные, представленные на рисунке 45, важно отметить внутригрупповую дифференциацию сельди (по две подгруппы) в Кандалакшском (К1 и К2) и Двинском заливах (Д1 и Д2). Из общей группировки сельди Онежского залива (ОО) несколько особей формируют небольшое, отдельное скопление (О1) (рисунок 45 и 46). Каждая подгруппа из одного места обитания отличалась между собой по уровню тех или иных липидов (таблица 33).

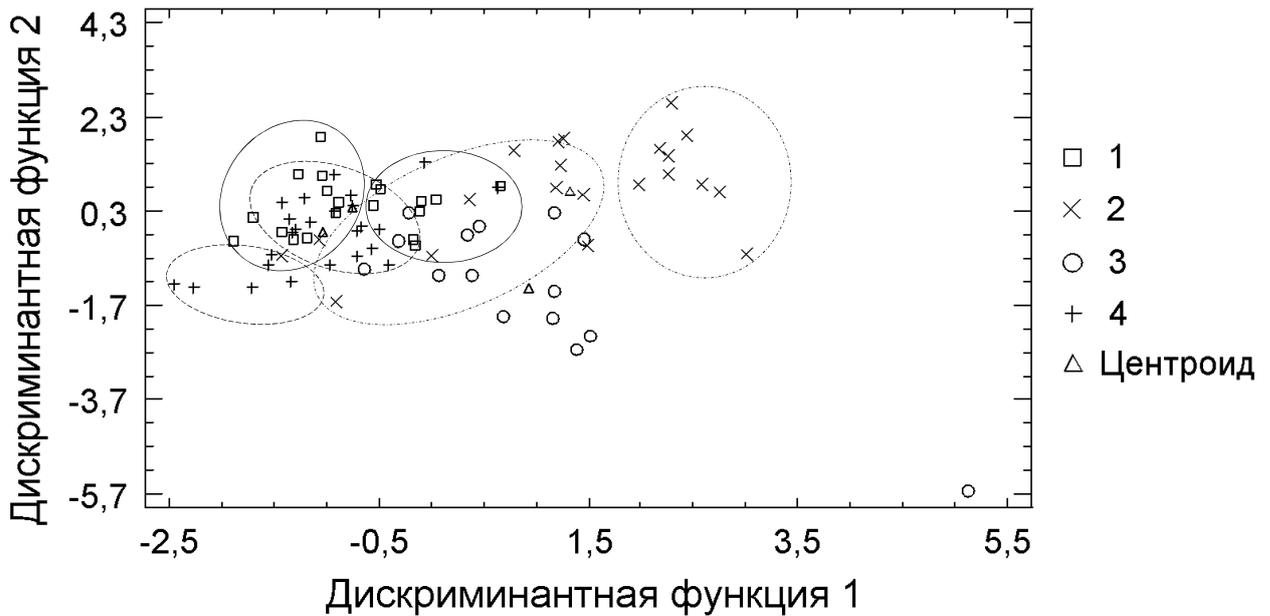


Рисунок 45 – Дискриминантный анализ подгрупп беломорской сельди из Двинского (сплошная линия), Кандалакшского (прерывающаяся линия с точкой) и Онежского заливов (пунктирная линия), по содержанию ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС в пространстве главных дискриминантных функций.

При этом, если провести дискриминантный анализ, используя полученные биохимические данные, для рыб из Кандалакшского и Онежского заливов, четко формируются две подгруппы сельди, различающиеся значительной факторной нагрузкой: в первом случае – показателями ОЛ, ТАГ и ХС, во втором – ОЛ и ФЛ, что скорее всего отражает влияние разных экологических условий местообитаний. При этом внутригрупповая дифференциация в большей степени сформирована у сельди из Кандалакшского залива, а в Онежском заливе несколько особей формируют отдельное скопление (рисунок 46). Следует отметить, что для сельди из Кандалакшского залива отмечен и наиболее высокий энергетический статус по активности ферментов аэробного и анаэробного метаболизма (Немова и др., 2016), что согласуется с данными по липидному статусу этих рыб. Интенсивность обмена липидов, обусловленная наследственностью, формируется, по-видимому, при влиянии факторов внешней среды.

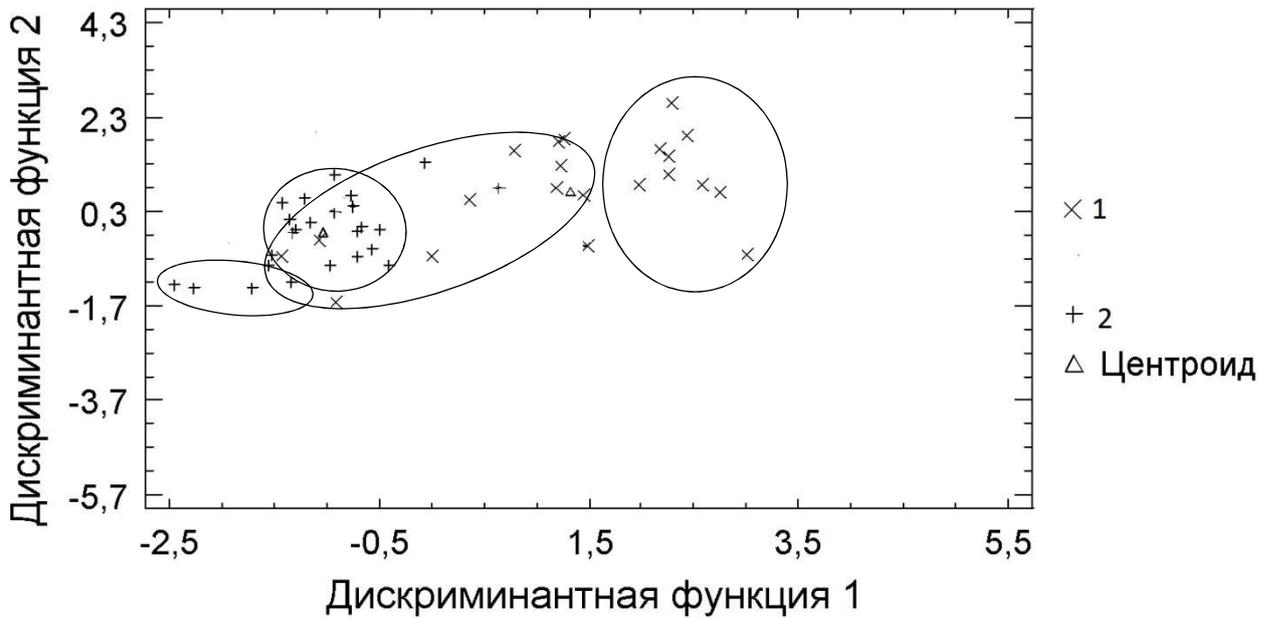


Рисунок 46 – Дискриминантный анализ подгрупп беломорской сельди из Кандалакшского (1, «крестик») и Онежского заливов (2, «плюсик») по содержанию ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС в пространстве главных дискриминантных функций

Таблица 33 – Внутригрупповые различия беломорской сельди, обитающей в Двинском, Кандалакшском и Онежском заливах, по содержанию общих липидов и их отдельных классов (% сухой массы)

Место обитания	Двинский залив		Кандалакшский залив		Онежский залив	
	Д1	Д2	К1	К2	О1	О2
Подгруппы						
Кол-во проб	12	8	11	10	6	19
Длина рыбы, см	11,83	11,95	12,41	12,45	9,25	10,20
ОЛ	33,35±0,75	36,09±0,70*	37,55±1,89	46,27±0,78*	26,69±0,95	33,38±0,56*
ФЛ	16,57±1,40	22,81±1,79*	16,90±1,32	20,07±1,28	11,58±0,99	15,21±0,84*
ТАГ	15,63±1,76	11,71±1,29	17,40±1,26	21,59±0,86*	12,91±0,49	16,25±1,12
ЭХС	0,28±0,10	0,63±0,21	0,64±0,09	0,80±0,16	0,59±0,20	0,48±0,11
ХС	0,88±0,06	0,93±0,20	2,62±0,37	3,81±0,39*	1,61±0,31	1,44±0,14
ХС/ФЛ	0,06±0,01	0,05±0,01	0,18±0,04	0,21±0,04	0,14±0,03	0,10±0,01

Примечание – как в таблице 31, * - внутригрупповые различия достоверны при $p \leq 0,05$.

Известно (Световидов, 1952), что в Онежском заливе обитают две формы сельди — «сорокская» (район г. Беломорска, мелкая раса Онежского зал. Аверинцева) и «покровская» (район г. Онеги и с. Покровского). Последняя, более мелкая форма сельди созревает при более мелких размерах по сравнению с «сорокской». В Двинском заливе

тоже есть две формы: «устьянка», мелкая сельдь, населяющая куттовую часть залива и встречающаяся в предустьевом пространстве р. Северная Двина, а вторая форма – мелкая раса Двинского залива распространена у Летнего берега и в других частях залива (Рыбы Белого моря, 1958). В Кандалакшском заливе отмечается постоянная массовая концентрация двух разобщенных скоплений личинок (Мухомедияров, 1975; Евсеенко, Мишин, 2011), вероятно, в дальнейшем (взрослые рыбы), формируют две подгруппы внутри залива, которые четко дифференцируются по липидным показателям (ФЛ, ТАГ, ХС), что показано в нашем исследовании методами биохимического и дискриминантного анализа.

Таким образом, с помощью биохимического и дискриминантного анализа показана биохимическая разнокачественность, отражающаяся на размерно-весовых характеристиках сельди из разных местообитаний Белого моря. Сельди формируют как единые, перекрывающиеся, так и различающиеся между собой группировки по трем дискриминантным функциям, сформированных ФЛ, ТАГ, ХС и ЭХС, демонстрируя при этом межгрупповые и внутrigрупповые различия по этим липидным показателям.

В ЖК-спектре ОЛ у группировок рыб из всех местообитаний доминировали МНЖК (от 38,8 до 42,1% суммы ЖК), среди которых преобладали 18:1(n-9) и 16:1(n-7) ЖК (в пределах 18,9 – 20,1% и 11,1 – 11,5% от суммы ЖК, соответственно) (таблица 34). Рыбы из Кандалакшского залива имели повышенное ($p \leq 0,05$) содержание 18:1(n-9) ЖК по отношению к таковым из акватории Терского берега и Онежского залива. При этом, сельдь из Онежского залива отличалась низким ($p \leq 0,05$) содержанием 16:1(n-7) ЖК. Установлено, что количество других МНЖК – 18:1(n-7), 20:1(n-9), 22:1(n-11), 22:1(n-7), 24:1(n-9) не превышал 5,0% суммы ЖК, но достоверно ($p \leq 0,05$) различался у группировок из разных мест обитания. Вариации минорных специфических ЖК: 20:1(n-9) и 22:1(n-11), 22:1(n-7), 24:1(n-9) у группировок сельди из сравниваемых мест обитания требуют дополнительных исследований для интерпретации (таблица 34).

Таблица 34 – Содержание отдельных жирных кислот (% суммы ЖК) беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* из разных мест обитания Белого моря

ЖК/Место обитания	Двинский залив	Кандалакшский залив	Терский берег	Онежский залив
Кол-во проб	20	21	15	25
14:0	10,53±0,35 ²⁴	12,40±0,28 ¹³⁴	11,01±0,20 ²⁴	8,80±0,43 ¹²³
16:0	21,66±0,47 ³	21,40±0,35 ³	20,43±0,23 ¹²⁴	22,26±0,62 ³
17:0	0,47±0,06 ³⁴	0,37±0,06 ⁴	0,31±0,01 ¹⁴	0,90±0,02 ¹²³
18:0	2,25±0,06 ²⁴	1,66±0,07 ¹³⁴	2,10±0,01 ²⁴	3,21±0,17 ¹²³
ΣНЖК	37,12±0,80	37,23±0,66 ³	35,23±0,33 ²	37,26±0,81
16:1(n-9)	0,73±0,06	0,40±0,04 ³⁴	0,68±0,02 ²	0,74±0,10 ²
16:1(n-7)	11,31±0,29 ⁴	11,45±0,22 ⁴	11,11±0,23 ⁴	7,73±0,24 ¹²³
17:1(n-7)	0,35±0,04 ⁴	0,34±0,04 ⁴	0,40±0,03 ⁴	0,59±0,03 ¹²³
18:1(n-9)	19,80±0,35	20,14±0,33 ³⁴	18,86±0,25 ²	18,40±0,73 ²
18:1(n-7)	4,05±0,28 ²⁴	3,19±0,26 ¹	3,62±0,06	3,39±0,10 ¹
18:1(n-5)	0,82±0,05 ²³⁴	1,09±0,05 ¹⁴	1,07±0,05 ¹⁴	0,69±0,03 ¹²³
20:1(n-11)	0,24±0,05	0,17±0,02	0,26±0,06	0,58±0,24
20:1(n-9)	1,46±0,12 ²³	2,10±0,21 ¹	2,50±0,22 ¹	1,93±0,56
22:1(n-9)	0,32±0,02	0,32±0,02	0,37±0,02	0,79±0,42
22:1(n-7)	0,23±0,01 ³⁴	0,21±0,01 ⁴	0,20±0,01 ¹⁴	0,43±0,03 ¹²³
24:1(n-9)	0,22±0,08 ⁴	0,27±0,08 ³⁴	0,04±0,00 ²⁴	1,18±0,04 ¹²³
ΣМНЖК	41,40±0,75	42,06±0,51	41,77±0,49	38,81±1,57
16:3(n-6)	0,35±0,03 ²⁴	0,21±0,03 ¹³⁴	0,37±0,01 ²⁴	0,01±0,00 ¹²³
18:2(n-6)	1,31±0,05 ³⁴	1,21±0,02 ³⁴	1,50±0,06 ¹²⁴	1,06±0,05 ¹²³
18:3(n-6)	0,15±0,01 ²³	0,11±0,01 ¹³⁴	0,09±0,01 ¹²⁴	0,15±0,01 ²³
20:4(n-6)	0,28±0,02 ³	0,30±0,01 ³	0,37±0,01 ¹²⁴	0,29±0,02 ³
Σ(n-6) ПНЖК	3,52±0,16 ²⁴	2,70±0,07 ¹³	3,50±0,11 ²⁴	2,58±0,09 ¹³
18:3(n-3)	0,76±0,06 ²	0,92±0,03 ¹³	0,74±0,03 ²⁴	0,93±0,07 ³
20:5(n-3)	6,51±0,52	6,61±0,31	6,78±0,38	7,38±0,47
22:6(n-3)	5,25±0,45 ³⁴	5,11±0,27 ³⁴	6,53±0,18 ¹²	7,01±0,65 ¹²
Σ(n-3) ПНЖК	15,12±1,15 ⁴	15,84±0,68 ⁴	17,06±0,49	19,19±1,35 ¹²
Σ ПНЖК	21,48±1,38	20,71±0,74 ³	23±0,50 ²	23,92±1,48
Σ(n-3)/Σ(n-6)	4,29±0,02 ²⁴	5,86±0,01 ¹³⁴	4,87±0,01 ²⁴	7,44±0,01 ¹²³
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,58±0,04 ²⁴	0,76±0,02 ¹³⁴	0,50±0,02 ²⁴	0,89±0,05 ¹²³
16:0/18:1(n-9)	1,10±0,31 ⁴	1,07±0,27 ⁴	1,08±0,32 ⁴	1,24±0,05 ¹²³

Примечание – как в таблице 31. В пробах содержались 12:0, 15:0, 20:0, 24:0, 14:1(n-5), 16:1(n-5), 20:1(n-7), 22:1(n-11), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 20:2(n-9), 22:2(n-9), 16:2(n-7), 16:2(n-6), 20:2(n-6), 18:4(n-3), 20:4(n-3) ЖК уровень которых был незначителен.

Установлено, что в составе ОЛ беломорской сельди всех группировок и высока доля НЖК (от 35,2 до 37,2% суммы ЖК), в основном, за счет 16:0 и 14:0 ЖК, содержание которых было в пределах 20,4-21,7% и 10,5-12,4% суммы ЖК соответственно. Отмечено

низкое содержание 18:0 ЖК (1,66 – 3,21% суммы ЖК) у рыб из всех местообитаний (таблица 34).

Содержание суммарных ПНЖК у беломорской сельди было в пределах 20,7-23,0% суммы ЖК, в основном, за счет ЖК (n-3) семейства (15,1-17,1% суммы ЖК) с доминированием ЖК – 20:5(n-3) и 22:6(n-3). Сельдь из Онежского залива достоверно ($p \leq 0,05$) отличалась повышенным уровнем этих ЖК и индексами $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК, 18:3(n-3)/18:2(n-6) и 16:0/18:1(n-9) (таблица 34).

Проведен дискриминантный анализ беломорской сельди, обитающей в разных местообитаниях Белого моря, по содержанию 11 ЖК общих липидов – 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:1(n-9), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 22:6(n-3). Первая дискриминантная функция (73% общей изменчивости, $\lambda=0,02$, $p=0,0000$) позволяет выделить группу сельди из Онежского залива, которая характеризовалась максимальными – для 18:0 и 22:6(n-3) ЖК и минимальными – для 16:1(n-7) ЖК значениями (рисунок 47, таблица 34). Эти ЖК вносят наибольший вклад в формирование первой дискриминантной функции. Вторая дискриминантная функция (19% общей изменчивости, $\lambda=0,19$, $p=0,0000$) позволяет выделить сельдь из Кандалакшского и Двинского заливов, а также акватории Терского берега. Сельдь из Двинского залива демонстрировала равномерное рассеивание в широком диапазоне и смешение с сельдью из акватории Терского берега Белого моря (рисунок 49). Вторая дискриминантная ось сформирована в основном за счет 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК, которые имеют противоположные факторные нагрузки: -1,15 и 1,75, соответственно, противоположную корреляцию. На третью дискриминантную функцию приходится лишь 9% ($\lambda=0,54$, $p=0,0000$), за счет 18:1(n-9), 20:1(n-9), 20:4(n-6), 22:6(n-3), которым противопоставлены 16:1(n-7), 18:1(n-7), 18:2(n-6), 18:3(n-3) ЖК, что объясняется неоднородностью экологических, в частности, трофических условий в разных местообитаниях Белого моря.

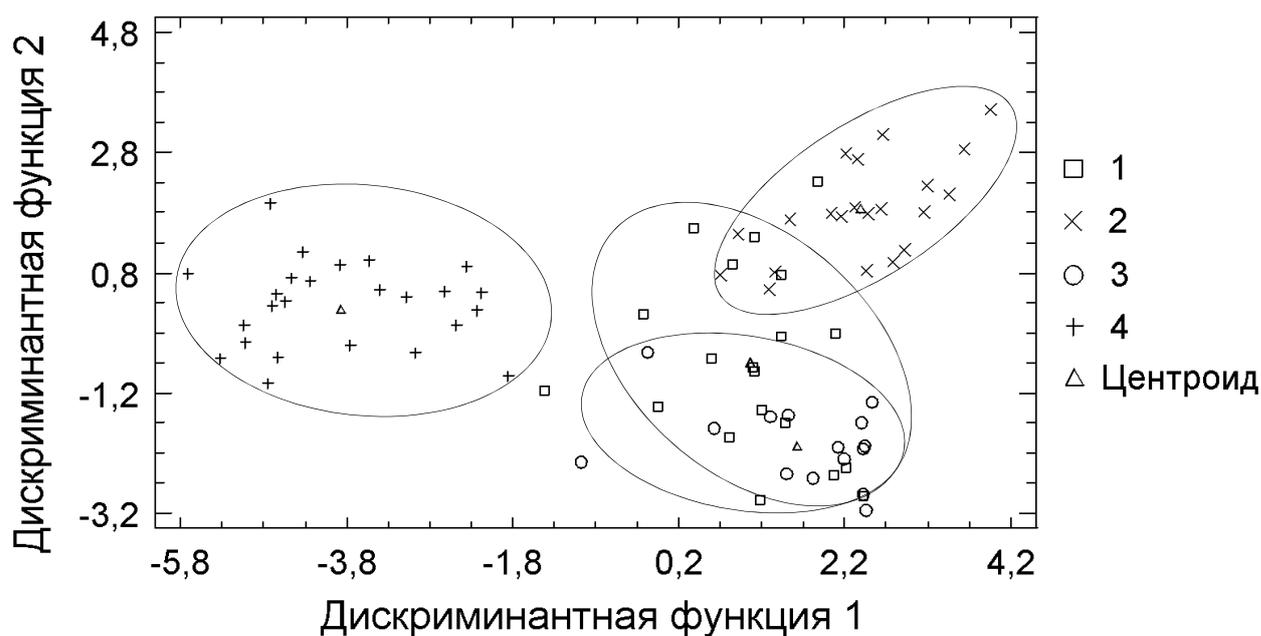


Рисунок 47 – Дискриминантный анализ беломорской сельди, обитающей в разных местообитаниях Белого моря, по содержанию 11 жирных кислот общих липидов – 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:1(n-9), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 22:6(n-3) в пространстве главных дискриминантных функций

Условные обозначения – 1 – сельдь из Двинского залива, 2 – сельдь из Кандалакшского залива, 3 – сельдь из района Терского берега Белого моря (устье реки Варзуга), 4 – сельдь из Онежского залива.

Таким образом, беломорская сельдь из всех исследованных местообитаний Белого моря характеризовалась высоким уровнем суммарных МНЖК ($p \geq 0.05$). Рыбы из Онежского залива отличались среди других вариациями отдельных ЖК: повышенным содержанием 17:0, 18:0, 17:1(n-7), 22:1(n-7), 24:1(n-9), 18:2(n-7), 22:6(n-3) и пониженным - 14:0, 16:1(n-7), 18:1(n-5), 16:3(n-6), 18:2(n-6). Кроме того, данная группировка имела повышенные индексы (n-3)/(n-6) ПНЖК, 18:3(n-3)/18:3(n-6) и 16:0/18:1(n-9).

У всех группировок сельди из исследованных мест обитания Белого моря выявлено преобладание МНЖК за счет 18:1(n-9) и 16:1(n-7), которые отчасти могут иметь пищевое происхождение за счет питания фитопланктоном (Viso, Marty, 1993; Viron et al., 2000; Graeve et al., 2008). Динофитовые и диатомовые водоросли вносят основной вклад в биомассу фитопланктона Белого моря (Ильяш и др., 2003). Уровень продукции фитопланктона значительно варьирует в разных местах обитания Белого моря и

изменяется по сезонам и годам. Известно, что к началу осени (середина августа) в Белом море развивается комплекс планктонных водорослей с доминированием сначала крупных динофитовых, а затем диатомовых водорослей. В конце октября (период сбора материала) период вегетации фитопланктона завершается, в воде присутствуют только массовые виды динофитовых, а диатомовые полностью исчезают (Бергер, 2007). По-видимому, этим объясняется более низкий уровень 16:1(n-7) ЖК у сельди из Онежского залива по сравнению с таковыми из других исследованных местообитаний.

Минорные МНЖК у группировок сельди из всех мест обитания Белого моря индивидуально не превышали 4,1% суммы ЖК: 18:1(n-7) ЖК синтезируется (до 53,6%) зелеными (отдел Chlorophyta, класс Chlorophyceae) водорослями; 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК синтезируются *de novo* только растительными видами зоопланктона (Falk-Petersen et al., 1990; Graeve et al., 2008). Первостепенное значение в формировании зоопланктонного сообщества принадлежит отряду Copepoda, почти повсеместно они составляют основу биомассы Белого моря (Примаков, Бергер, 2007; Примаков, Кузнецова, 2010).

Наличие относительно высокого содержания НЖК, а в них доминирующих 16:0 и 14:0 ЖК, связано не только с синтезом *de novo*, но и с их накоплением за счет питания фито- и зоопланктоном, наличие и доступность которых в пищевых цепях сельди из разных участков Белого моря различалось. Пониженный уровень 14:0, как и 16:1(n-7) ЖК у сельди из Онежского залива по сравнению с таковыми из других мест обитания, возможно, связан со снижением в это период продуктивности диатомовых водорослей, биомаркерами которых они являются. Индекс 16:0/18:1(n-9) ЖК был выше у сельди из Онежского залива, что указывает на более высокую степень интенсивности обмена липидов.

Пониженное содержание ПНЖК, особенно 22:6(n-3) ЖК у беломорской сельди по сравнению с другими арктическими и субарктическими видами рыб указывает на то, что эти ЖК не являются основными в регуляции функционального состояния биомембран у рыб в данных условиях. У сельди из Онежского залива индекс $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК выше, чем у группировок рыб из других мест обитания. Изменение степени ненасыщенности липидов является общим механизмом регуляции активности мембранных ферментов в условиях флуктуации факторов среды (Крепс, 1981; Болдырев и др., 2006). В результате применения дискриминантного анализа показано, что одно из направлений изменчивости

беломорской сельди и разделения ее на группировки сформировано за счет 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК.

Повышенный уровень тех или иных ЖК у сельди в разных трофо-экологических условиях варьирует в определенных пределах и зависит, в основном, от температуры и трофических условий в исследованный период жизни. При этом, не исключено влияние генетического фактора, что было показано в работе А.П. Андреевой и др. (2009). Установленные ЖК-спектры у беломорской сельди из различающихся местообитаний Белого моря свидетельствуют, что рацион питания составлен фитопланктоном – представители диатомовых и динофитовых водорослей, а доля копепод была незначительной.

Методами биохимического и дискриминантного анализов показана внутрипопуляционная разнокачественность группировок и подгрупп беломорской сельди из сравниваемых заливов Белого моря по суммарным липидам и их отдельным классам и ЖК-компонентам. Установленный липидный статус является наиболее показательным критерием, отражающим физиологическое состояние, как отдельных особей, так и группировок беломорской сельди. Вариации липидного состава могут быть отражением количественных и качественных стратегий биохимических адаптаций, направленных на компенсацию липидного метаболизма у исследованных рыб, влияющие на оптимальное существование сельди и дальнейшую жизненную стратегию в разных экологических условиях обитания в Белом море.

5.2. Биохимические механизмы адаптации с участием липидов и их жирнокислотных компонентов у беломорской сельди Двинского залива

Изучен качественный и количественный липидный и ЖК-состав половозрелых особей беломорской сельди, обитающей в Двинском заливе в осенний период. Гидрологические условия в Двинском заливе крайне разнообразны и находятся под влиянием пресных вод р. Сев. Двина, что приводит к повышению температуры, опреснению прилегающих акваторий залива (Рыбы Белого моря, 1958; Перцова, 2005; Биологические ресурсы Белого моря..., 2012). Основную часть времени года верхние слои воды имеют температуру выше, чем нижележащие, а их соленость увеличивается с глубиной (Рыбы Белого моря, 1958). Группировка рыб, исследованная в 2010 г., была выловлена на глубине 50 м, при температуре воды 6,5°C и солености 26,5‰ и она, вероятно, находилась в состоянии завершения нагула и подготовки к перезимовке (группировка А). Такое залегание сельдей на большие глубины с определенными температурными условиями является типичным для данного вида. Вторая группировка сельдей (2012 г.) была выловлена в пелагиале на глубине 13 м, при температуре 8,4°C и солености 18,8‰. Таким образом, исследованные группировки рыб населяли местообитания Двинского залива Белого моря, различающиеся ключевыми абиотическими параметрами водной среды, что сказывалось на видовом разнообразии, доступности и обильности кормовых объектов для сельди.

Уровень ОЛ был достоверно больше ($p \leq 0,05$) у сельди, обитающей на меньшей глубине и при более высокой температуре по сравнению с второй группировкой (41,6% и 34,5% сухого вещества соответственно) (таблица 35). Однако в среднем, значение ОЛ беломорской сельди высокое, что характеризует ее как гидробионта северных широт. Способность морских организмов высоких широт аккумулировать повышенное количество ОЛ была показана как в настоящей работе, так и ранее (Falk-Petersen et al., 1986; Falk-Petersen et al., 1987; Lee et al., 2006). Более высокое содержание ОЛ у беломорской сельди группировки В связано с повышенной долей ФЛ (за счет ФЭА и ЛФХ) по сравнению с рыбами группировки А. Высокое и относительно стабильное содержание ТАГ, а также минорного класса энергетических липидов – ЭХС у сельди Двинского залива исследованных группировок свидетельствует об обеспеченности рыб пищей и создании необходимых энергетических депо на период зимовки.

Таблица 35 – Содержание общих липидов и их отдельных классов (% сухого вещества) у беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Двинского залива осенью

Показатель/Группировка рыб	Группировка А	Группировка В
Кол-во проб	20	20
ОЛ	34,5±0,6	41,6±1,1*
ФЛ	19,1±1,3	23,4±1,4*
ФИ	0,5±0,1	0,3±0,0*
ФС	0,8±0,2	0,6±0,0
ФЭА	0,6±0,1	1,9±0,3*
ФХ	16,1±1,1	14,1±0,7
ЛФХ	0,6±0,1	4,2±0,6*
СФМ	0,2±0,0	0,1±0,0
Неизвестные	0,4±0,1	2,1±0,5*
ТАГ	14,1±1,2	16,7±1,2
ЭХС	0,4±0,1	0,4±0,2
ХС	0,9±0,1	1,1±0,2
ХС/ФЛ	0,05±0,01	0,05±0,01

Примечание – Надстрочный знак (*) над средним значением липидного показателя указывает на достоверность отличий ($p \leq 0,05$) между группировками (по годам).

В осенний сезон (период окончания нагула) сельдь содержит максимальное количество липидов, которые обеспечивают оптимальную работу метаболических реакций и процессов у рыб в условиях сниженной активности и последующего голодания в зимний период.

Различия компенсаторных реакций исследованных группировок сельдей к различающейся температуре среды реализуются за счет одного из ключевых механизмов биохимической адаптации, связанного с количественными вариациями структурных липидов и их соотношений – ФЛ (у сельди главным образом, ФЭА и ФИ), в результате чего происходит поддержание необходимого физико-химического состояния мембраны и обеспечиваются условия для оптимальной работы мембраносвязанных ферментов, поскольку некоторые ФЛ могут быть их аллостерическими эффекторами. Известно, что изменением концентрации минорного ФИ регулируется «микровязкость» мембран, их ионная проницаемость, возбудимость и трансдукция внешних сигналов внутрь клетки (Макарова и др., 2001). Вариации ФИ вполне можно рассматривать как приспособительную реакцию организма, связанную с регуляцией внутриклеточного обмена кальция посредством фосфоинозитов (Крутецкая, Лебедев, 1992; Радченко и др., 2005). Кроме того, в виду особой структуры ФИ рассматривают в организме как "донор"

метаболических и функционально значимых молекул – ДАГ, АРА для синтеза медиаторов липидной природы – как в нормальном физиологическом состоянии, так и при условиях, которые требуют компенсаторного ответа. Инозитол-липиды выполняют важную роль в серии процессов, формирующих липидный профиль биомембраны и поддержание ее гомеостаза (Kim et al., 2013).

Беломорская сельдь группировки В по значениям температуры и солености находится в специфических условиях по сравнению с рыбой группировки А, что требует "включения" целого комплекса биохимических механизмов липидного обмена для поддержания жизнеспособности организма. В наших исследованиях у пятнистого лептоплина, обитающего в разных биотопах акватории Западного Шпицбергена, отличающихся соленостью и температурой воды (Murzina et al., 2013), были показаны количественные вариации ФИ, являющиеся одним из примеров компенсаторной биохимической адаптации. Известно, что ФИ, как и другие кислые ФЛ (например, ФС) принимают участие в функционировании ферментных комплексов (Na^+, K^+ -АТФ-азы), связанных с осморегуляцией (Болдырев, 1985; Болдырев и др., 2006; Schuurmans Stekhoven, Bonting, 1981; Kaplan et al., 2002).

Кроме того, для сельди группировки В показано увеличение ЛФХ в 7 раз по сравнению с рыбами группировки А (таблица 35). Известно, что ЛФХ может образоваться в клеточных мембранах под воздействием наружных сигналов и быть одним из вторичных мессенджеров их передачи через рецепторы плазматической мембраны (Проказова и др., 1998; Кулагина и др., 2004), что особенно важно при стрессовом воздействии. Дополнительный синтез ЛФХ может происходить и за счет частичного гидролиза ДАГ, источниками которых является ФИ, до моноацилглицерина и переноса на него фосфохолина с промежуточного метаболита ЦДФ-холина (Aarsman, 1980). Детергентные свойства ЛФХ снижаются действием лизофосфолипазы, расщепляющей ЛФХ до СЖК, водорастворимых глицерофосфорных эфиров и холина. Последний, в свою очередь, может использоваться для синтеза ацетилхолина – химического посредника между нервными и мышечными клетками, а также являться донором метильных групп при образовании биологически активных соединений, таких как адреналин, креатин, метионин (Добрынина, 1976). Кроме того, физиологическое значение повышения уровня ЛФХ в мышечных тканях связывают с его влиянием на сократительную и

расслабляющую функцию мускулатуры (Проказова и др., 1998), что возможно обусловлено более высокой активностью сельдей группировки В.

Полученные данные дают основания предположить, что стабильность регуляции жизненных функций у беломорской сельди Двинского залива при различающихся экологических факторах среды в период подготовки к перезимовке достигается структурными перестройками липидной системы организма, в основе которых заложены сложные взаимные модификации и обмены между отдельными классами структурных ФЛ – ФИ, ФЭА и ЛФХ, за счет чего обеспечивается сохранение свойств и структуры биологической мембраны и поддерживаются условия для работы мембраносвязанных ферментов. При этом минимальное расходование энергетических липидов следует рассматривать как эволюционно закрепленный механизм приспособления организма к переживанию значительно более неблагоприятных условий обитания в течение зимы и расходования ТАГ позднее.

В ЖК-профиле ОЛ беломорской сельди доминировали МНЖК (41,4% и 41,3% суммы ЖК, соответственно), что является общей характеристикой гидробионтов северных широт (Graeve et al., 2001; Petursdottir et al., 2008; Arts et al., 2009; Murzina et al., 2013). Уплотнение биомембран за счет МНЖК происходит более компактно по сравнению с ПНЖК, у которых из-за изогнутости цепей упаковка менее плотная, что имеет адаптивное значение (Рабинович и др., 2007; Рабинович, 2008; Cossins, Prosser, 1978; Hochachka, Somero, 2002). Среди МНЖК рыб преобладали 18:1(n-9), 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК. Содержание 18:1(n-9) в исследуемых группировках рыб достоверно не различалось, а для 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК – различалось (таблица 36). Олеиновая ЖК, 18:1(n-9) характеризуется серией специфических особенностей в виду строения ее цис-конформации, что отличает ее от других ЖК по исследованным параметрам (кинетика сорбции на исследованные мембранные структуры). Внедрение 18:1(n-9) приводит к значительному увеличению степени гидрофобности гидрокарбонового интерьера органелл, более того эта ЖК сильный ингибитор перекисного окисления липидов (Balasubramanian et al., 1992).

Таблица 36 – Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК) беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Двинского залива Белого моря в осенний сезон

Показатель/Группировка рыб	Группировка А	Группировка В
Кол-во проб	19	20
14:0	10,5±0,4	8,1±0,4*
15:0	0,9±0,0	0,7±0,0*
16:0	21,7±0,5	22,7±0,5
17:0	0,5±0,1	0,8±0,0*
18:0	2,3±0,1	2,6±0,1*
20:0	0,9±0,0	1,2±0,1*
24:0	0,2±0,0	0,3±0,0*
ΣНЖК	37,1±0,8	36,5±0,7
16:1(n-7)	11,3±0,3	9,5±0,2*
16:1(n-5)	0,3±0,0	0,5±0,0*
17:1(n-7)	0,4±0,0	0,4±0,0*
18:1(n-9)	19,8±0,4	20,9±0,5
18:1(n-7)	4,1±0,3	3,3±0,1*
18:1(n-5)	0,8±0,1	0,7±0,0
20:1(n-11)	0,2±0,1	0,2±0,0
20:1(n-9)	1,5±0,1	0,6±0,1*
20:1(n-7)	0,3±0,0	0,4±0,0*
22:1(n-11)	0,9±0,1	1,3±0,3
ΣМНЖК	41,4±0,8	41,3±0,7
18:2(n-6)	1,3±0,0	0,9±0,0*
18:3(n-6)	0,2±0,0	0,2±0,0
20:4(n-6)	0,3±0,0	0,4±0,0*
Σ(n-6) ПНЖК	3,5±0,2	2,3±0,1*
18:3(n-3)	0,8±0,1	0,8±0,0
18:4(n-3)	1,3±0,1	1,8±0,1*
20:5(n-3)	6,5±0,5	5,9±0,5
22:6(n-3)	5,3±0,5	6,5±0,5
Σ(n-3) ПНЖК	15,1±1,2	16,9±1,1
ΣПНЖК	21,5±1,4	22,2±1,2
Σ(n-6)/Σ(n-3)ПНЖК	0,3±0,0	0,2±0,0*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,6±0,0	0,9±0,0*
16:0/18:1(n-9)	1,1±0,3	1,1±0,0

Примечание – Обозначение (*) над средним значением ЖК показывает достоверность отличий ($p \leq 0,05$) данных по годам.

Динофитовые и диатомовые водоросли составляют основу биомассы фитопланктона Белого моря (Ильяш и др., 2003) и являются одним из кормовых объектов беломорской сельди особенно в летний период. Отмечается периодичность в продуктивности этих групп водорослей в Белом море, включая сезонность цветения фитопланктона в пределах даже одного залива. Фитопланктон, а также бактериальное

сообщество характеризуются сильно выраженной спецификой ЖК-состава, на чем основывается теория «трофических биомаркёров». Известно, что 16:1(n-7) ЖК является биомаркёром диатомовых водорослей, а 18:1(n-9) динофитовых водорослей (Harrington et al., 1970; Viso, Marty, 1993; Viron et al., 2000; Graeve et al., 2008). В этих видах водорослей содержатся и ПНЖК: 20:5(n-3) ЖК – в диатомовых водорослях, 18:4(n-3) и 22:6(n-3) ЖК – в динофлагеллятах, и считаются их биомаркёрами (Kattner et al., 1989; Wold et al., 2007; Graeve et al., 2008). Глубина и температура влияют на количество и доступность кормовых объектов в разные сезоны года. Более того, на пространственное распределение биомассы фитопланктона существенное влияние оказывают гидродинамические процессы. По результатам недавних исследований, показано, что в конце лета вклад динофлагеллят в суммарную биомассу снижался с глубиной, и в слоях ниже термоклина доминировали диатомовые водоросли (Ильяш и др., 2011). Последнее, по-видимому, обусловлено оседанием диатомовых, заканчивающих вегетацию в поверхностных слоях. Показано, что уровень 16:1(n-7) ЖК был выше, а 18:4(n-3) – ниже у сельди группировки А, что указывает на преобладание в питании диатомовых водорослей в осенний сезон в Двинском заливе, когда температура была ниже, а солёность выше (таблица 36).

Одним из компонентов кормовой базы сельди является зоопланктон. Известно, что в организме копепод синтезируются *de novo* 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК (Falk-Petersen et al., 1990; Graeve et al., 2001; Graeve et al., 2008); у сельди осенью эти ЖК являются минорными (таблица 36). При этом, содержание 20:1(n-9) ЖК у сельди группировки А был выше в 2,5 раза по сравнению с таковой у другой группы (таблица 36).

По содержанию НЖК (36,5-37,1 % от суммы ЖК) у исследованных группировок сельди занимают второе место после МНЖК, в них преобладают 16:0 и 14:0 ЖК. Относительно высокий уровень отдельных НЖК связан не только с синтезом *de novo*, но и с их накоплением за счет питания фито- и зоопланктоном, наличие которых у сельди из разных участков Белого моря различалось.

У исследованных группировок сельди Двинского залива содержание суммарных ПНЖК достоверно не различалось и было в пределах 21,5-22,2% суммы ЖК, среди которых доминировали 20:5(n-3) и 22:6(n-3) (таблица 36). Наибольший интерес представляет биомаркёрная минорная 18:4(n-3) ЖК, содержание которой различалось, что может быть связано с разнообразием динофлагеллят и их доступностью для сельди группировки В.

Установлено, что показатель 16:0/18:1(n-9) ЖК, характеризующий интенсивность обмена липидов, не изменялся у исследованных рыб.

Таким образом, количественные и качественные вариации липидного и ЖК-состава у сельди из сравниваемых местобитаний могут быть отражением комплекса стратегий биохимических адаптаций, направленных на компенсацию липидного метаболизма у рыб в разных экологических условиях обитания в Белом море.

Изучен ЖК-профиль отдельных доминирующих классов структурных липидов ФЛ и энергетических ТАГ у сельди беломорской Двинского залива в осенний сезон («группировка В») (таблица 37).

Таблица 37 – Жирнокислотный профиль отдельных липидных классов – ФЛ и ТАГ (% от суммы ЖК) у беломорской сельди Двинского залива («группировка В»)

ЖК/Класс липидов	ТАГ	ФЛ
14:0	8,13±1,73	9,41±1,53
16:0	22,64±3,21	34,33±2,55*
18:0	3,16±0,63	7,22±1,77*
20:0	6,08±2,17	15,32±1,28*
24:0	1,29±0,30	3,86±0,15*
ΣНЖК	42,76±4,67	71,97±2,88*
16:1(n-7)	8,90±1,31	1,17±0,04*
18:1(n-9)	20,28±3,12	2,98±0,33*
18:1(n-7)	2,72±0,47	0,48±0,02*
18:1(n-5)	0,67±0,19	0,18±0,01*
20:1(n-9)	0,61±0,26	0,30±0,08*
20:1(n-7)	0,50±0,18	0,23±0,03*
22:1(n-11)	1,36±0,89	0,12±0,09*
22:1(n-9)	0,31±0,20	0,13±0,01*
ΣМНЖК	39,28±3,4	7,71±2,14*
18:2(n-6)	1,41±0,25	0,25±0,02*
20:4(n-6)	0,68±0,03	0,73±0,27
Σ(n-6) ПНЖК	4,89±1,65	9,27±1,41*
16:2(n-4)	0,18±0,10	0,05±0,00*
16:3(n-4)	0,31±0,13	0,13±0,01
16:4(n-4)	0,14±0,00	0,11±0,02*
18:3(n-4)	0,18±0,03	0,16±0,03
18:4(n-4)	0,56±0,12	2,63±0,45
Σ(n-4) ПНЖК	1,37±0,01	3,07±0,26*
18:3(n-3)	0,25±0,08	0,11±0,00*
20:5(n-3)	2,60±0,18	0,47±0,03*
22:5(n-3)	0,50±0,09	0,33±0,05
22:6(n-3)	3,16±0,18	0,38±0,05*
Σ(n-3) ПНЖК	9,75±2,88	5,58±1,15*
ΣПНЖК	17,96±5,60	20,32±3,24

Продолжение таблицы 37

$\Sigma(n-6)/\Sigma(n-3)$ ПНЖК	0,51±0,13	2,21±0,26*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,18±0,03	0,74±0,05*
16:0/18:1(n-9)	1,13±0,15	17,05±2,54*

Примечание – Значения представлены в виде $M \pm m$. *- значение достоверно отличается.

Установлено, что в ЖК-профиле ФЛ доминировали НЖК (71,97 % суммы ЖК), вторую позицию по количеству занимали ПНЖК (20,32 %) и затем МНЖК (7,71 %). В то время как ЖК-профиль ТАГ кардинально отличался: практически равное количество показано для НЖК (42,76 %) и МНЖК (39,28 %), наименьший уровень был установлен для ПНЖК. Такое перераспределение ЖК между ТАГ и ФЛ может указывать на включение одного из специфических механизмов адаптации в ответ действие сложившихся экологических факторов, в которых обитает сельдь группировки В. Этот механизм заключается в вариациях за счет отдельных НЖК и МНЖК, а не ПНЖК, для регуляции физико-химического состояния мембран, и достижения определенного качества энергетических компонентов (ТАГ) в сложившихся условиях среды. Данные изменения направлены на сохранение мембранных свойств клеток и субклеточных структур и повышение экологической и метаболической ценности, за счет включения в их структуру в том числе незаменимых ЖК, энергоемких липидов, которые будут функциональнее для организма в данных условиях среды. В целом, механизм накопления МНЖК в структуре ТАГ является довольно распространенным среди арктических и антарктических представителей ихтиофауны. Интересно, что у сельди он достигается в том числе за счет НЖК. Однако следует помнить, что состав запасных ТАГ определяется в первую очередь потребностями самого организма и спецификой его обмена веществ, а в нашем случае это рыбы, которые готовятся к перезимовке.

Наиболее интересным, возможно неоднозначным, является результат, свидетельствующий о том, что основу ЖК-профиля ФЛ сельди составляют НЖК (за счет 16:0), затем, по количественному содержанию следуют ПНЖК, в которых доминируют (n-6) и (n-4) семейства ЖК (таблица 37). Последние имеют, скорее всего, бактериальное происхождение. Повышение содержания 16:0 ЖК может быть связано как с ее поступлением с пищей, так и с активным синтезом *de novo*. Эта ЖК является компонентом многих мембранных ФЛ, в том числе основного структурного блока биомембран – ФХ. Как нами было показано выше уровень ФХ у исследованных группировок сельдей не

различался. В связи с чем, повышенное содержание НЖК и, в частности, 16:0 вполне можно рассматривать в качестве одного из специфичных механизмов приспособительной реакции, направленной на поддержание структуры и функциональных свойств мембран организма. Полученный результат коррелирует отсутствием различий по содержанию ХС и значениям индекса ХС/ФЛ у исследованных рыб.

Таким образом, специфический ЖК-профиль основных классов энергетических и структурных липидов демонстрирует как генетически детерминированный характер их состава, так и специфические количественные и качественные перестройки, влияющие на интенсивность обмена липидов, и указывают на участие ЖК-компонентов липидов в механизмах биохимической адаптации, обеспечивающих компенсаторный ответ к действию температурного, соленостного, трофического факторов среды.

Вариации интенсивности и направления ключевых реакций липидного обмена (согласно анализа и оценке серии взаимосвязанных показателей) обеспечивают поддержание энергетического гомеостаза, выбор стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, необходимый синтез структурных и запасных веществ и определяют возможности адаптации каждой из групп сельди к гидрологическим, экологическим и кормовым условиям исследованных заливов Белого моря. Соотношение эволюционно закрепленной консервативности процессов липидного обмена и вариаций уровня отдельных метаболических процессов или реакций с одной стороны обеспечивает виду эффективное, экономичное и стабильное существование, а с другой стороны создает необходимую амплитуду адаптивных свойств и качеств отдельных особей или групп для расселения и приспособления в местообитаниях различающихся условиями среды.

5.3. Жирнокислотный спектр личинок беломорской сельди Кандалакшского и Онежского заливов в оценке лабильности приспособления к факторам среды

Численность популяции зависит в основном, от условий развития молоди, в связи с чем актуальным является изучение вариаций биохимических компонентов, в частности липидов, активных участников и катализаторов многих адаптивных реакций, обеспечивающих жизнестойкость молоди при разном сочетании экологических факторов. Известно, что личинки и молодь беломорской сельди не выходят за пределы Кандалакшского и Онежского заливов благодаря фронтальным разделам, отделяющим их воды от сопредельных акваторий Белого моря (Евсеенко, Мишин, 2011), что способствует поддержанию и закреплению генетических различий стад (группировок) в заливах (Андреева и др., 2009).

Исследован ЖК-профиль ОЛ, характеризующих как физиологическое состояние, так и их функциональную взаимосвязь в поддержании целостности метаболизма на действие факторов среды, у личинок сельди в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря.

Молодь сельди из двух исследованных местообитаний Белого моря имеет одинаково высокое и равное содержание НЖК (55,4 и 52,74% от суммы ЖК), в основном, за счет 16:0 и 14:0 ЖК, а также МНЖК (30,58 и 33,09% от суммы ЖК). Отличительной особенностью ЖК спектра личинок от взрослых рыб является доминирование у первых НЖК, а у вторых – МНЖК (38,8-42,1 % от суммы ЖК) с повышенной долей 18:1(n-9) и 16:1(n-7) ЖК. Пальмитиновой кислоте (16:0) принадлежит ключевая роль в метаболизме НЖК у рыб. Она рассматривается как предшественник для синтеза других ЖК соответственно физиологической потребности и по «запросу» – для участия в компенсаторных реакциях, в организме значительная часть 16:0 ЖК элонгируется и десатурируется. Напротив, для одновозрастной молоди колюшки по сравнению с сельдью установлен более высокий уровень ПНЖК.

Личинки сельди из Кандалакшского залива отличались от таковых из Онежского залива повышенным содержанием (n-3) ПНЖК, в том числе ЭПК и ДГК, а также индексом $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$, что определяется прежде всего качественным и количественным составом корма. Эти ЖК отражают преимущественное питание фитопланктоном личинок сельди. Кроме того, ЭПК и ДГК являются незаменимыми и имеют особую значимость

для развивающегося организма – нормальное развитие нервной ткани и зрительной системы, а также эти ЖК принимают участие в механизмах биохимической адаптации, особенно в специфических условиях, которые складываются в исследуемых заливах (скорость и динамика течений, их направление, реверсивные потоки, соленость и т.п.). Известно, что ЭПК и ДГК являются предшественниками эйкозаноидов и других активных биомолекул, влияющих на гормональный уровень организма (таблица 38).

Таблица 38 – Жирнокислотный состав общих липидов (% от суммы ЖК) личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* из разных мест обитания Белого моря в летний сезон (июль)

ЖК/место сбора проб	Кандалакшский залив	Онежский залив
Кол-во проб	6	6
12:0	0,20±0,04	0,30±0,05*
14:0	9,69±1,01	9,89±1,43
15:0	1,84±0,17	1,55±0,07
16:0	31,02±1,79	30,25±0,89
17:0	1,03±0,16	0,72±0,06
18:0	5,88±1,28	4,65±0,59
20:0	4,54±1,94	3,86±1,38
24:0	1,25±0,46	1,54±0,49
ΣНЖК	55,40±1,08	52,74±1,67*
16:1(n-7)	4,90±0,66	5,80±1,11
18:1(n-9)	13,11±1,38	15,40±0,80*
18:1(n-7)	2,38±0,17	2,21±0,26
18:1(n-5)	0,78±0,15	0,75±0,22
20:1(n-11)	0,43±0,33	0,09±0,00*
20:1(n-9)	1,81±0,50	1,88±0,15
20:1(n-7)	0,55±0,14	0,69±0,08
22:1(n-11)	0,22±0,04	0,06±0,06*
22:1(n-9)	0,50±0,09	0,46±0,09
ΣМНЖК	30,58±2,84	33,09±2,42
18:2(n-6)	0,34±0,10	0,48±0,14*
20:4(n-6)	0,09±0,02	0,03±0,00*
Σ(n-6) ПНЖК	3,0±0,8	5,36±1,15*
16:2(n-4)	0,23±0,04	0,24±0,06
16:3(n-4)	0,10±0,03	0,06±0,02
16:4(n-4)	0,19±0,03	0,15±0,02
18:2(n-4)	0,04±0,01	0,10±0,02
18:3(n-4)	1,01±0,29	2,31±0,44
18:4(n-4)	1,17±0,18	1,06±0,08
20:2(n-4)	0,06±0,01	0,10±0,01
20:3(n-4)	0,06±0,01	0,09±0,03
20:4(n-4)	0,36±0,14	0,35±0,19

Продолжение таблицы 38

20:5(n-4)	0,05±0,04	0,02±0,00
22:3(n-4)	0,21±0,15	0,20±0,06
22:4(n-4)	0,26±0,1	0,01±0,00
22:5(n-4)	0,07±0,04	0,01±0,01
22:6(n-4)	0,11±0,04	0,10±0,03
Σ(n-4) ПНЖК	3,80±0,37	4,79±0,68
18:3(n-3)	0,15±0,02	0,10±0,02
20:5(n-3)	0,91±0,23	0,05±0,01*
22:5(n-3)	0,09±0,03	0,07±0,02
22:6(n-3)	3,06±0,46	0,87±0,10*
Σ(n-3) ПНЖК	5,39±0,85	2,03±0,15*
ΣПНЖК	14,02±1,96	14,17±2,11
Σ(n-6)/Σ(n-3) ПНЖК	0,60±0,07	2,57±0,40*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,60±0,12	0,21±0,03
16:0/18:1(n-9)	2,92±0,59	1,97±0,07

Примечание – Значения представлены в виде $M \pm m$. *- значение достоверно отличается.

Интересно, что в ЖК-профиле личинок сельди установлена минорная 16:4(n-1) ЖК, которая также является специфическим маркером диатомовых водорослей (Legezynska et al., 2014). Доля питания диатомовыми водорослями выше у личинок сельди из Кандалакшского залива.

В ЖК-спектре личинок выявлено 15 минорных (n-4) ПНЖК с числом углеродных атомов от 16 до 22, которые были в пределах от 0,01 до 2,31 % от суммы ЖК в дополнение к относительно значимому (для личинок) содержанию 18:1(n-7) ЖК, а также наличия ЖК C15 и C17, что указывает на разнообразие кормовых объектов бактериального происхождения и что не установлено для половозрелой сельди. Наличие в ЖК-профиле как у взрослых рыб, так и личинок специфических 20:1 и 22:1 ЖК (у личинок в значительно меньшем количестве), связано с присутствием восков (Graeve et al., 2008) в их пищевых цепях. Вероятно, что личинки сельди используют в питание науплиальные стадии копепод.

Таким образом, показана экологическая роль количественных вариаций отдельных липидов и ЖК у личинок сельди в специфических экологических условиях, в частности кормовой базы в период их пассивно-активного расселения и освоения акватории заливов, что имеет значение для определения адаптивных возможностей, «чувствительности» развивающегося организма и пределов устойчивости вида в целом к условиям среды на отдельных этапах онтогенеза на уровне липидов.

Выявленные особенности ЖК-статуса у личинок сельди, выражающиеся в более высоком содержании НЖК (за счет 16:0) и низком – ЭПК и ДГК (особенно у личинок Онежского залива) по сравнению с половозрелыми особями, связаны со спецификой физиолого-биохимических процессов личинок сельди в данный период онтогенеза.

Данные о биохимическом статусе беломорской сельди, обитающей в различающихся местообитаниях Белого моря (заливы) можно использовать и для прояснения проблемы популяционной структуры беломорской сельди. Результаты проведенных исследований подтверждают тот факт, что несмотря на определенную консервативность природы приспособительных реакций, обусловленную необходимостью сохранения биохимического единства непосредственно перед разнообразными адаптивными задачами, исследования биохимических адаптаций гидробионтов, обитающих в естественных водоемах, нельзя рассматривать в отрыве от экологии, от условий среды обитания. Особенно это касается гидробионтов – обитателей северных морей, развитие и становление которых происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности.

**ГЛАВА VI. ЛИПИДЫ И ИХ ЖИРНОКИСЛОТНЫЕ КОМПОНЕНТЫ В
ПРОЦЕССАХ ФОРМИРОВАНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК
МОЛОДИ КУМЖИ (*Salmo trutta* L.) И АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*Salmo salar*
L.) НА РАННИХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА В ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОТОКАХ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА**

Лососевые рыбы характеризуются высокой вариабельностью жизненных стратегий (Павлов и др., 2008). Реализация всего комплекса сформировавшихся на протяжении эволюции вида адаптаций, направленных на увеличение эффективности его размножения, на выживание потомства осуществляется за счет подбора наиболее устойчивого фенотипа с определенным диапазоном чувствительности и реактивности, широты адаптивной нормы в ответ на действие изменяющихся факторов среды. Таким образом, генетически заложенные механизмы регуляции роста и раннего развития лососевых рыб реализуются целым комплексом физиолого-биохимических особенностей и адаптаций, определяющих выбор оптимальной стратегии раннего развития молоди лосося и специфику его жизненного цикла. Следует отметить, что исследований роли биохимических механизмов в реализации жизненной стратегии в процессе онтогенеза у лососевых рыб недостаточно.

У молоди лососевых (*Salmonidae*), как и у ряда других рыб, существует *дифференциация на группы* по морфологическим и физиолого-биохимическим показателям (Thorpe, 1977; Павлов и др., 2007). Ранняя дифференциация эмбрионов, личинок и мальков под действием экологических факторов среды приводит к образованию сложной возрастной и субпопуляционной структуры, поддерживающей внутривидовое биоразнообразие и устойчивость воспроизводства популяций. Наличие фенотипических групп у сеголеток лосося, по-видимому, играет значительную роль в дальнейшей дифференциации молоди, поэтому эта стадия развития может рассматриваться как одна из ключевых (Павлов и др., 2008). Внутривидовая неоднородность формируется под влиянием условий окружающей среды и встречается даже у потомства одной пары производителей (Павлов и др., 2007). Её адаптивное значение заключается в повышении выживаемости молоди (Павлов и др., 2010).

Один из важных этапов развития лососевых, связанных с подготовкой молоди к морской среде обитания – *смолтификация*, которая сопровождается сложными

физиолого-биохимическими, морфологическими и поведенческими изменениями (Казаков, Веселов, 1998; Павлов и др., 2001; Olsvi et al., 2005; Stefansson et al., 2008; Vjörnsson et al., 2011). Несмотря на многочисленные исследования смолтификации, отдельные механизмы этого процесса, связанные с выяснением метаболических изменений и преадаптаций, их видоспецифичности физиолого-биохимических процессов у молоди атлантического лосося и кумжи продолжают оставаться недостаточно раскрытыми. Межвидовые отношения лососевых определяются такими факторами как: скорость потока, доступность, массовость и видовой состав пищи, температурный режим, что влияет на уровень агрессивности рыб и, как следствие, на продуктивность рек. Обеспеченность рыб пищей напрямую определяет различия в росте, а флуктуации температуры, водности, скорости течения и других факторов влияют на рост рыб опосредованно, через степень развития кормовой базы и активность метаболических процессов в организме. Спектр питания молоди кумжи в течение года меняется в связи с динамикой состава доступных кормовых объектов. Более низкий уровень жирности у смолтов кумжи и лосося по сравнению с пестрятками связан с недостаточностью кормовой базы для них, что и является основной характеристикой их миграции в море или озеро. Миграционное поведение молоди лососевых рыб определяется различными механизмами, в том числе биохимическими, включающими адаптации на уровне метаболизма и приводящие к реализации стратегии развития и поведения молоди в этом процессе.

Важную роль в развитии биохимических адаптаций выполняют липиды, обеспечивающие структурные и энергетические преобразования в клетке, направление на поддержание необходимого гомеостаза организма. Липидный статус, как один из комплексных показателей уровня метаболизма, можно рассматривать в качестве одного из биохимических индикаторов раннего развития рыб, процессов их внутривидовой дифференцировки. Жирные кислоты, являются одними из наиболее метаболических активных компонентов липидов, за счет этого ЖК относительно быстро включаются в адаптивные (или преадаптивные) реакции организма в ответ на изменение условий среды (Takeuchi et al., 1989; Sheridan, 1989; Hochachka, Somero, 2002; Tocher et al., 2000; Tocher, 2003; Arts et al., 2009). Знание эколого-биохимических механизмов раннего развития атлантического лосося и кумжи необходимо для выявления особенностей развития этих видов, выявления

закономерностей замедленного или ускоренного роста, а также наступления периода смолтификации, что представляет несомненный интерес для определения роли факторов среды (биотопов) в формировании внутривидовой структуры вида в раннем развитии.

В настоящей главе обсуждаются результаты изменения показателей биохимического метаболизма, на примере липидного обмена, в том числе адаптивного характера, у популяций атлантического лосося и кумжи, населяющих ключевые кумжево-лососевые пресноводные водотоки Кольского полуострова (р. Варзуга и ее притоки, р. Индера, р. Ольховка), а также реки басс. Онежского озера (для кумжи). Существенным будет отметить, что характеристика липидного статуса молоди исследованных видов лососевых рыб является важной составляющей физиолого-биохимической индикации состояния организмов и популяций на протяжении их жизненного цикла. Особое внимание уделено исследованию роли липидов и их ЖК-компонентов в компенсаторных реакциях адаптации к действию комплекса факторов среды в процессе роста и развития, формировании у молоди фенотипической разнокачественности, способствующей образованию группировок мальков с различной стратегией развития, наступлении миграционного состояния, подготовкой молоди к смолтификации и последующего ската в море.

Характеристика мест обитания (мест сбора проб) и основные гидрологические показатели представлены в соответствующем разделе Главы II. Материал и методы.

6.1. Особенности липидного профиля в процессе эмбриогенеза и раннего развития у кумжи и атлантического лосося

Проведено сравнительное исследование липидного профиля (содержание ОЛ и их отдельных классов – общих ФЛ и их отдельных классов, а также ДАГ, ТАГ, ЭХС, ХС, СЭЖ, ЖК общих липидов) развивающейся икры кумжи и атлантического лосося на стадиях эмбриогенеза – пигментация глаз, предличинка перед выклевом, личинка с желточным мешком, а также у сеголеток (0+) с целью поиска причин дифференциации молоди по уровню метаболизма и особенностям взаимодействия со средой обитания, что в конечном итоге определяет сложную внутривидовую структуру лососевых рыб в условиях Европейского Севера.

Сравнительное исследование липидного профиля в процессе эмбриогенеза у кумжи и лосося на стадиях пигментации глаз и предличинки перед выклевом показало достоверно равное содержание ОЛ (в пределах 17,92-23,63% сухой массы), в том числе доминирующих по содержанию запасных липидов в форме ТАГ, а также структурных липидов – общих ФЛ, в том числе ФЛ классов (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ, СФМ) и ХС (таблица 39). При этом у кумжи была понижена доля ЭХС, но повышена доля СЖК, ДАГ и значений индексов ТАГ/ФЛ, ХС/ФЛ. Используемые индексы (соотношения) структурных и запасных липидов являются значимыми индикаторами успешного и полноценного эмбрионального и постэмбрионального развития рыб. Известно, что даже незначительное отклонение от нормы значений ХС/ФЛ может изменить микровязкость мембран клеток и оказать влияние на активность мембраносвязанных ферментов и обменные процессы в организме (Бурлакова и др., 1977; Crockett, 1998; Mitra et al., 2004).

Таблица 39 – Липидный профиль (% сухой массы) на этапе пигментации глаз, предличинки перед выклевом, личинки с желточным мешком, выращенных в заводских условиях, и у сеголеток (0+), выращенных со стадии пигментации глаз в гнездах-инкубаторах в естественных условиях р. Улмасен-йоки, кумжи (*Salmo trutta* L.) и атлантического лосося (*Salmo salar* L.)

Место сбора	Заводские условия						Гнездо-инкубатор, р. Улмасен-йоки	
	Пигментация глаз		Предличинка		Личинка			
Этап								
Объект	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>
Кол-во проб	6	6	6	6	6	6	6	6
ОЛ	21,13±0,35	17,92±3,90	23,63±1,84	21,77±1,68	26,90±1,17 ^A	21,53±1,20*	27,47±0,74 ^A	19,05±0,92*
ФЛ	3,84±0,09	3,62±0,84	4,22±0,42	4,12±0,28	5,17±0,19 ^A	3,73±0,20*	6,49±0,58 ^{ABC}	3,30±0,13*
ФИ	0,09±0,01	0,08±0,02	0,11±0,02	0,10±0,01	0,12±0,01	0,07±0,01*	0,17±0,01 ^{ABC}	0,07±0,02*
ФС	0,01±0,00	0,01±0,00	0,03±0,00 ^A	0,03±0,00 ^A	0,04±0,00 ^A	0,02±0,00 ^{A*}	0,27±0,04 ^{ABC}	0,22±0,04 ^{ABC}
ФЭА	0,29±0,05	0,29±0,09	0,42±0,08	0,36±0,06	0,51±0,07 ^A	0,26±0,04*	1,35±0,11 ^{ABC}	0,74±0,09 ^{ABC*}
ФХ	3,41±0,06	3,06±0,70	3,59±0,38	3,50±0,23	4,41±0,17 ^A	3,35±0,19*	4,62±0,55 ^{AB}	2,25±0,12 ^{BC*}
ЛФХ	0,04±0,00	0,17±0,12	0,07±0,01 ^A	0,14±0,06	0,09±0,01 ^A	0,03±0,01 ^{B*}	0,06±0,03	0,01±0,00 ^{AB}
СФМ	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00 ^{AB}	0,00±0,00*
ДАГ	0,96±0,05	0,57±0,14*	1,18±0,09	1,09±0,15 ^A	1,02±0,09	0,65±0,03 ^{B*}	1,06±0,05	0,98±0,09 ^{AC}
ХС	3,38±0,07	2,79±0,61	3,70±0,30	3,5±0,22	4,67±0,19 ^A	3,66±0,20*	5,32±0,15 ^{ABC}	3,77±0,18*
СЖК	0,11±0,02	0,04±0,01*	0,13±0,02	0,05±0,01*	0,08±0,02	0,07±0,02	0,11±0,02	0,12±0,03 ^{AB}
ТАГ	11,23±0,25	9,1±1,99	12,85±0,96 ^A	10,56±0,96	14,26±0,85 ^A	11,22±0,60*	10,90±0,52 ^C	8,19±0,53 ^{C*}
ЭХС	1,60±0,09	1,81±0,34	1,55±0,13	2,45±0,20*	1,71±0,07	2,19±0,19*	4,14±0,24 ^{ABC}	2,68±0,1 ^{AC*}
ХС/ФЛ	0,88±0,02	0,79±0,02*	0,88±0,02	0,85±0,02	0,91±0,05	0,98±0,02 ^{AB}	0,84±0,06	1,14±0,03 ^{ABC*}
ТАГ/ФЛ	2,93±0,06	2,54±0,07*	3,08±0,08	2,55±0,09*	2,78±0,19	3,01±0,07 ^{AB}	1,73±0,13 ^{ABC}	2,47±0,09 ^{C*}

Примечание – ^A – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых на этапе пигментации глаз; ^B – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых на этапе предличинки; ^C – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых на этапе личинки; * – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых между кумжей и сёмгой одного этапа.

В процессе эмбриогенеза и раннего постэмбрионального развития (пигментация глаз – предличинка – личинка с желточным мешком) у кумжи по сравнению с атлантическим лососем сохраняется более высокое содержание ОЛ, в том числе запасных ТАГ, структурных ФЛ (за счет ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ), ХС, ДАГ, СЖК и пониженное ЭХС, что определяется потребностями организма в отдельных липидах и является одной из отличительных особенностей кумжи. При этом у них не происходило траты запасных липидов (ТАГ и ЭХС).

У кумжи по сравнению с лососем как на стадии пигментации глаз, так и предличинки повышена доля СЖК, что указывает на более активные метаболические процессы у кумжи в этот период. Известно, что СЖК, как энергетический источник быстро мобилизуются при интенсификации физиологических процессов (Cowey, Sargent, 1985). Так, СЖК, как правило, не накапливаются в больших концентрациях, поскольку являются активными модуляторами многих клеточных процессов: регуляция деятельности различных ферментов, участие в передаче клеточного сигнала, модулирование связывания стероидных гормонов с рецепторами, оказывают влияние на транскрипцию некоторых генов (Когтева, Безуглов, 1998).

Вариации с уровнем ДАГ у лосося (повышение у предличинок в 1,9 раза и снижение у выклюнувшихся личинок с желтком в 1,7 раз), коррелируют с изменением содержания минорных ФС и ЛФХ, что свидетельствуют об активном участии ДАГ в обменных процессах минорных ФЛ и связано с физиологическим состоянием организма. Кроме того, ФС необходим для функционирования комплекса Na^+, K^+ -АТФ-азы, ключевого фермента осморегуляции, и повышение его у предличинок лосося и кумжи указывает об активации этого фермента, что имеет значение при изменении условий среды. У личинок лосося с желточным мешком отмечено повышение коэффициентов ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ, значения которых сравнивались с таковыми личинок кумжи.

Таким образом, на стадиях пигментации глаз и у предличинки перед выклевом кумжи и лосося липидный спектр – содержание ОЛ, ФЛ (в том числе ФИ, ФС, ФЭА, ФХ), ХС и ТАГ показали высокую степень сходства, хотя значения коэффициентов ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ статистически различаются у этих видов рыб. Видоспецифичность кумжи и лосося по липидному статусу показана на стадии после выклева у личинки с желточным мешком в отношении повышенного содержания ОЛ, ФЛ, ХС и ТАГ (у кумжи).

Кумжа и лосось в период развития (пигментация глаз – предличинка перед выклевом – личинка с желточным мешком) имели в равной степени высокое и преобладающее содержание ПНЖК (в пределах 40,66-43,04% от суммы ЖК). При этом они различались уровнем ПНЖК семейств (n-3) и (n-6): более высокое содержание у лосося (n-3) ПНЖК (в пределах 37,4-39,0%) по сравнению с кумжей (22,4-22,8% от суммы ЖК) за счет повышенной доли физиологически значимых 22:6(n-3) ЖК и 20:5(n-3) ЖК (таблица 40).

Таблица 40 – Жирнокислотный состав (% от суммы ЖК) на этапе пигментации глаз, предличинки перед выклевом, личинки с желточным мешком, выращенных в заводских условиях, и у сеголеток (0+), выращенных со стадии пигментации глаз в гнездах-инкубаторах в естественных условиях р. Улмасен-йоки, кумжи (*S. trutta* L.) и атлантического лосося (*S. salar* L.)

Место сбора	Заводские условия						Гнездо-инкубатор, р. Улмасен-йоки	
	Пигментация глаз		Предличинка		Личинка		Сеголетки (0+)	
Объект	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>	<i>S. trutta</i>	<i>S. salar</i>
Кол-во проб	6	6	6	6	6	6	6	6
14:0	1,07±0,03	1,44±0,04*	0,96±0,04	1,47±0,03*	0,97±0,03	1,40±0,02*	1,04±0,06	1,39±0,11
16:0	12,00±0,08	12,73±0,3*	11,76±0,08	13,30±0,1*	12,16±0,12 ^B	13,19±0,15*	14,57±0,25 ^{ABC}	13,58±0,46
18:0	4,86±0,05	6,87±0,19*	4,74±0,02 ^A	7,08±0,12*	4,96±0,11 ^B	7,22±0,12*	5,94±0,10 ^{ABC}	6,69±0,28*
20:0	0,73±0,03	0,82±0,08	0,70±0,01	1,00±0,09*	1,19±0,11 ^{AB}	0,97±0,07	1,60±0,08 ^{ABC}	6,75±2,10 ^{ABC*}
24:0	0,22±0,03	0,22±0,01	0,18±0,01	0,26±0,02*	0,27±0,03 ^B	0,24±0,02	0,53±0,02 ^{ABC}	2,72±1,03 ^{ABC*}
ΣНЖК	19,24±0,10	22,58±0,60*	18,69±0,11 ^A	23,63±0,35*	19,87±0,32 ^{AB}	23,49±0,31*	24,14±0,44 ^{ABC}	31,69±2,83 ^{ABC*}
16:1(n-9)	1,08±0,04	0,76±0,02*	0,98±0,02 ^A	0,76±0,03*	1,05±0,04	0,68±0,02 ^{AB*}	1,38±0,03 ^{ABC}	0,87±0,08*
16:1(n-7)	2,48±0,03	4,26±0,25*	2,48±0,03	4,38±0,22*	2,41±0,04	4,63±0,19*	1,81±0,06 ^{ABC}	3,19±0,16 ^{ABC*}
18:1(n-9)	28,83±0,10	22,32±0,56*	28,91±0,15	21,76±0,70*	28,65±0,42	20,55±0,48 ^{A*}	23,20±0,48 ^{ABC}	20,22±0,97*
18:1(n-7)	3,98±0,10	4,17±0,05	3,94±0,05	4,08±0,05*	3,67±0,04 ^{AB}	4,15±0,04*	3,02±0,05 ^{ABC}	3,31±0,12 ^{ABC}
18:1(n-5)	0,09±0,01	0,38±0,01*	0,10±0,01	0,36±0,02*	0,08±0,01 ^B	0,34±0,01 ^{A*}	0,10±0,00 ^C	0,27±0,00 ^{ABC*}
20:1(n-11)	1,16±0,07	0,15±0,01*	0,10±0,02 ^A	0,15±0,01	0,05±0,01 ^{AB}	0,12±0,01 ^{A*}	0,15±0,02 ^{AC}	0,19±0,02 ^C
20:1(n-9)	1,51±0,04	1,93±0,02*	2,48±0,07 ^A	2,03±0,04*	2,39±0,06 ^A	1,94±0,02*	1,81±0,08 ^{ABC}	2,26±0,17*
22:1(n-11)	0,39±0,07	0,43±0,02	0,45±0,06	0,53±0,04 ^A	0,31±0,03	0,45±0,02*	0,69±0,12 ^{AC}	0,96±0,16 ^{AC}
22:1(n-9)	0,12±0,02	0,13±0,01	0,14±0,01	0,17±0,02 ^A	0,09±0,01 ^B	0,14±0,00 ^{B*}	0,21±0,02 ^{ABC}	0,29±0,03 ^{ABC}
ΣМНЖК	40,07±0,29	35,02±0,34*	40,01±0,27	34,77±0,60*	39,07±0,48	33,47±0,38 ^{A*}	32,81±0,68 ^{ABC}	32,08±1,05 ^A
18:2(n-6)	10,31±0,06	1,67±0,07*	10,41±0,10	1,68±0,07*	10,35±0,20	1,57±0,06*	7,42±0,21 ^{ABC}	2,03±0,13 ^{ABC*}
18:3(n-6)	0,11±0,00	0,03±0,00*	0,11±0,00	0,03±0,00*	0,10±0,00 ^{AB}	0,03±0,00*	0,11±0,00	0,04±0,01*
20:2(n-6)	2,33±0,03	0,26±0,01*	2,29±0,02	0,24±0,01*	2,30±0,02	0,22±0,01 ^{A*}	1,48±0,05 ^{ABC}	0,29±0,02 ^{C*}
20:3(n-6)	2,20±0,04	0,24±0,01*	2,20±0,03	0,23±0,01*	2,23±0,02	0,25±0,00*	1,76±0,06 ^{ABC}	0,36±0,05 ^{ABC*}
20:4(n-6)	2,03±0,03	1,06±0,06*	2,17±0,03 ^A	1,08±0,07*	2,22±0,02 ^A	1,00±0,05*	3,16±0,10 ^{ABC}	1,29±0,11*
Σ(n-6) ПНЖК	17,83±0,15	3,77±0,11*	17,97±0,16	3,74±0,11*	17,97±0,21	3,58±0,06*	14,85±0,22 ^{ABC}	4,99±0,18 ^{ABC*}

Продолжение таблицы 40

18:3(n-3)	2,17±0,02	0,68±0,05*	2,20±0,02	0,62±0,04*	2,17±0,06	0,53±0,03 ^{A*}	1,36±0,06 ^{ABC}	0,57±0,04*
18:4(n-3)	0,16±0,01	0,26±0,02*	0,17±0,01	0,29±0,02*	0,14±0,01 ^B	0,29±0,02*	0,18±0,02	0,22±0,02 ^{BC}
20:3(n-3)	0,45±0,01	0,14±0,01*	0,45±0,01	0,13±0,01*	0,43±0,01 ^A	0,11±0,01*	0,30±0,01 ^{ABC}	0,13±0,02*
20:4(n-3)	0,58±0,01	1,81±0,06*	0,58±0,01	1,79±0,06*	0,56±0,01	1,93±0,06*	0,42±0,01 ^{ABC}	1,24±0,11 ^{ABC*}
20:5(n-3)	2,55±0,02	8,54±0,11*	2,68±0,03 ^A	8,69±0,18*	2,87±0,28	9,16±0,13 ^{AB*}	3,05±0,08 ^{AB}	5,91±0,52 ^{ABC*}
22:5(n-3)	2,03±0,05	6,04±0,06*	1,97±0,03	5,76±0,04 ^{A*}	1,97±0,03	6,00±0,06 ^{B*}	1,71±0,04 ^{ABC}	4,37±0,47 ^{AC*}
22:6(n-3)	14,33±0,16	20,45±0,30*	14,66±0,17	19,87±0,27*	14,47±0,17	20,75±0,28 ^{B*}	20,36±0,60 ^{ABC}	18,00±1,61
Σ(n-3) ПНЖК	22,39±0,22	38,14±0,23*	22,82±0,23	37,38±0,41*	22,69±0,38	39,00±0,32 ^{B*}	27,55±0,64 ^{ABC}	30,70±2,35 ^{ABC}
ΣПНЖК	40,66±0,32	42,40±0,29*	41,28±0,34	41,60±0,35	41,03±0,23	43,04±0,27 ^{B*}	43,05±0,68 ^A	36,20±2,17 ^{AC*}
Σ(n-3)/Σ(n-6) ПНЖК	1,26±0,00	10,14±0,27*	1,27±0,01	10,05±0,39*	1,26±0,04	10,92±0,26*	1,86±0,04 ^{ABC}	6,25±0,66 ^{ABC*}
Σ(n-6)/Σ(n-3) ПНЖК	0,80±0,00	0,10±0,00*	0,79±0,01	0,10±0,00*	0,79±0,02	0,09±0,00*	0,54±0,01 ^{ABC}	0,17±0,02 ^{ABC*}
16:0/18:1(n-9)	0,42±0,00	0,57±0,03*	0,41±0,00	0,62±0,03*	0,43±0,01 ^B	0,64±0,02*	0,63±0,02 ^{ABC}	0,68±0,02 ^A
20:4(n-6) /20:5(n-3)	0,8±0,01	0,12±0,01*	0,8±0,01	0,12±0,01*	0,8±0,01	0,11±0,01*	1,03±0,02 ^{ABC}	0,24±0,02 ^{*ABC}
20:4(n-6) /18:2(n-6)	0,21±0,02	0,63±0,03*	0,20±0,02	0,64±0,03*	0,21±0,02	0,63±0,03*	0,43±0,02 ^{ABC}	0,64±0,03 ^{*ABC}

Примечание – ^A – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых на этапе пигментации глаз; ^B – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых на этапе предличинки; ^C – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых на этапе личинки; * – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых между кумжей и сёмгой одного этапа; ^ – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) от таковых между гнёздами в естественных гнёздах.

При этом в развивающихся эмбрионах и личинках кумжи по сравнению с таковыми лосося установлено повышенное содержание (n-6) ПНЖК за счет высокого уровня пищевой линолевой 18:2(n-6) ЖК (в пределах 10,3-10,4% и 1,6-1,7% от суммы ЖК, соответственно). Известна важная роль 18:2(n-6) в метаболизме превращения через элонгацию-десатурацию в арахидоновую ЖК, 20:4(n-6), – источник активных медиаторов липидной природы различных физиологических процессов в организме — стрессовых, репродуктивных, роста и т.д. (Yanes-Roca et al., 2009). Состав ПНЖК, его специфичность в липидах в значительной степени определяется рационом питания и формируется в период нагула производителей (самок).

Значение индекса $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК в исследованные периоды развития у лосося было значительно выше (10,05-10,92), чем у кумжи (1,26-1,27), что является одним из их видовых особенностей, при этом данный индекс достоверно не изменялся в период эмбриогенеза у исследованных видов лососевых рыб. Известно, что ЖК-состав ФЛ находится под генетическим контролем, а факторы окружающей среды определяют соотношение концентраций ЖК линоленового и линолевого типа (n-3)/(n-6) (Pickova et al., 1998; Peng et al., 2003). Разнокачественность в содержании отдельных ПНЖК и их соотношений может закладываться в ходе формирования половых продуктов у рыб, соответственно их физиологическим потребностям (Новиков, 2000), что объясняется установленными различиями соотношений ПНЖК в процессе эмбриогенеза исследованных видов лососевых рыб. На видоспецифичность липогенеза в эмбриогенезе лосося и кумжи указывают индексы 20:4(n-6)/18:2(n-6) (Pickova et al., 1998; Peng et al., 2003) и 20:4(n-6)/20:5(n-3) (Bell, Sargent, 2003). Значение первого индекса для эмбрионов лосося от стадии пигментации глаз до выклюнувшейся личинки с желточным мешком был в пределах 0,63-0,64, а для кумжи – 0,20-0,21, а значение второго индекса для лосося – 0,11-0,12, для кумжи – 0,77-0,80. Концентрация определенных ЖК липидов, как 20:4(n-6), 20:5(n-3) и 22:6(n-3), наиболее детерминированы избирательным содержанием и могут быть использованы как индикаторы между разными рода или популяциями некоторых видов рыб (Viga, Grahl-Nielsen, 1990). Этот оптимальный ЖК-состав специфичен для каждого вида или рода, так называемые генотипический состав.

Помимо доминирования ПНЖК у развивающихся эмбрионов и личинок кумжи и лосося установлено высокое содержание МНЖК (в пределах 39,07-40,07% у кумжи и достоверно ниже у лосося 33,47-35,02% от суммы ЖК) с доминированием олеиновой ЖК,

18:1(n-9), (в пределах 28,65-28,91% у кумжи и достоверно ниже у лосося 20,55-22,32% от суммы ЖК). Незначительное снижение МНЖК, за счет олеиновой 18:1(n-9) ЖК и минорной 16:1(n-9) ЖК отмечено только у личинки с желточным мешком атлантического лосося. Высокое содержание 18:1(n-9) ЖК в развивающихся эмбрионах и личинках кумжи и лосося и незначительная их трата (только у лосося) свидетельствует о важной роли как энергетического источника и указывает на ее преимущественное использование на более поздних периодах развития. Показана более высокая интенсивность обмена ЖК общих липидов в процессе развития у эмбрионов и личинок лосося по сравнению с кумжей, определяемая по соотношению 16:0/18:1(n-9) ЖК (в пределах 0,57-0,64 у лосося против 0,41-0,43 у кумжи).

Таким образом, кумжа и атлантический лосось в процессе эмбриогенеза и раннего постэмбрионального развития (пигментация глаз – предличинка перед выклевом – личинка с желточным мешком) различались уровнем ПНЖК семейств (n-3) и (n-6): более высокое содержание у лосося (n-3) ПНЖК (за счет физиологически значимых 22:6(n-3) и 20:5(n-3) ЖК), а у кумжи повышено содержание (n-6) ПНЖК (за счет пищевой линолевой 18:2(n-6) ЖК); различались индексом (n-3)/(n-6) ЖК (отношение концентраций ПНЖК линоленового и линолевого типа семейств), которое было значительно выше (10,05-10,92) у лосося, чем у кумжи (1,26-1,27), которое статистически не изменялось в процессе эмбриогенеза для каждого из исследованных видов лососевых рыб. Также выявлены различия метаболического индекса 16:0/18:1(n-9), который характеризует интенсивность обмена ЖК общих липидов и был выше у лосося (в пределах 0,57-0,64), чем у кумжи (0,41-0,43). Установленные различия в содержании физиологически значимых ЖК и значений их соотношений у кумжи и лосося в период развития (пигментация глаз – предличинка перед выклевом – личинка с желточным мешком после выклева) имеют выраженную видовую специфичность и закономерность.

Сеголетки (0+) кумжи и атлантического лосося, которые развивались в гнездах-инкубаторах в р. Улмасен-йоки (басс. Ладожского оз.) со стадии пигментации глаз, также различались липидным спектром, как и в процессе эмбриогенеза: у мальков кумжи достоверно повышено содержание ОЛ (в 1,25 раза), в том числе ФЛ (в 2,0 раза, за счет ФИ, ФЭА, ФХ), а также ХС, ТАГ и ЭХС, но понижены значения индексов ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ по сравнению с мальками лосося. Сеголетки (0+) кумжи и лосося различались и ЖК-составом: суммарным содержанием НЖК (за счет 18:0 и особенно 20:0 ЖК),

отдельными МНЖК (16:1(n-7), 20:1(n-9)) и ПНЖК (20:4(n-3), 20:5(n-3), 22:5(n-3)), индексом 16:0/18:1(n-9), которые были выше у мальков лосося; у сеголеток (0+) кумжи достоверно выше содержание суммарных ПНЖК, в основном, за счет семейства (n-6) – (18:2(n-6), 20:2(n-6), 20:3(n-6), 20:4(n-6) ЖК), а также пищевой 18:3(n-3) ЖК. У сеголеток (0+) атлантического лосося и кумжи установлены различия индекса 20:4(n-6)/20:5(n-3) ЖК (0,24 и 1,03 у лосося и кумжи, соответственно), что указывает на видоспецифичность липогенеза (n-6) и (n-3) ПНЖК у рыб (Bell, Sargent, 2003). Также установлено различие в индексе соотношения 20:4(n-6)/18:2(n-6), значение которого было выше у сеголеток (0+) лосося, чем кумжи (0,64 и 0,43 соответственно). Показанное различие у сеголеток двух видов лососевых свидетельствует о разной степени активности системы ферментов элонгации/десутарации, которая играет ключевую роль в конвертации 18:2(n-6) в длинноцепочечную 20:4(n-6) ЖК (Rollin et al., 2003; Arts, Kohler, 2009).

Таким образом, все установленные различия по более высокому содержанию ОЛ, так и их отдельных классов, значений индексов в процессе эмбриогенеза рыб стабильно сохраняются в последующем раннем постэмбриональном развитии и у сеголеток кумжи и атлантического лосося в речных условиях. Исключение составили ЭХС, их содержание было наиболее высоким у сеголеток кумжи, а в процессе эмбриогенеза – у лосося.

6.2. Возрастные различия и дифференциация по липидному статусу молоди атлантического лосося, населяющей единый биотоп

У молоди атлантического лосося (возраст 0+, 1+, 2+), населяющей Собачий порог р. Варзуга (осенний период), индивидуально изучили следующие показатели липидного обмена: ОЛ, запасные липиды – ТАГ и ЭХС, структурные липиды – ФЛ и ХС, а также – ЖК общих липидов. Установлено, что содержание ОЛ у молоди лосося разных возрастов (0+, 1+ и 2+) было в пределах 16,99-19,63% сухой массы с доминированием запасных ТАГ (в пределах 8,76-9,93% сухой массы) и ФЛ (4,88-6,96%) (таблица 41).

Таблица 41 – Содержание общих липидов и липидных классов (ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС) (% сухой массы) у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) разного возраста (0+, 1+, 2+), обитающей в Собачьем пороге р. Варзуга в осенний период

Возраст рыб	0+	1+	2+
Кол-во проб	15	14	15
ОЛ	19,63±0,73	16,99±0,52*	16,68±0,99
ФЛ	6,96±0,60	5,04±0,24*	4,88±0,29
ТАГ	9,93±0,89	9,55±0,65	8,76±0,95
ЭХС	0,71±0,09	0,42±0,08*	0,96±0,14**
ХС	2,04±0,22	1,98±0,14	2,08±0,10
ТАГ/ФЛ	1,43±0,09	1,89±0,12*	1,80±0,21**
ХС/ФЛ	0,29±0,05	0,39±0,01*	0,43±0,24**
ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС	1,18±0,11	1,42±0,21*	1,40±0,11**

Примечание – * – значение достоверно отличается от такового у сеголеток с возрастом 0+, ** – значение достоверно отличается от такового у сеголеток с возрастом 1+ ($p \leq 0,05$; ANOVA).

Причем более высокий показатель ОЛ, за счет ТАГ и ФЛ, установлен у сеголеток (0+), а достоверное снижение уровня ОЛ за счет ФЛ и ЭХС выявлено у пестряток (1+). У пестряток старших возрастов (2+) отмечено повышение доли ЭХС по сравнению с таковыми в младших возрастных групп (1+). Динамика ТАГ и ХС у разновозрастной молоди не достоверна и реализуется в физиологических пределах. У молоди с возрастом установлено повышение индексов: ХС/ФЛ (от 0,29 до 0,43), ТАГ/ФЛ (от 1,43 до 1,89) и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС (от 1,18 до 1,42) (таблица 41).

Сравнивая уровень ОЛ и их отдельных классов у молоди лосося разных возрастов (0+, 1+ и 2+), выявлено, что сеголетки 0+ имеют более высокий липидный статус с повышенным содержанием ФЛ и ТАГ, однако вариации уровня последнего недостоверны. Ранее аналогичные исследования были проведены для сеголеток атлантического лосося (осенний период), расселившихся после выклева в другой порог р. Варзуга – Аренгский (Pavlov et al., 2009; Nemova et al., 2015).

С возрастом (0+, 1+ и 2+) у молоди повышаются индексы ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС, характеризующие интенсивность метаболизма запасных липидов, что свидетельствует об увеличении (наращивании) энергетических возможностей (потенциала) в процессе их роста. Известно, что у лососевых рыб основные запасы энергоемких липидов (ТАГ) сосредоточены в мышцах, их содержание четко отражает физиологическое состояние организма, в том числе их двигательную активность (Сидоров, 1983; Lloret et al., 2014), влияющую на интенсивность добычи и эффективность усвоения корма, обеспечивая этим дальнейший рост молоди. При этом в содержании ТАГ у рыб ведущую роль играют трофо-экологические факторы – кормовая база, температура, фотопериод (Шатуновский, 1980; Шустов, 1995; Павлов и др., 2007). Количественный уровень ТАГ в теле рыб (в том числе лососевых), отражает степень обеспеченности их пищей, энергетическими резервами, что важно для последующего этапа зимовки (Павлов и др., 2010; Nemova et al., 2015), а качественный состав ТАГ тесно связан с видовым составом объектов питания. Эти запасные липиды также используются и в адаптивных реакциях организма, связанных с процессами модификации мембранных липидов (Сидоров, 1983). Разновозрастная молодь лосося из одного выростного участка (Собачий порог) достоверно не различалась по уровню запасных ТАГ, что свидетельствует о равной обеспеченности и эффективности корма в питании рыб. Достоверные вариации содержания другой формы запасных липидов – ЭХС (снижение у особей 1+ и повышение у особей 2+), возможно, связаны с их аккумуляцией за счет питания и некоторым различием видового состава кормовых объектов, содержащих разное количество запасных ЭХС в питании разновозрастной молоди. Известно, что в естественном корме рыб содержание ЭХС весьма значительно (Гершанович и др., 1991).

Увеличение индекса ХС/ФЛ у молоди 0+, 1+ и 2+ (0,29; 0,39; 0,43 соответственно) в осенний период за счет снижения уровня ФЛ при постоянной концентрации ХС, может быть одним из механизмов, обеспечивающих необходимую функциональную активность

липид-зависимых ферментов. Известно, что отдельные классы ФЛ в организме выполняют не одну, а несколько функций, каждая из которых имеет определяющее значение в конкретной эколого-физиологической ситуации. Показанное у молоди (1+, 2+) атлантического лосося в октябре снижение уровня ОЛ, также отмечалось ранее у осенних сеголеток микижи и кижуча (северо-запад Камчатки) (Павлов и др., 2010). Достоверные вариации в сторону повышения ЭХС, снижение ОЛ за счет ФЛ, повышение показателей ТАГ/ФЛ и ХС/ФЛ у личинок 1+ и 2+ в осенний период является результатом физиологической подготовки особей к зимнему периоду.

Жирнокислотный спектр липидов имеет большое значение для роста, развития молоди и определяется, в основном, ЖК-составом кормовых объектов, а также способностью самого организма модифицировать его применительно к условиям существования. ЖК-профиль характеризовался высоким уровнем суммарных ПНЖК (в пределах 33,88%-40,28% от суммы ЖК) среди которых доминировали ПНЖК семейства (n-3) (23,96 % – 29,69% от суммы ЖК) с меньшей долей у сеголеток 0+ и повышенной – у пестряток 1+ (таблица 42).

Таблица 42 – ЖК-спектр (% от суммы ЖК) у разновозрастной молоди атлантического лосося, обитающей в Собачьем пороге р. Варзуга

Возраст рыб	0+	1+	2+
Кол-во проб	15	14	14
14:0	2,12±0,11	1,92±0,07	2,09±0,17
16:0	19,75±0,73	17,25±0,16 ^A	17,95±0,60
18:0	8,33±0,27	7,15±0,09 ^A	6,89±0,20 ^B
20:0	1,29±0,06	1,22±0,04	1,20±0,03
ΣНЖК	33,18±1,18	28,91±0,14 ^A	29,43±0,87 ^B
16:1(n-9)	0,67±0,02	0,60±0,02 ^A	0,57±0,03 ^B
16:1(n-7)	9,62±0,37	9,14±0,27	10,08±0,48
18:1(n-9)	13,15±0,35	11,79±0,24 ^A	12,31±0,47
18:1(n-7)	7,28±0,21	7,10±0,11	7,44±0,25
20:1(n-9)	0,42±0,02	0,42±0,02	0,46±0,05
20:1(n-7)	0,20±0,01	0,28±0,01 ^A	0,24±0,02 ^{B,C}
ΣМНЖК	32,30±0,83	30,40±0,31 ^A	32,14±0,52 ^C
18:2(n-6)	5,52±0,13	5,12±0,10 ^A	5,12±0,26
20:4(n-6)	2,13±0,18	2,93±0,13 ^A	2,51±0,22
Σ(n-6) ПНЖК	9,36±0,31	9,92±0,15	9,34±0,21 ^C
16:2(n-3)	0,47±0,03	0,60±0,04 ^A	0,67±0,07 ^B
18:3(n-3)	9,13±0,46	8,52±0,20	7,62±0,43 ^{B,C}
18:4(n-3)	1,01±0,06	1,39±0,04 ^A	1,36±0,08 ^B
20:5(n-3)	4,42±0,42	6,17±0,13 ^A	6,16±0,46 ^B

Продолжение таблицы 42

22:6(n-3)	5,38±0,62	8,60±0,40 ^A	7,91±1,12 ^B
Σ (n-3) ПНЖК	23,96±1,70	29,69±0,36 ^A	28,03±1,32
Σ ПНЖК	33,88±1,98	40,28±0,43 ^A	37,96±1,31 ^C
Σ (n-3)/ Σ (n-6) ПНЖК	2,51±0,12	3,00±0,05 ^A	3,01±0,16 ^B
16:0/18:1(n-9)	1,50±0,04	1,47±0,04	1,48±0,09
22:6(n-3)/18:3(n-3)	0,6±0,04	1,01±0,02 ^A	1,03±0,02 ^A
20:4(n-6)/20:5(n-3)	0,5±0,01	0,5±0,01	0,4±0,02
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,4±0,1	0,6±0,15	0,5±0,15

Примечание – ^A – значение достоверно отличается при сравнении молодежи возраста 0+ и 1+; ^B – значение достоверно отличается при сравнении молодежи возраста 0+ и 2+; ^C – значение достоверно отличается при сравнении молодежи возраста 1+ и 2+.

Преобладающими ЖК среди ПНЖК у исследованной молодежи были 18:3(n-3) (в пределах 7,63-9,13%), 20:5(n-3) (4,42-6,17%) и 22:6(n-3) (5,38-8,60%). У молодежи с возрастом повышение ПНЖК 20:5(n-3) и 22:6(n-3) коррелирует со снижением их метаболического предшественника 18:3(n-3) ЖК и увеличением индекса 22:6(n-3)/18:3(n-3) ЖК (от 0,59 до 1,1). Уровень (n-6) ПНЖК, основу которых составляют линолевая 18:2(n-6) и арахидоновая 20:4(n-6) ЖК, не различался у молодежи разного возраста (в пределах от 5,12 до 5,52% от суммы ЖК и от 2,13 до 2,93% от суммы ЖК соответственно). Следует отметить незначительное, но достоверное повышение содержания 20:4(n-6) ЖК и снижение ее метаболического предшественника 18:2(n-6) ЖК у пестряток (1+). При этом наблюдались вариации индекса 20:4(n-6)/18:2(n-6), отражающего уровень превращения эссенциальной 18:2(n-6) в 20:4(n-6) ЖК (повышение у пестряток 1+ до 0,57 и снижение до 0,49 у пестряток 2+). В целом уровень суммарных ПНЖК семейства (n-6) в процессе роста молодежи почти не изменился и был в пределах 9,34%-9,92% от суммы ЖК, а в содержании ПНЖК семейства (n-3) установлено повышение от 23,96% до 29,69% от суммы ЖК. Таким образом, индекс Σ (n-3)/ Σ (n-6) ПНЖК достоверно увеличился у пестряток 1+.

У исследованной молодежи лосося наряду с ПНЖК обнаружено высокое содержание МНЖК (в пределах 30,40-32,30% от суммы ЖК), в которых доминируют 16:1(n-7), 18:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК (в пределах 9,14-10,08%; 7,10-7,44%; 11,79-13,15% от суммы ЖК, соответственно) (таблица 42). Отмечались достоверные вариации содержания суммарных МНЖК (в основном, за счет 18:1(n-9) ЖК) в процессе роста молодежи – снижение их у пестряток 1+ и повышение у – 2+. У разновозрастной молодежи МНЖК были в пределах 28,91-

33,18% с доминированием пальмитиновой 16:0 ЖК (в пределах 17,25-19,75% от суммы ЖК) и стеариновой 18:0 ЖК (6,89-8,33% от суммы ЖК). Повышенное содержание этих ЖК, а также минорных ЖК (15:0, 17:0, 20:0) была отмечена у сеголеток 0+ и, которая снижалась у пестряток 1+, а 18:0 ЖК – и у пестряток 2+. Интенсивность обмена липидов, определяемая по индексу 16:0/18:1(n-9), достоверно не отличалась у разновозрастной молодежи, хотя была несколько выше у сеголеток 0+.

Преобладание ПНЖК в ОЛ молодежи лосося свидетельствует о их важной функциональной роли в организме. Повышение уровня 20:5(n-3), 22:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК у исследованной молодежи в процессе роста положительно коррелирует со снижением их метаболического предшественника 18:3(n-3) ЖК. У пресноводных рыб по сравнению с морскими пищевые ЖК в большей степени превращаются в длинноцепочечные ЖК (Sargent et al., 1995; Peng et al., 2003). Индекс 22:6(n-3)/18:3(n-3), отражающий уровень метаболизма ПНЖК (n-3) семейства, с возрастом повышался от 0,6 до 1,03. Повышение содержания длинноцепочечных ПНЖК у пестряток уже в возрасте 1+, возможно, связано с началом модификации ЖК-состава с пресноводного типа на морской, что было установлено нами ранее у пестряток 2+ и смолтов 3+ из других биотопах реки Варзуга (Pavlov et al., 2009; Nemova et al., 2015). Изменение ЖК-спектров в сторону повышения уровня ПНЖК способствует подготовке к процессу смолтификации и последующей миграции смолтов лосося в море (Bell et al., 1997). Длинноцепочечные 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ПНЖК определяют ЖК-состав липидов морского типа (Peng et al., 2003; Tocher, 2003).

Сравнение концентраций 20:4(n-6) ЖК (в пределах 2,13-2,93% от суммы ЖК) и ее метаболического предшественника 18:2(n-6) ЖК (в пределах 5,12-5,52%) у молодежи атлантического лосося разного возраста может свидетельствовать о низкой активности линолеил-СОА-десатуразы, играющей ключевую роль в превращении 18:2(n-6) в 20:4(n-6) ЖК (Bell et al., 2003). Однако индекс 20:4(n-6)/18:2(n-6), указывающий на степень интенсивности метаболических превращений ПНЖК линолевого семейства, свидетельствует в целом о вариациях в пределах вида (о чем также свидетельствует индекс 20:4(n-6)/20:5(n-3)). Эффективность этого биосинтеза зависит от количества линолевой ЖК и от активности участвующих в десатурации и элонгации ферментов (Norambuena et al., 2015). Учитывая роль 20:4(n-6) ЖК для синтеза жизненно важных для организма эндогормонов, установленное повышение индекса 20:4(n-6)/18:2(n-6) свидетельствует о росте активности данного процесса, особенно у пестряток 1+.

Повышение индекса $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК у пестряток 1+ указывает на изменение функционального состояния биомембран тканей в процессе роста рыб. Следует помнить о оптимальном соотношении этих ЖК ввиду существования конкурентных реакций в процессе метаболизма ПНЖК (n-3) и (n-6) семейств (Arts et al., 2009). Особую роль при этом играет соотношение насыщенных и ненасыщенных, в основном ПНЖК (НЖК/ПНЖК), влияющих на жидкость и обеспечивающих оптимальную активность мембранных ферментов. Этот коэффициент с возрастом снижался (от 0,98 у сеголеток 0+ до 0,78 у пестряток 2+) за счет повышения (n-3) ПНЖК.

Таким образом, возрастные изменения ОЛ и отдельных их классов, направленные на усиление или снижение той или иной физиологической функции (роста, активности движения, биосинтеза гормонов, процесса серебрения), в том числе определяют липидный спектр рыб в конкретных условиях среды. Поддержание жизненных функций у молоди лосося в ходе развития в однотипных условиях среды в осенний период обеспечивается модификациями соотношений отдельных классов липидов и ЖК. Снижение уровня ОЛ за счет ФЛ, вариации ЭХС и рост величины коэффициентов: ХС/ФЛ (от 0,29 до 0,43), ТАГ/ФЛ (от 1,43 до 1,89) и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС (от 1,18 до 1,42) у молоди с возрастом, обитающих в одном биотопе, связаны с разной степенью интенсивности метаболических процессов, в результате влияния факторов роста молоди и физиологической подготовки особей к зимнему периоду.

У сеголеток (0+) атлантического лосося по сравнению с пестрятками (1+, 2+) повышение уровня ОЛ обеспечивается в основном за счет ФЛ, а также ТАГ, в результате чего повышается соотношение ФЛ/ТАГ, суммарных НЖК за счет 16:0 и 18:0 ЖК, что может свидетельствовать о интенсивности синтеза структурных ФЛ и их ЖК-компонентов в определенный возрастной период, что положительно коррелирует с повышенным индексом 16:0/18:1(n-9) интенсивности метаболизма липидов. Повышение содержания длинноцепочечных 20:5(n-3), 22:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК, индексов 22:6(n-3)/18:3(n-3), $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ у пестряток (1+) является одним из биохимических аспектов, свидетельствующих о начале модификации ЖК-состава пресноводного типа на морской, что отмечалось нами и ранее (для молоди лосося в Ареньгском пороге реки Варзуга), но в более позднем возрасте (пестрятки 2+ и смолты 3+).

6.3. Биохимическая разнокачественность по липидному статусу сеголеток атлантического лосося

Сеголетки лосося после выклева расселяются в биотопы, различающиеся экологическими условиями, что сопровождается вовлечением физиолого-биохимических механизмов адаптации к этим условиям жизни, включая изменение количественных характеристиках липидов и ЖК. Проведено сравнительное исследование показателей липидного метаболизма у сеголеток (0+) атлантического лосося двух группировок: первая группировка – это молодь, расселившаяся (июнь) из нерестового бугра, расположенного в главном русле р. Варзуга в ее притоки – р. Ареньгу, р. Пятку и р. Фалалей; вторая группировка сформирована молодь, обитающей близ нерестовых гнезд, в прибрежье главного русла реки Варзуга (у одноименных порогов-перекатов Ареньга, Пятка и Фалалей).

Сеголетки, из притока р. Ареньга, отличались от таковых, из прибрежного биотопа, пониженным содержанием ОЛ (9,94% и 10,69% сухой массы соответственно), в том числе ТАГ (1,69% и 2,02%) и ФЛ (4,59% и 5,3% сухой массы, соответственно). При этом у них установлено достоверное повышенное содержание ЭХС (0,46% и 0,22% соответственно) и ХС (3,21% и 3,15%), индексов ХС/ФЛ (0,70 и 0,60 соответственно) и суммы запасных липидов к структурным ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС (0,28 и 0,26 соответственно) (таблица 43). Прибрежные мальки по сравнению с таковыми из притока Ареньга характеризовались более высоким содержанием эссенциальных 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК, но пониженным – 22:6(n-3) ЖК и индекса 18:3(n-3)/18:2(n-6). Несмотря на то, что прибрежные сеголетки отличались более высоким содержанием ОЛ (за счет ФЛ и ТАГ) и эссенциальных 18:2(n-6), 18:3(n-3) ЖК, индексы ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и 18:3(n-3)/18:2(n-6) были выше у рыб из притока Ареньга, что положительно коррелировало с большими размерно-весовыми характеристиками (таблица 43).

Таблица 43 – Содержание липидных (% сухой массы) и ЖК-компонентов (% суммы ЖК) у сеголеток (0+) атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных биотопов р. Варзуга

Параметр	Места отлова сеголеток лосося					
	Ареньга		Пятка		Фалалей	
	приток	прибрежье главного русла	приток	прибрежье главного русла	приток	прибрежье главного русла
Тип биотопа	Порог	Порог-перекат	Порог	Порог-перекат	Порог	Порог-перекат
Длина рыб, см	2,82±0,27	2,53±0,17	3,03±0,20	3,00±0,20	2,21±0,11	2,28±0,03
Масса рыб, г	0,24±0,03	0,19±0,03	0,63±0,03	0,43±0,03	0,19±0,08	0,26±0,05
ОЛ	9,94±0,26	10,69±0,4*	13,59±0,6	14,52±0,70	17,39±2,50	9,09±2,10*
ФЛ	4,59±0,20	5,32±0,21*	4,39±0,80	6,67±0,90*	5,11±1,10	1,96±0,17*
ТАГ	1,69±0,13	2,02±0,16*	5,09±0,80	3,25±0,70*	6,12±1,20	3,55±0,80*
ХС	3,21±0,20	3,15±0,19*	3,36±0,30	3,87±0,40	5,67±1,00	3,05±0,70*
ЭХС	0,46±0,05	0,22±0,03*	0,74±0,10	0,73±0,20	0,51±0,10	0,53±0,08
ХС/ФЛ	0,70	0,60*	0,76	0,58*	1,11	1,56
ТАГ+ЭФХ/ФЛ+ХС	0,28	0,27	0,75	0,38*	0,62	0,81
18:2(n-6)	3,60±0,60	5,01±1,3*	5,62±0,8	7,00±0,40*	1,52±0,20	3,12±0,50*
20:4(n-6)	0,20±0,10	0,21±0,10	1,73±0,5	2,11±0,70	1,32±0,20	3,01±0,40*
18:3(n-3)	2,20±0,50	2,70±0,9*	9,21±0,8	7,92±0,60*	0,71±0,10	2,91±0,20*
22:6(n-3)	13,30±1,9	11,90±1,6*	7,61±1,2	8,93±1,50	24,91±3,50	20,6±3,80
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,61	0,57	1,58	1,13	0,46	0,94

Примечание – * – различия достоверны ($p \leq 0,05$) между сеголетками в притоках и сеголетками из прибрежья р. Варзуга.

Сеголетки, обитающие в притоке р. Пятка, достоверно не отличались содержанием ОЛ от таковых населяющих прибрежье главного русла (13,59% и 14,52% сухой массы соответственно), однако содержание запасных ТАГ (5,09% и 3,55%, соответственно) был достоверно выше у особей из притока, а ФЛ доминировали у мальков из прибрежья (4,39% и 6,67%). При этом индексы ХС/ФЛ (0,76 и 0,58) и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС (0,75 и 0,38 соответственно) были выше у молоди из притока Пятка по сравнению с прибрежными особями (таблица 43). Более высокие индексы у сеголеток из притока коррелировали с их сравнительно большими размерно-весовыми характеристиками по сравнению с молодь из прибрежья (длина 3,03 см и вес 0,63 г; длина 3,0 см, вес 0,43 г соответственно). Установлены вариации содержания эссенциальных ЖК у особей из

разных биотопов: у прибрежных сеголеток по сравнению с таковыми из притока содержание (n-6) ПНЖК за счет 18:2(n-6) ЖК, 20:4(n-6) ЖК было выше; сеголетки из притока отличались повышенным содержанием (n-3) ПНЖК за счет 18:3(n-3) и 20:5(n-3) ЖК, а также значением индекса 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК (таблица 43). Сеголетки из притока Пятка по сравнению с таковыми из других биотопов отличались повышенным содержанием незаменимой 18:3(n-3) ЖК и значением индекса 18:3(n-3)/18:2(n-6). В исследованиях Ю.А. Шустова с сотрудниками (2012) было отмечено наибольшее потребление молодью лосося личинок хирономид по сравнению с другими видами беспозвоночных в притоке Пятка. Показано (Descroix et al., 2010), что в личинках хирономид содержание 18:3(n-3) достигает до 17,12% от суммы ЖК. Таким образом, сеголетки (0+) мигрировавшие в приток Пятка отличались от таковых оставшихся в прибрежье главного русла р. Варзуга более высоким содержанием запасных ТАГ, индексами ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК, которые положительно коррелировали с более высокими размерно-весовыми характеристиками.

Сеголетки из притока Фалалей, отличались от прибрежной молодежи более высоким содержанием ОЛ (17,39% и 9,09% сухой массы соответственно) за счет запасных ТАГ (6,12% и 3,55% соответственно), структурных ФЛ (5,10% и 1,96%, соответственно) и ХС (5,67% и 3,05%, соответственно). Индексы ХС/ФЛ (1,11 и 1,56 соответственно), а также ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС (0,62 и 0,81 соответственно) были выше у сеголеток из прибрежья, которые положительно коррелируют с их повышенными размерно-весовыми характеристиками (длина 2,28 см, вес 0,26 г и длина 2,21 см и вес 0,19 г соответственно) (таблица 43). Прибрежные мальки по сравнению с таковыми из притока имели также более высокий уровень эссенциальных линолевой 18:2(n-6) ЖК (3,1% и 1,5% от суммы ЖК соответственно), α -линоленовой 18:3(n-3) ЖК (2,9% и 0,7% от суммы ЖК соответственно) и повышенный индекс 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК (0,94 и 0,46 соответственно). При этом, содержание 22:6(n-3) ЖК было выше у мальков из притока Фалалей по сравнению с прибрежными (24,9% и 20,6% от суммы ЖК соответственно), так же как и (n-3) ПНЖК (42,0% и 37,8% от суммы ЖК соответственно). Прибрежные сеголетки (0+) по сравнению с таковыми из притока Фалалей отличались повышенным содержанием эссенциальных 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК более высокими индексами 18:3(n-3)/18:2(n-6), ХС/ФЛ, ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и размерно-весовыми характеристиками.

Таким образом, у сеголеток, мигрировавших после выклева в притоки Фалалей, Ареньгу и Пятку по сравнению с таковыми, оставшимися около нерестовых гнезд в прибрежье (у одноименных порогов-перекатов) русла р. Варзуга показано более высокое содержание запасных липидов (ТАГ – у особей из притоков Фалалей и Пятка, ЭХС – у особей из притока Ареньга). При этом индекс суммы запасных липидов к структурным (ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС) был выше у сеголеток из притоков (Ареньга и Пятка) по сравнению с прибрежными, причем наибольшие различия (в 2 раза) установлены у молоди из биотопов (приток Пятка и прибрежье). Исключение составили мальки из прибрежного биотопа (у порога-переката Фалалей), у которых показатель (ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС) был значительно выше (0,81 и 0,62 соответственно) по сравнению с таковыми из притока Фалалей. Для сеголеток лосося содержание запасных липидов (ТАГ+ЭХС) как основного энергетического резерва в организме рыб и их оптимальное соотношение со структурными липидами могут быть одним из биохимических механизмов, способствующих распределению сеголеток после выклева по разным биотопам. На фоне активного питания и более благоприятных условий среды молодь имеет более высокие размерно-весовые характеристики.

Причины количественных различий липидов, в том числе ЖК у одновозрастной молоди лосося из разных мест обитания (притоки и русло) связаны, возможно, в первую очередь с разными трофическими условиями (видовым составом, массовостью, доступностью кормовых объектов), неодинаковой тратой энергии при разных скоростях течения в притоках и русле, в том числе в поисках пищи, плотностью мальков в биотопе. При этом личинки, мигрирующие после выклева в притоки, плывут против течения, что возможно только при высоких физических возможностях (Шустов, 1995; Veselov et al., 1998), которые обеспечиваются, том числе и за счет повышенного уровня энергетических липидов. Сравнительно более высокое значение индексов ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и $18:3(n-3)/18:2(n-6)$ ЖК у мальков из притоков Ареньга и Пятка, а также прибрежья у порога-переката Фалалей, положительно коррелирует с их повышенными размерно-весовыми характеристиками. Для роста и развития рыб в данных биотопах складываются наиболее благоприятные совокупные экологические и трофические условия (температурный режим, скорость течения, глубина, мелковалунный тип грунта и степень его обрастания, вид и массовость кормовых объектов, их доступность) (информация представлена в Главе II. Материалы и методы). При этом естественная осцилляция температурного режима в

притоках в период активного откорма способствует быстрому росту молоди и их более ранней смолтификации. Доступность пищи в 97% случаев определяет вариабельность темпа роста молоди атлантического лосося (Grade, Letcher, 2006). Малые притоки по сравнению с главным руслом, в основном, характеризуются лучшим кормовым режимом для растущей молоди: в них бентос беспозвоночных организмов (хириноиды, ручейники, поденки, веснянки и др.) более мелкий и многочисленный (Шустов и др., 2012; Барышев, 2014) и характерная для личинок низкая усвояемость пищи компенсируется возможностью потреблять большее ее количество (Houde, Schekter, 1983). При этом водные беспозвоночные, составляющие основу питания рыб, поставляют им незаменимые ПНЖК – 18:3(n-3), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 22:6(n-3). Известно, что корм, в котором, отсутствуют незаменимые ЖК или количество их незначительно, приводит к замедлению роста и низкой эффективности усвоения пищи. Показано, что добавление в экспериментальных условиях 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК приводило к увеличению скорости роста рыб, при этом 18:3(n-3) ЖК была более эффективна (Ackman et al., 1989; Coutteau et al., 1997; Arts et al., 2009). При этом следует учитывать оптимальное соотношение (n-3)/(n-6) ЖК ввиду конкурентных взаимоотношений в процессе их метаболизма (Youdim et al., 2000).

Обнаруженные биохимические различия между мигрировавшими в притоки и оставшимися в прибрежье сеголетками атлантического лосося могут являться основой для формирования в последующем развитии (в возрасте 1+, 2+) устойчивой дифференциации рыб на группы с разным липидным статусом и размерно-весовыми показателями. Такая дифференциация молоди атлантического лосося на стадии сеголеток (0+) может являться началом внутривидовой разнокачественности и влиять в дальнейшем на жизненную стратегию рыб.

6.4. Эколого-биохимические аспекты липидного статуса сеголеток атлантического лосося двух генераций, населяющих один водоток с различающимися экологическими условиями обитания

Изучен липидный статус сеголеток атлантического лосося (0+), образующих после расселения из нерестовых гнезд группировки в разных по гидрологическим и трофическим условиям биотопах, что определяет метаболическую разнокачественность молоди рыб и определяет дальнейшую стратегию роста и развития в речной период жизненного цикла.

Сравнивали липидный статус двух генераций сеголеток (0+) атлантического лосося с равными размерно-весовыми характеристиками, но одна из них выключулась из нерестового гнезда, расположенного в р. Ареньга (приток реки Варзуги) и скатилась в порог под водопад в этом притоке (генерация «А»). Молодь другой генерации после выклева из нерестового бугра, расположенного в главном русле р. Варзуга, расселилась в устье того же притока Ареньга (генерация «Б»). Таким образом, разные по происхождению генерации стали населять один приток. Однако сравниваемые местообитания (биотопы) имели не одинаковые гидрологические, трофические и температурные условия (таблица 44).

Таблица 44 – Липидный и жирнокислотный профиль сеголеток (0+) атлантического лосося двух генераций

Группировка рыб/ Характеристика биотопов	Генерация «А» Ареньга, под водопадом	Генерация «Б» Ареньга, устье
Длина, см	3,05±0,02	3,09±0,02
Вес, г	0,18±0,01	0,19±0,01
Глубина, м	0,6	0,1
Скорость течения, м/с	0,9	0,3
Тип грунта	Валунно-галечный	Галечный, отдельные валуны
Кол-во пищевых бросков (за 15 мин.)	29±4 (n=10 экз.)	16±7 (n=10 экз.)
Температура воды (°С)	17,3±0,6	16,0±0,5
Кол-во проб	26	39
Показатели	% сухой массы	
ОЛ	10,69±0,39	9,94±0,26

Продолжение таблицы 44

ФЛ	5,3±0,21	4,59±0,2*
ТАГ	2,02±0,16	1,69±0,13*
ЭХС	0,22±0,03	0,46±0,05*
ХС	3,15±0,19	3,21±0,2
ФИ	0,3±0,02	0,29±0,02
ФС	0,38±0,02	0,06±0,01*
ФЭА	1,24±0,05	0,44±0,04*
ФХ	3,27±0,14	2,28±0,12*
ЛФХ	0,13±0,02	1,26±0,1*
СФМ	0,04±0,006	0,01±0,001*
ХС/ФЛ	0,6±0,03	0,77±0,07
ЖК	% от суммы ЖК	
18:2(n-6)	2,77±0,72	3,63±0,58
20:4(n-6)	0,17±0,07	0,21±0,10
Σ(n-6) ПНЖК	4,52±1,02	5,30±0,73
18:3(n-3)	2,20±0,67	2,19±0,49
20:5(n-3)	7,78±0,53	7,33±0,83
22:6(n-3)	15,84±1,81	13,34±1,94
Σ(n-3) ПНЖК	34,09±2,16	30,54±3,10
ΣПНЖК	40,38±1,79	37,53±3,08

Липидный статус сеголеток (0+) двух генераций достоверно не различался по содержанию ОЛ (9,9 и 10,7% сухой массы), в том числе ХС (3,2 и 3,15%), ТАГ (1,7 и 2,0%) и МНЖК (31,9 и 31,1% соответственно). При этом установлено повышенное содержание структурных липидов – суммарных ФЛ у сеголеток из-под водопада (генерация «А»), а у рыб из устья притока Ареньга (генерация «Б») более высокое содержание энергетических липидов – ЭХС. Такая высокая доля ЭХС у молоди генерации «Б» по сравнению с таковой у рыб генерации «А», возможно, связана с повышенным поступлением ХС или ЭХС с пищей. Процессы эстерификации ХС играют важную роль в метаболизме, усиление этого процесса является компенсаторно-адаптационной реакцией в ответ на избыточное его поступление. Известно (Полякова, 1981; Lochmann et al., 1995), что в клетках существует сбалансированная система, регулирующая содержание свободного ХС, часть его эстерифицируется, образуя депо клеточного ХС и ЖК в виде ЭХС, которые являются наиболее универсальными запасными веществами, чем ТАГ, и в большей степени выполняют запасную функцию. Установлена прямая корреляция повышения ЭХС и

линолевой кислоты (о последней речь пойдет ниже) у сеголеток из устья притока Ареньга (генерация «Б»). Данная корреляция может быть связана с повышением активности фермента лецитин-холестерин-ацилтрансферазы (ЛХАТ) и поступлением линолевой 18:2(n-6) ЖК с пищей. Увеличение активности ЛХАТ происходит при повышении уровня ЭХС и ЛФХ, что и было отмечено у сеголеток из устья Ареньги (генерация Б»). Известно, что 18:2(n-6) ЖК может включаться во все классы липидов, при этом она накапливается в тканях, обогащенных нейтральными липидами, подвергаясь там метаболическим превращениям (Carta et al., 2002).

Увеличение уровня суммарных ФЛ изменяет индекс ХС/ФЛ, который является главным фактором, контролирующим микровязкость и текучесть биомембран и влияющим на их функциональную активность. За счет повышенного содержания ФЛ у сеголеток из-под водопада ручья (генерация «А»), при одинаковом уровне ХС, показатель ХС/ФЛ был ниже (0,6) по сравнению с таковым (0,77) у молоди, обитающей в устье притока Ареньга (генерация «В»). Вариации показателя соотношения ХС/ФЛ являются одним из путей регуляции состояния клеточных биомембран в процессе адаптации организма к определенным условиям среды. Известно, что снижение показателя ХС/ФЛ в оптимальных пределах сопровождается повышением функциональной активности клеточных рецепторов, а также увеличением скорости транспорта ионов, метаболитов и воды через мембраны (Bell et al., 1997). Этот биохимический аспект может иметь особое значение при повышенной двигательной активности мальков генерации «А» в условиях интенсивного турбулентного потока порогового участка (таблица 44). Преобладание уровня суммарных ФЛ у генерации сеголеток из-под водопада (генерация «А») связано с более высокой долей отдельных классов ФЛ – ФХ, ФЭА, ФС, СФМ (таблица 44).

Количественные вариации структурных ФЛ (главным образом, ФЭА, ФС и ЛФХ) и их наиболее ненасыщенные ЖК поддерживают и обеспечивают необходимую «жидкость» мембран и влияют на изменение функциональной активности мембраносвязанных энзиматических систем у рыб. С этим свойством связаны процессы приспособления к изменяющимся условиям обитания (абиотическим факторам – температура, соленость, давление, глубина, фотопериод и биотическим – кормовая база) (Cossins, Prosser, 1978; Сидоров, 1983; Болдырев, 1985; Arts et al., 2009). Для разных ферментов требуются определенные ФЛ, которые проявляют оптимальную активность в ответ на изменение условий среды (Гершанович и др., 1991). Так, повышенная доля

минорного ФС у сеголеток из-под водопада (генерация «А»), с его интенсивным потоком, возможно, связана с регулирующим влиянием этого ФЛ на активность ферментного комплекса $\text{Na}^+, \text{K}^+ \text{-АТФ-азы}$. Уровень минорного СФМ также повышен у сеголеток генерации «А», что, по-видимому, заключается в стабилизации липидного бислоя за счет высокой насыщенности его ЖК-состава, в результате чего снижается окисляемость мембранных липидов (Barak et al., 1998). Известно также, что отдельные классы ФЛ (ФС, СФМ, ЛФХ) кроме структурной функции в качестве вторичных мессенджеров участвуют во многих клеточных процессах, в том числе и при стрессовых воздействиях факторов среды, которые сопровождаются усилением той или иной физиологической функции организма (Шустов, 1995; Arts et al., 2009).

Сеголетки генерации «Б» из устья притока Ареньга по сравнению с таковыми из-под водопада (генерация «А») отличались более высоким уровнем эссенциальной линолевой 18:2(n-6) ЖК, которая характерна для прибрежных насекомых, входящих в рацион питания молоди лососевых (таблица 44). Полученные результаты свидетельствуют о различном метаболизме ПНЖК у сеголеток двух генераций. Потребление их мальками, по-видимому, и отразилось на повышенном содержании 18:2(n-6) ЖК, которая может синтезироваться *de novo* у некоторых видов насекомых (Downer, 1985). Именно в устье в условиях заливного луга происходит массовое развитие летающих насекомых, которые и служат пищей для мальков генерации «Б». Таких условий нет в лесной зоне обитания рыб генерации «А» и их питание в основном традиционное – донные беспозвоночные организмы.

У сеголеток из-под водопада притока Ареньга установлено повышенное содержание (n-3) ПНЖК, в основном за счет ДГК, что может быть одним из механизмов биохимической адаптации, связанной с особенностями условий обитания, гидрологического режима (течение, глубина) (таблица 44). Полученные результаты указывают на то, что у молоди генерации «А» из-под водопада с повышенной двигательной активностью ускорены процессы элонгации и десатурации пищевых (n-3) ПНЖК, главным образом 18:3(n-3) ЖК – метаболического предшественника 22:6(n-3) ЖК, уровень которой у данной группировки был выше. Увеличение уровня 22:6(n-3) ЖК в липидах мышц рыб некоторые исследователи связывают с усилением двигательной активности (Шульман, Юнева, 1990).

Повышенный уровень (n-3) ПНЖК, в основном за счет ДГК, у молоди из-под водопада (генерация «А») по сравнению с рыбами из устья притока Ареньга (генерация «В») коррелировал с более высоким содержанием ФЛ (таких как ФЭА, ФХ и ФС), что и определило снижение показателя ХС/ФЛ и могло способствовать повышению функциональной активности клеточных рецепторов и косвенно повлиять на увеличение скорости транспорта ионов, метаболитов и воды. У молоди лосося в разных условиях обитания, вариации уровня отдельных классов ФЛ и их ЖК могут указывать на изменение физико-химических свойств биомембран и оказывать специфическую регуляцию связанных ферментов в соответствии с условиями изменяющейся среды.

Выявленные качественные и количественные различия в уровне ФЛ и ЖК у сеголеток (0+) атлантического лосося двух генераций, обитающих в разных биотопах притока Ареньга, могут быть связаны с особенностями у них генетически детерминированных процессов биосинтеза и модификации отдельных классов липидов, а также трофо-экологическими факторами (спектр питания, качество, доступность и массовость пищевых объектов, гидрологический режим). Полученные данные дают основания предположить, что стабильность регуляции жизненных функций в различных экологических условиях обеспечивается структурными перестройками липидных систем организма, которые являются следствием изменения соотношений отдельных классов липидов и ЖК-компонентов. Это также позволяет оценить биохимическое состояние молоди и выяснить вклад экологических факторов среды в ее дифференцировку и формирование адаптивного потенциала у молоди, а также биохимические предпосылки к выбору старшими возрастными группами жизненной стратегии.

6.5. Возрастная разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи, обитающей в реках бассейна Белого моря

Изучен липидный статус молоди кумжи разных возрастных групп (0+, 1+, 2+ и 4+) из лососево-кумжевых р. Ольховка и р. Индера, устья которых удалены на 1,8 км друг от друга и расположены на Терском берегу Кольского полуострова (басс. Белого моря) (Немова и др., 2016), в летний, наиболее продуктивный период (таблица 45).

Установлено, что у разновозрастной молоди кумжи (пестряток 0+, 1+, 2+) из р. Ольховка и смолтов (4+) из р. Индера уровень ОЛ у пестряток и смолтов (самок и самцов) варьировал в пределах 10,3-14,7% и 10,3-11,0% сухой массы соответственно (таблица 45). В ОЛ пестряток 0+, 1+, 2+ возрастов доминировали общие ФЛ (5,9 – 8,4% сухой массы) с более высоким содержанием (8,4%) у сеголеток 0+ и низким (5,9%) – у пестряток 1+. Сравнительно высокий липидный профиль по уровню ОЛ (14,7%), в том числе структурных ФЛ (8,4%) и запасных ТАГ (4,6%), индекса ТАГ/ФЛ (0,6) был установлен у сеголеток 0+, а более низкий липидный профиль по этим же показателям липидного метаболизма показан у пестряток 1+ (10,3%; 5,9%; 1,1%; 0,2 соответственно).

Таблица 45 – Содержание липидных компонентов (% сухой массы) у пестряток кумжи *Salmo trutta* (0+, 1+, 2+) из р. Ольховки (Кольский п-ов) и у смолтов кумжи *Salmo trutta* (4+) из р. Индера (Кольский п-ов)

Место вылова	р. Ольховка			р. Индера			
	0+	1+	2+	4+			
Возраст	0+	1+	2+	4+			
Пол	Неполовозрелые			самка		самец	
Ткань/Орган	мышцы	мышцы	мышцы	мышцы	печень	мышцы	печень
Кол-во проб	12	12	12	7	4	3	8
Масса рыбы, г	0,1±0,0	1,1±0,1 ⁰	5,3±0,4 ^{0,1}	75,0±8,2 ^{0,1,2}	82,7±4,1	74,2±14,7 ^{0,1,2}	95,3±12,9
Длина рыбы, см	2,6±0,0	4,9±0,1 ⁰	8,1±0,2 ^{0,1}	20,6±0,6 ^{0,1,2}	21,9±0,3	20,2±1,0 ^{0,1,2}	22,0±0,6
ОЛ	14,7±0,8	10,3±0,5 ⁰	13,9±1,2 ¹	10,3±1,6 ⁰	15,1±0,2*	11,0±1,8	15,7±0,4**
ФЛ	8,4±0,6	5,9±0,4 ⁰	7,6±0,8	3,8±0,4 ^{0,1,2}	10,7±0,2*	5,7±1,2 ⁰	11,6±0,4**
ТАГ	4,6±0,4	1,1±0,5 ⁰	3,2±0,7 ¹	4,6±1,2 ¹	1,1±0,4*	3,0±0,4	0,6±0,1**
ЭХС	0,2±0,1	0,2±0,1	0,1±0,0	0,5±0,2 ²	0,4±0,1	0,5±0,4	0,4±0,1
ХС	1,5±0,2	3,1±0,6 ⁰	3,0±0,4 ⁰	1,4±0,1 ²	3,0±0,2*	1,7±0,1	3,0±0,2**
ХС/ФЛ	0,2±0,0	0,6±0,2 ⁰	0,4±0,1 ⁰	0,4±0,0 ⁰	0,3±0,0	0,3±0,0 ⁰	0,3±0,0
ТАГ/ФЛ	0,6±0,0	0,2±0,1 ⁰	0,5±0,1	1,2±0,3 ^{0,1,2}	0,1±0,0*	0,6±0,1	0,1±0,0**
ХС+ФЛ/ТАГ+ЭХС	2,06±1,25	6,9±1,57	3,2±0,89	1,9±0,34	9,1±0,38	2,1±0,78	14,6±0,99
ФИ	0,2±0,0	0,1±0,0 ⁰	0,2±0,0 ¹	0,1±0,0 ^{0,1}	0,6±0,0*	0,2±0,1 ¹	0,6±0,0**
ФС	0,3±0,0	0,1±0,0 ⁰	0,2±0,0 ¹	0,1±0,0 ^{0,2}	0,3±0,1*	0,2±0,0 ⁰	0,4±0,0**
ФЭА	2,3±0,2	1,1±0,2 ⁰	1,5±0,2 ⁰	0,8±0,1 ^{0,2}	1,9±0,1*	1,3±0,3 ⁰	2,3±0,1**
ФХ	5,4±0,3	3,0±0,2 ⁰	3,7±0,4 ⁰	2,1±0,2 ^{0,1,2}	7,0±0,2*	3,1±0,7 ⁰	7,5±0,2**
ЛФХ	0,2±0,0	1,5±0,2 ⁰	1,0±0,1 ^{0,1}	0,3±0,0 ^{1,2}	0,3±0,0	0,5±0,1 ^{0,1}	0,4±0,1
СФМ	0	0	0,7±0,2 ^{0,1}	0,1±0,0 ^{0,1,2}	0,3±0,1	0,3±0,1 ^{0,1}	0,4±0,1
ФХ/ФЭА	2,4±0,21	2,7±0,11	2,5±0,09	2,6±0,05	3,7±0,97*	2,4±0,09 ⁰	3,3±0,034**

Примечание – Значения в таблице представлены в виде $M \pm m$, при этом надстрочные знаки: 0 – различие ($p \leq 0,05$) от такового у молоди 0+; 1 – различие ($p \leq 0,05$) от такового у молоди 1+; 2 – различие ($p \leq 0,05$) от такового у молоди 2+; * – различие ($p \leq 0,05$) между мышцами и печенью самок 4+; ** – различие ($p \leq 0,05$) между мышцами и печенью самцов 4+.

Более высокое содержание общих ФЛ у сеголеток 0+ поддерживается за счет высокого уровня всех исследованных классов ФЛ, основными из которых были ФХ (5,4%) и ФЭА (2,3%). У пестряток 1+ по сравнению с сеголетками 0+ установлено достоверно более низкое содержание ОЛ за счет ТАГ и ФЛ (в том числе ФХ, ФЭА, ЛФХ, ФС, ФИ), низкое значение ТАГ/ФЛ, но повышенное – ХС (в 2 раза) и значения ХС/ФЛ (в 3 раза). Условия среды для пестряток 0+ и 1+ возраста были одинаковы и поэтому количественные различия тех или иных липидов, главным образом структурных (ФЛ и ХС), возможно, связаны с возрастными особенностями и участием липидов в соответствующих физиолого-биохимических процессах. У более старших особей 2+ по сравнению с пестрятками 1+ отмечено повышение содержания ТАГ и минорных ФЛ (ФИ, ФС, СФМ), изменения достоверны.

Более низкое содержание ХС (в 2 раза) и индекса ХС/ФЛ (в 2-3 раза) у сеголеток 0+ по сравнению с пестрятками возрастов 1+ и 2+ указывает на один из механизмов адаптивной реакции к условиям среды у разновозрастной молодежи, сводящейся к изменению (повышению) проницаемости биомембран, в результате чего изменяется функциональная активность клеточных рецепторов, а также скорость транспорта ионов, метаболитов и воды (Болдырев и др., 2006; Mouritsen, Zuckermann, 2004; Khelashvili et al., 2014). Эти биохимические модификации у сеголеток 0+ коррелируют с повышенной долей ФЛ и запасных ТАГ.

Для сеголеток 0+ кумжи, обитающих в р. Ольховка, в июне складывается наиболее благоприятный кормовой режим (видовой и качественный состав кормовых объектов, их массовость и доступность), что приводит к более высокому содержанию ФЛ, ТАГ и индекса ТАГ/ФЛ у них по сравнению с таковым у более старших возрастных групп пестряток. По показателям локомоторной компоненты реореакции молодежь кумжи имеет лучшую обеспеченность кормовым ресурсом (беспозвоночными организмами), лучше противостоит бурному и мутному потоку, используя гидродинамические качества своего тела и реореакцию (Ручьев и др., 2018). Более высокий липидный статус за счет ФЛ и ТАГ также был показан у сеголеток 0+ лосося по сравнению с пестрятками (1+, 2+), обитающими в биотопах р. Варзуга и ее притоках – р. Ареньга (Pavlov et al., 2009). Известно, что высокая накормленность рыб характерна именно для сеголеток (июнь – август), у пестряток (1+) происходит снижение относительного потребления пищи (Шустов, 1983), что подтверждается и биохимическими данными, настоящей работы.

Изменение показателей локомоторной компоненты реореакции у пестряток лосося (1+, 2+) было также связано с температурным режимом (Веселов, Калюжин, 2001). Проведенные нами биохимические исследования показали, что реализация адаптивной стратегии регуляции роста и развития при низких температурах достигается за счет увеличения уровня аэробного метаболизма и путем экономного расходования пластических и энергетических ресурсов организма рыб, выбора наиболее приемлемых и выгодных энергетических субстратов и снижения процессов синтеза структурных и запасных веществ (Немова и др., 2016).

Сравнительный анализ липидного профиля молоди кумжи разных возрастов (0+, 1+, 2+ и смолты 4+), обитающих в р. Ольховка и р. Индера летом, показал снижение с возрастом содержания общих ФЛ (в основном за счет ФЭА и ФХ, особенно у смолтов). При этом происходит повышение доли ЭХС и показателя ТАГ/ФЛ у смолтов 4+, а также наблюдаются вариации уровня ТАГ и ХС, минорных ФЛ классов – ФИ, ФС, ЛФХ, СФМ. Количественные изменения структурных липидов (ФЛ, ХС) у молоди разных возрастов, особенно у смолтов (в сторону снижения), возможно, связаны с модификацией биомембран, вызванных усилением активности физиологических функций (рост, активность движения, процесс изменения окраски и др.) и обусловлены как возрастными факторами, так и процессами смолтификации. Значительное повышение уровня минорных ЭХС и значения ТАГ/ФЛ в мышцах смолтов связаны, вероятно, с характером питания, так как смолты во время миграции продолжают интенсивно питаться (Шустов, 1995; Павлов и др., 2012).

При сравнении липидного профиля мышц и печени самок и самцов смолтов (4+) кумжи из р. Индера установлено почти равное содержание ОЛ в мышцах (10,3% и 11,0% сухой массы) и печени (15,1% и 15,7%). Причем уровень запасных ТАГ (4,6% и 3,0%, соответственно) и значения ТАГ/ФЛ (1,2 и 0,6 соответственно) выше в мышцах по сравнению с печенью, как у самок, так и самцов (ТАГ – 1,1% и 0,6%, ТАГ/ФЛ – по 0,1 соответственно). Известно, что в протоплазме мышечных клеток лососевых накапливаются ТАГ в форме капелек, для этих видов рыб также характерно наличие жировых прослоек между миосептами мускулатуры (Сидоров, 1983; Bell et al., 2001), что и создает дополнительный пул энергетических липидов, т.е. мышечная ткань кумжи в отличие от печени запасает значительное количество ТАГ. Внутримышечные запасы ТАГ являются доступной формой жиров, обеспечивающих энергией мышечную активность.

Известно, что ферментативная система печени участвует в регуляции липидного обмена, в том числе и в образовании жировых депо во всем организме (Ньюсхолм, Старт, 1977; Мак-Мюррей, 1980; Кольман, Рем, 2009; Ruyter, Thomassen, 1999; Bell et al., 2001; Churova et al., 2014; Rosenlund et al., 2016; Jin et al., 2018). Печень у самок и самцов смолтов (4+) кумжи содержит небольшую долю ТАГ (таблица 45), что отмечалось ранее у лососевых и некоторых других видов рыб (Сидоров, 1983; Мурзина и др., 2009). В печени всегда присутствуют экзогенные липиды, поступающие с пищей, поэтому липидный состав ее отражает в некоторой степени особенности питания, а также физиологическое состояние организма. При этом в печени самок и самцов обнаружено более высокое содержание структурных ФЛ (10,7% и 11,6% соответственно) и ХС (по 3,0%), а также значений ХС+ФЛ/ТАГ+ЭХС (9,1 и 14,6, соответственно) по сравнению с мышцами (ФЛ – 3,8% и 5,7%; ХС – 1,4% и 1,7%; значения 1,9 и 2,1, соответственно у самок и самцов), что указывает на активные процессы биосинтеза этих липидов. Причем в ФЛ печени и самок, и самцов доминирует ФХ – 7,0 и 7,5% соответственно. Более высокий уровень ХС в печени, возможно, связан с активацией его синтеза в ней, в ответ на активное питание и образование желчных кислот из ХС для процесса переваривания. Известно, что около 60-80% образующегося в печени ХС расходуется на синтез желчных кислот, играющих важную роль в пищеварении (Лопухин и др., 1985; Перевозчиков, 2008; Mouritsen, Zuckermann, 2004). Данный процесс коррелирует с повышенным содержанием запасных ЭХС (у самок и самцов), ТАГ и значения ТАГ/ФЛ (у самок) в мышцах, которые у лососевых могут выполнять функцию депонирования липидов.

Изучение качественного и количественного ЖК-состава общих липидов пестряток кумжи (возраста 0+, 1+, 2+) из р. Ольховка и смолтов (4+) из р. Индера показало доминирование ПНЖК (в пределах 40,82-47,54% от суммы ЖК у пестряток и 41,24-44,20% от суммы ЖК у смолтов), в которых преобладали (n-3) ПНЖК (24,95-36,11% и 24,83-29,16% от суммы ЖК) с наибольшим содержанием ДГК (12,64-20,76% от суммы ЖК у пестряток (0+, 1+, 2+) и 10,90-14,34% от суммы ЖК в мышцах смолтов (4+) (таблица 46).

Таблица 46 – Жирнокислотный профиль общих липидов (% от суммы ЖК) у разновозрастной молодежи (0+, 1+, 2+) и смолтов (4+) кумжи (*S. trutta*) из р. Ольховка и р. Индера в летний период

Место сбора	р. Ольховка			р. Индера			
	0+	1+	2+	4+			
Возраст							
Пол				Самки		Самцы	
Ткань/Орган	мышцы	мышцы	мышцы	мышцы	печень	мышцы	печень
16:0	15,72±0,17	17,46±0,42 ^A	17,40±0,61 ^A	15,41±0,32 ^{BC}	22,98±1,19**	17,14±1,28 ^A	21,42±1,98
18:0	5,77±0,11	8,08±0,31 ^A	6,78±0,30 ^{AB}	5,46±0,33 ^{BC}	9,47±0,58**	6,37±0,54 ^B	8,84±0,82
∑НЖК	25,62±0,31	28,99±0,75 ^A	28,22±0,99 ^A	24,70±0,68 ^{BC1}	36,29±2,05**	28,19±1,47 ^A	34,19±3,21
16:1(n-7)	6,19±0,08	4,39±0,53 ^A	5,73±0,44	8,33±1,04 ^{ABC}	4,14±0,31**	5,72±1,86	3,66±0,33
18:1(n-9)	15,94±0,12	11,66±0,40 ^A	15,77±0,78 ^B	17,98±1,19 ^{AB}	10,86±0,59**	14,94±2,02 ^B	11,37±0,44*
18:1(n-7)	6,90±0,06	4,63±0,28 ^A	4,72±0,25 ^A	5,36±0,35 ^A	4,68±0,41	4,33±0,61 ^A	3,84±0,20
∑МНЖК	33,45±0,26	23,30±1,19 ^A	28,60±1,42 ^{AB}	33,74±2,56 ^B	21,85±1,36**	27,06±4,78 ^A	21,39±0,43
18:2(n-6)	0,95±0,16	6,72±0,69 ^A	10,41±0,80 ^{AB}	10,26±1,05 ^{AB}	5,98±0,57**	8,61±2,30 ^A	5,40±0,37
20:4(n-6)	1,78±0,05	5,37±0,26 ^A	4,12±0,38 ^{AB}	3,04±0,50 ^{AB}	5,24±0,28**2	3,33±0,90 ^{AB}	7,00±0,54*
∑(n-6) ПНЖК	4,17±0,08	15,16±0,61 ^A	17,37±0,71 ^{AB}	16,00±1,21 ^A	13,58±0,90	14,63±2,92 ^A	15,75±0,97
18:3(n-3)	0,35±0,01	3,44±0,45 ^A	5,13±0,54 ^{AB}	5,07±0,38 ^{AB}	2,33±0,14**	4,87±0,41 ^A	2,33±0,43*
20:5(n-3)	7,50±0,09	5,69±0,28 ^A	4,13±0,41 ^{AB}	4,67±0,42 ^A	3,89±0,34	5,87±1,10 ^A	4,62±0,38
22:5(n-3)	6,18±0,10	1,80±0,08 ^A	1,30±0,13 ^{AB}	1,73±0,20 ^A	2,27±0,40	2,07±0,43 ^{AC}	1,73±0,19
22:6(n-3)	20,76±0,25	19,18±1,18	12,64±1,35 ^{AB}	10,90±1,81 ^{AB}	17,93±2,64**	14,34±3,52 ^A	17,83±1,58
∑(n-3) ПНЖК	36,11±0,40	31,71±1,14 ^A	24,95±1,68 ^{AB}	24,83±1,96 ^{AB}	27,66±3,10	29,16±4,48 ^A	27,82±2,42
∑ПНЖК	40,82±0,43	47,54±1,20 ^A	42,89±2,00	41,24±2,21 ^B	41,76±3,38	44,20±5,54	44,33±3,36
∑(n-3)/∑(n-6) ПНЖК	8,69±0,16	2,14±0,12 ^A	1,45±0,10 ^{AB}	1,61±0,16 ^{AB}	2,06±0,26	2,12±0,42 ^{AC}	1,75±0,07
16:0/18:1(n-9)	0,99±0,01	1,52±0,07 ^A	1,12±0,05 ^{AB}	0,89±0,08 ^{BC}	2,12±0,07	1,17±0,11 ^{AB}	1,90±0,17*
20:4(n-6)/18:2(n-6)	2,19±0,17	0,92±0,11 ^A	0,43±0,05 ^{AB}	0,32±0,06 ^{AB}	0,91±0,09 ²	0,45±0,19 ^A	1,34±0,17
22:6(n-3)/18:3(n-3)	59,42±1,95	6,86±0,99 ^A	2,82±0,41 ^{AB}	2,34±0,53 ^{AB}	7,52±0,72	3,03±0,91 ^A	8,62±1,30
18:2(n-6)/18:3(n-3)	2,71±0,49	2,03±0,10	2,09±0,08	2,02±0,12	2,61±0,27	1,72±0,31	2,55±0,26

Примечание – ^A – различия достоверны (p≤0,05) при сравнении с 0+; ^B – различия достоверны (p≤0,05) при сравнении с 1+; ^C – различия достоверны (p≤0,05) при сравнении с 2+; * – различия достоверны (p≤0,05) между печенью и мышцами, самцы (4+); ** –

различия достоверны ($p \leq 0,05$) между печенью и мышцами, самки 4+; ¹ – различия достоверны ($p \leq 0,05$) между мышцами самок и самцов (4+); ² – различия достоверны ($p \leq 0,05$) между печенью самок и самцов (4+).

У сеголеток 0+ содержание эссенциальных (пищевых) 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК составило 0,95 и 0,35% от суммы соответственно. С возрастом (0+, 1+, 2+) их уровень повышался: для 18:2(n-6) – от 0,95% до 10,41%; для 18:3(n-3) – от 0,35% до 5,13% от суммы ЖК; у смолтов (4+) самок и самцов в мышцах 18:2(n-6) ЖК составляла 10,26% и 8,61% от суммы ЖК, соответственно, а 18:3(n-3) ЖК – 5,07% и 4,87% от суммы ЖК соответственно. Наиболее высокое содержание 22:6(n-3) ЖК (19,18 – 20,76% от суммы) отмечено у пестряток (0+, 1+), с возрастом он снизился (до 10,90% от суммы ЖК – у смолтов 4+). Содержание другой длинноцепочечной ЖК – арахидоновой 20:4(n-6) ЖК у сеголеток (0+) было низким (1,78% от суммы ЖК), а с возрастом у пестряток (1+) ее содержание повысилось (до 5,37% от суммы ЖК) и далее снижалось у пестряток (2+) и смолтов (4+). Итак, ЖК-профиль молоди кумжи разного возраста (0+, 1+, 2+ и смолты 4+) различался содержанием эссенциальных 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК с более высокой долей линолевой 18:2(n-6) ЖК и показателями соотношения 18:2(n-6)/18:3(n-3) у рыб всех возрастных групп, что связано с массовостью, доступностью и эффективностью усвоения определенных видов кормовых объектов, наиболее богатых линолевой 18:2(n-6) ЖК. В исследовании Ю.А. Шустова и А.Е. Веселова (2007) было показано, что на порогах и перекатах рек основу пищи лососевых рыб составляют воздушные и наземные насекомые, а также амфибиотические насекомые (мелкие личинки поденок, веснянок и симулид). Активное потребление мальками кумжи воздушных форм насекомых, сносимых на поверхность воды в большом количестве в малых реках и ручьях, таких как Индера и Ольховка, по-видимому, отразилось на повышенном содержании у молоди всех возрастных групп 18:2(n-6) ЖК, которая имеет высокий уровень у некоторых видов наземных насекомых (Downer, 1985; Descroix et al., 2010). Доля «воздушной» фракции бывает довольно значительной (до 30% от общего количества дрифта), иногда она преобладает по численности над «водной». Обилие воздушных и наземных насекомых встречается весной и летом и зависит от развития прибрежной растительности, отношение которой к общей водной площади в мелких реках и ручьях (р. Ольховка) значительно выше, чем в крупных реках (Bailey, 1966). Это обстоятельство приводит к тому, что в питании пестряток доля воздушных и наземных насекомых бывает существенно больше (Шустов, 1995).

Известно, что в пресной воде молодь лососевых использует в пищу большое число беспозвоночных, богатых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК, но с низким содержанием

длинноцепочечных ПНЖК (Bell et al., 1994; Peng et al., 2003; Descroix et al., 2010). В исследованиях последних авторов представлены 10 видов беспозвоночных, в которых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК были в избытке. Полученные результаты показали у сеголеток (0+) кумжи (по сравнению с другими возрастными группами) высокий уровень 22:6(n-3) ЖК (20,76% от суммы ЖК), несмотря на довольно низкое содержание (0,35% от суммы ЖК) 18:3(n-3) ЖК – ее метаболитического предшественника, что может свидетельствовать о высокой метаболической активности в организме рыб комплексов ферментов, участвующих в десатурации и элонгации ПНЖК (n-3) семейства.

Было показано (Нефедова, 1989; Мурзина и др., 2012), что 22:6(n-3) ЖК сохраняется в процессе эмбрионального развития атлантического лосося. Так в период выклева ее уровень составлял до 12,5% от суммы ЖК в ОЛ, после выклева – в теле 4-х суточной личинки: в ФХ – 22,3%, в ТАГ – 16,8% от суммы ЖК; в желтке ее уровень снижался: в ФХ – до 14,9%, в ТАГ – до 4,9% от суммы ЖК. Возможно, что сохранение (или удержание) 22:6(n-3) ЖК в теле личинки после выклева и определяет ее повышенный уровень у молоди (возраста 0+ и 1+). Известно, что значительное число пресноводных видов рыб, включая лососевых, могут превращать 18:3(n-3) в 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК, а 18:2(n-6) – в 20:4(n-6) ЖК, используя несколько ферментативных этапов десатурации и элонгации (Henderson, Tocher, 1987; Bell et al., 2001). Однако этот путь может подавляться поступающими в достаточном количестве с кормом ЭПК и ДГК (Buzze et al., 1996; Bell et al., 2001). У молоди кумжи интенсивность метаболитических превращений ЖК линоленового семейства (n-3) и линолевого семейства (n-6) с возрастом снизилась, на что указывают индексы 22:6(n-3)/18:3(n-3) и 20:4(n-6)/18:2(n-6) ЖК. Количественные различия ЖК спектров у разновозрастных мальков связаны с видовой спецификой кормовых объектов, их массовостью, доступностью и степенью интенсивности метаболитических процессов в разные возрастные периоды.

Высокое содержание 22:6(n-3) ЖК у молоди кумжи (возраста 0+, 1+) может быть одним из механизмов биохимической адаптации, связанной с особенностями условий обитания (прежде всего, скорости течения), в результате чего повышается двигательная активность и ускоряются процессы элонгации и десатурации пищевых (n-3) ПНЖК. Известно, что молодь кумжи (0+ и 1+), в отличие от более старших возрастных групп, в притоках ведет более подвижный образ жизни (обитает на местах с быстрым течением), активно питается и в ночные часы (Шустов, 1995). Высказано предположение (Шульман,

Юнева, 1990; Hulbert et al., 2002), что содержание 22:6(n-3) ЖК в мембранных ФЛ отражает степень метаболической активности, в частности, показана корреляция уровня этой ЖК со степенью подвижности рыб, их функциональной активностью.

У разновозрастной молодежи (0+, 1+, 2+ и смолтов 4+) кумжи уровень НЖК был в пределах 24,70 – 28,99% от суммы ЖК, среди которых преобладала 16:0 (в пределах 15,41 – 17,46% от суммы ЖК) и 18:0 (5,46 – 8,08% от суммы) (таблица 46). Незначительные, но достоверные вариации уровня 16:0 и 18:0 кислот в сторону повышения были установлены у пестряток 1+, а в сторону понижения – у смолтов (4+, мышцы самок). При этом в печени самок и самцов смолтов доля 16:0 и 18:0 ЖК была выше, чем в мышцах (достоверно у самок).

В ЖК-спектре общих липидов молодежи кумжи МНЖК были в пределах 23,30 – 33,74% от суммы ЖК с доминированием 18:1(n-9) (от 11,66 до 17,98% от суммы ЖК), а также 16:1(n-7) (от 4,39 до 8,33% от суммы ЖК) и 18:1(n-7) (4,33 до 6,90% от суммы ЖК) (таблица 46). Их уровень варьировал у разновозрастной молодежи: сеголетки (0+) отличались повышенным содержанием как суммарных МНЖК, так и всех отдельных классов; у пестряток (1+) их доля была снижена; у пестряток (2+) отмечен подъем уровня 18:1(n-9) ЖК; в мышцах смолтов (4+) по сравнению с печенью был повышен уровень суммарных МНЖК за счет 16:1(n-7) и 18:1(n-7) кислот, причем в большей степени у самок.

Таким образом, ЖК-профиля ОЛ пестряток (возраста 0+, 1+, 2+) и смолтов (4+) кумжи доминированием ПНЖК за счет 22:6(n-3) ЖК с наиболее высоким содержанием у пестряток (возраст 0+ и 1+). При этом показано низкое содержание эссенциальных 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК у сеголеток (0+), но с возрастом их уровень повысился, причем у молодежи всех возрастных групп доля эссенциальной 18:2(n-6) ЖК была выше, чем 18:3(n-3), что коррелирует и с более высоким значением индекса 18:2(n-6)/18:3(n-3) (2,71) у сеголеток (0+). С возрастом этот показатель снизился до 1,72 и 2,02 в мышцах смолтов (самцов и самок, соответственно). У сеголеток (0+) кумжи по сравнению с другими возрастными группами рыб выявлены и более высокие индексы 22:6(n-3)/18:3(n-3) и 20:4(n-6)/18:2(n-6), характеризующие интенсивность метаболических превращений жирных кислот линоленового и линолевого семейств, соответственно. У сеголеток (0+) по сравнению с молодежью возраста 1+ и 2+ показан повышенный уровень суммарных МНЖК за счет 16:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК.

В ЖК-составе мышц и печени самок и самцов смолтов (4+) кумжи преобладали почти в равных количествах ПНЖК (в пределах 41,24 – 44,33% от суммы ЖК) за счет ЖК (n-3) семейства (24,83 – 29,16% от суммы) и доминированием 22:6(n-3) ЖК (10,90 – 17,93%). Причем в печени у самок и самцов уровень этой ЖК был выше, чем в мышцах (в печени – 17,93 и 17,83%; в мышцах – 10,90 и 14,34%). Сравнительно высокое содержание 20:4(n-6) ЖК была также установлена в печени самок и самцов (5,24 и 7,00% по сравнению с мышцами – 3,04 и 3,33%, соответственно). О более активных метаболических процессах, связанных с элонгацией и десатурацией пищевых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК в печени самок и самцов смолтов, свидетельствуют и более высокие показатели отношений 20:4(n-6)/18:2(n-6) и 22:6(n-3)/18:3(n-3), характеризующих степень интенсивности метаболических превращений ЖК линолевого (n-6) и линоленового (n-3) семейств, в печени (1,30 и 7,65, соответственно у самцов; 0,90 и 7,7, соответственно, у самок) по сравнению с мышцами (0,38 и 2,94, соответственно у самцов; 0,30 и 2,15 соответственно у самок). У смолтов (4+) в мышцах самок по сравнению с печенью показан повышенный уровень суммарных МНЖК за счет 16:1(n-7) и 18:1(n-9), что соответствует высокому содержанию энергетических ТАГ. Однако, известно, что мышечные клетки не способны к синтезу ТАГ и ЖК и в отличие от печени, они запасают эти липиды (Сидоров, 1983). Липидный и ЖК-статус печени отражает физиологическое состояние организма и особенности его питания, в ней всегда присутствуют экзогенные липиды, поступающие с пищей.

В печени смолтов (4+, самок и самцов) по сравнению с мышцами отмечено более высокое содержание суммарных НЖК в основном за счет 16:0 и 18:0 ЖК, причем у самок различия достоверны. Показана более высокая интенсивность обмена липидов у смолтов 4+ в печени (2,12 и 1,90 у самок и самцов, соответственно) по сравнению с мышцами (0,89 и 1,17, соответственно), определяемая по соотношению 16:0/18:1(n-9) ЖК.

Таким образом, получены результаты, которые свидетельствуют об особенностях расходования, трансформации и функциональной роли некоторых ЖК в биохимических адаптациях исследуемой молодежи в процессе ее роста и развития, что указывает на специфичность биохимических адаптаций в процессе раннего роста и развития на фоне гидрологической неоднородности биотопов. Установлено повышенное содержание ФЛ и ТАГ у сеголеток 0+ по сравнению со старшей молодежью кумжи в летний период, которое обусловлено качеством и массовостью кормовой базы, интенсивностью питания, что

указывает на их более высокий липидный статус и позволяет им поддерживать активный образ жизни и иметь определенные преимущества в выборе места обитания после выклева.

На количественные различия, в том числе на вариации в спектре отдельных липидов у молоди кумжи разных возрастов, особенно у смолтов, может влиять и степень активности метаболических процессов, зависящих от возрастных факторов и трофических условий. Одним из метаболических эффектов у смолтов 4+ кумжи в печени по сравнению с мышцами является повышенный уровень ХС и ФЛ (за счет ФХ, ФЭА, ФС, ФИ), но пониженное содержание ТАГ и индекса ТАГ/ФЛ, что связано с их функциональными особенностями.

Сеголетки (0+) кумжи по сравнению с пестрятками (возраст 1+, 2+, смолты 4+) отличались содержанием незаменимых ЖК и их соотношений – низкая доля 18:3(n-3) и 18:2(n-6) ЖК и высокая – 22:6(n-3) ЖК, что может указывать на повышенную интенсивность метаболических превращений ПНЖК (n-3) семейства, при этом не исключено сохранение некоторого количества 22:6(n-3) ЖК в теле сеголеток после рассасывания желтка. В печени смолтов, по сравнению с мышцами установлена специфичность отдельных ЖК и их соотношений – более высокое содержание длинноцепочечных ПНЖК 20:4(n-6) и 22:6(n-3) и показателей соотношения 20:4(n-6)/18:2(n-6) и 22:6(n-3)/18:3(n-3), характеризующих степень интенсивности метаболических превращений ЖК (n-6) и (n-3) семейств. Показана и наиболее высокая интенсивность обмена липидов у самок и самцов смолтов (+4) в печени по сравнению с мышцами, определяемая по индексу 16:0/18:1(n-9) ЖК. Тем самым, у разновозрастной молоди кумжи, обитающей в летний период в однотипных условиях среды, жизненные функции роста и развития поддерживаются биохимическими системами адаптации, включающими вариации уровня и соотношений ЖК-компонентов в липидах организма, которые связаны с видовой спецификой кормовых объектов, их массовостью, доступностью и степенью интенсивности метаболических процессов в разные возрастные периоды жизни рыб.

6.6. Возрастная разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи, обитающей в р. Орзеге (басс. Онежского озера)

Изучена возрастная динамика липидного статуса (состояние комплекса показателей липидного обмена) у молоди кумжи (возраста 1+, 2+ и 3+), которая обитает в типичном «кумжевом» водотоке – р. Орзеге (басс. Онежского озера). В реке складывается комплекс благоприятных трофо-экологических условий в разных стациях водотока, которые активно осваиваются молодью, что способствует их активному росту.

Липидный статус молоди кумжи из р. Орзеге в летний период (июнь) характеризовался низким содержанием ОЛ (9,51% сухой массы) у молоди (1+), которое увеличилось с возрастом (2+, 3+) более, чем в два раза (до 22,36% сухой массы), особенно у мальков возраста 2+ (таблица 47). Повышение содержания ОЛ произошло, в основном, за счет запасных липидов – ТАГ и ЭХС, а также ХС, в результате чего значения индексов ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и ХС/ФЛ с возрастом возросли (от 0,16 до 0,68 и от 0,70 до 1,91 соответственно). Значительное повышение содержания ТАГ и ЭХС (более чем в 5,0 и 6,0 раз, соответственно), а также показателей соотношения липидов у молоди 2+ и 3+ по сравнению с таковыми у молоди 1+ положительно коррелирует с ростом их размерно-весовых характеристик (особенно у молоди 2+) (таблица 47).

Таблица 47 – Содержание липидных компонентов (% сухой массы) у разновозрастной молоди (+1, +2, +3) кумжи (*S. trutta* L.) из р. Орзеге

Показатель	Возраст		
	1+	2+	3+
Кол-во проб	5	9	5
Длина, см	7,75±0,45	11,47±0,16*	13,86±0,24*^
Вес, г	4,06±0,53	14,57±0,69*	27,50±1,60*^
ОЛ	9,51±0,79	22,36±2,08*	19,43±2,07*
ФЛ	4,82±0,38	5,61±0,50	4,62±0,68
ТАГ	1,21±0,39	6,64±0,97*	7,05±1,72*
ЭХС	0,14±0,11	0,88±0,21*	0,85±0,27*
ХС	3,35±0,09	9,24±2,02*	6,92±1,03*
ФИ	0,11±0,05	0,07±0,01	0,08±0,03
ФС	0,17±0,05	0,14±0,01	0,12±0,03
ФЭА	0,96±0,46	1,15±0,13	0,91±0,20

Продолжение таблицы 47

ФХ	2,77±0,20	3,06±0,28	2,43±0,41
ЛФХ	0,58±0,23	0,91±0,10	0,81±0,16
СФМ	0,17±0,04	0,26±0,03	0,25±0,04
ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС	0,16±0,06	0,51±0,07*	0,68±0,07*
ХС/ФЛ	0,70±0,07	1,91±0,58*	1,62±0,33*
ТАГ/ФЛ	0,25±0,06	1,24±0,23*	1,78±0,52*

Примечание – Значения представлены в виде: $M \pm m$. * – различия от возраста 1+ достоверны ($p \leq 0,05$); ^ – различия от возраста 2+ достоверны ($p \leq 0,05$).

Рост уровня запасных липидов (ТАГ и ЭХС) у старшей молодежи (2+, 3+) кумжи, особенно в возрасте 2+, обитающей в р. Орзеге, могут быть связаны с видовой спецификой кормовых объектов, их массовостью, доступностью, а также степенью интенсивности метаболизма в разные возрастные периоды жизни рыб. Молодь лососевых рыб в соответствии с возрастными потребностями может избирать различные участки обитания в одном биотопе и осваивать их (Павлов и др., 2006), в результате чего удовлетворяется пищевая потребность, что отражается на уровне накопления и активности метаболизма липидов. Существует соответствие между размерами рыбы и размерами пищевых объектов, что также влияет на качественный пищевой спектр молодежи лососевых разных возрастов (Шустов, 2012).

Значительный рост содержания запасных ТАГ и ЭХС, а также показателей ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС у молодежи (2+ и 3+) свидетельствует о повышении интенсивности питания и как следствие – увеличении энергетического потенциала рыб, что положительно коррелирует с ростом их размерно-весовых характеристик (вес увеличился в 3,6 и 6,8 раз соответственно) по сравнению с таковыми у молодежи (1+). Известно, что ТАГ являются одной из универсальных запасных форм липидов и в значительной степени используются организмом как основной энергетический источник при увеличении уровня аэробного метаболизма в определенные возрастные периоды. Кормовая база р. Орзеге представлена высокой долей личинок ручейников *Rhyacophila nubile* (по биомассе – 28,0% и в питании рыб – 12,0%). Согласно нашим исследованиям (см. ниже) в составе их липидов доминировали запасные ТАГ, которые составляли 6,68% сухой массы, индекс ТАГ/ФЛ – 1,83. Эти показатели имеют близкие значения с таковыми у мальков кумжи возрастных групп 2+ и 3+.

У молоди 1+ в составе ОЛ доминировали ФЛ, уровень которых с возрастом достоверно не изменился (4,62-5,61% сухой массы), как и отдельных ФЛ классов (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ и СФМ). Однако следует отметить, что у молоди 2+ и 3+ обнаруженные вариации ФЛ недостоверные: у молоди 2+ содержание ФЛ несколько повышается, что относится и к отдельным классам (ФЭА, ФХ, ЛФХ и СФМ) а у молоди 3+ они снижаются.

Повышение содержания ХС и индекса ХС/ФЛ (более, чем в 2,8 раза) у молоди 2+ возраста, возможно, связано не только с регуляцией микровязкости биомембран, но и с поступлением его с кормом, а также с активацией его биосинтеза в печени в ответ на активное питание и образование желчных кислот (из ХС) (Перевозчиков, 2008; Mouritsen, Zuckermann, 2004). При этом важное значение имеет пищевой спектр кормовых объектов с разным уровнем липидов и липотропных веществ. Избыточное количество ХС может эстерифицироваться, образуя депо клеточного ХС и ЖК в форме ЭХС (Саутин, 1989), содержание которых также увеличилось у молоди (2+ и 3+) кумжи. При этом ЭХС являются более универсальными запасными липидами, чем ТАГ (Полякова, 1981). В июне (месяц сбора проб), температура воды повышалась до +13,5°C, что благоприятствовало интенсивному развитию кормовых объектов и активизации питания молоди кумжи (2+, 3+), которое положительно коррелирует с ростом их размерно-весовых характеристик. Вариации индекса ХЛ/ФЛ являются одним из путей регуляции микровязкости биомембран, которые связаны не только с активностью биосинтеза ХС в печени, но и с биохимическими особенностями рыб, обеспечивающими реализацию возрастных физиологических функций.

Исследован ЖК-профиль ОЛ молоди кумжи возраста 1+, 2+ и смолтах 3+ (таблица 48). Установлено высокое содержание ПНЖК (в пределах 39,96-43,33% от суммы ЖК), среди которых доминируют ПНЖК (n-3) семейства (21,57-25,90% от суммы ЖК), за счет 22:6(n-3), 20:5(n-3) и 18:3(n-3). Уровень ПНЖК (n-6) семейства у молоди был в пределах 13,74-17,39% от суммы ЖК, с более высоким содержанием 18:2(n-6) (в пределах 7,91-10,24% от суммы ЖК), а также 20:4(n-6) (3,63-3,83% от суммы ЖК).

Таблица 48 – Жирнокислотный состав (% от суммы ЖК) разновозрастной молоди (1+, 2+, 3+) кумжи (*S. trutta* L.) из р. Орзег

Показатель	Возраст		
	1+	2+	3+
Кол-во проб	5	9	5
Длина, см	7,75±0,45	11,47±0,16*	13,86±0,24*^
Вес, г	4,06±0,53	14,57±0,69*	27,50±1,60*^
14:0	1,35±0,17	1,75±0,16	1,62±0,13
16:0	19,69±0,69	15,42±0,18*	14,95±0,36*
18:0	7,74±0,56	6,02±0,04*	5,69±0,08*^
20:0	1,28±0,14	2,28±0,22	1,91±0,19
∑НЖК	31,83±1,79	26,90±0,25*	25,41±0,27*^
14:1(n-7)	1,10±0,25	1,14±0,12	0,77±0,12
16:1(n-9)	0,73±0,05	0,59±0,01*	0,60±0,01*
16:1(n-7)	5,47±0,84	5,51±0,18	5,12±0,41
17:1(n-7)	0,23±0,02	0,25±0,03	0,20±0,04
18:1(n-9)	17,18±0,55	16,47±0,26	19,53±0,52^
18:1(n-7)	4,71±0,57	3,87±0,16	3,39±0,25
18:1(n-5)	0,20±0,03	0,17±0,01	0,14±0,02
20:1(n-9)	0,37±0,00	0,38±0,02	0,50±0,03^
∑МНЖК	31,05±2,43	29,49±0,26	31,35±1,15
18:2(n-6)	7,91±0,37	9,21±0,13*	10,24±0,51*^
20:4(n-6)	3,63±0,75	3,94±0,07	3,83±0,23
∑(n-6) ПНЖК	13,74±0,55	15,88±0,10*	17,39±0,41*^
18:3(n-3)	4,75±0,07	5,85±0,18*	6,48±0,19*^
18:4(n-3)	0,80±0,05	1,08±0,08	0,85±0,05
20:4(n-3)	0,50±0,04	0,57±0,03	0,54±0,06
20:5(n-3)	4,11±0,83	4,75±0,11	3,61±0,30^
22:5(n-3)	1,22±0,27	1,44±0,05	1,15±0,09^
22:6(n-3)	9,19±2,78	11,13±0,34	10,26±1,07
∑(n-3) ПНЖК	21,57±3,92	25,90±0,36	24,18±1,31
∑ПНЖК	39,96±4,26	43,33±0,40*	42,95±1,28
16:0/18:1(n-9)	1,15±0,00	0,94±0,02*	0,77±0,03*^
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,60±0,05	0,64±0,02	0,64±0,02
∑НЖК/∑ПНЖК	0,90±0,21	0,59±0,02*	0,62±0,02*
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,47±0,16	0,38±0,03	0,43±0,02
22:6(n-3)/18:3(n-3)	1,92±0,79	1,59±0,13	1,92±0,14

Примечание – Значения представлены в виде: $M \pm m$. * - различия от 1+ достоверны ($p \leq 0,05$; ANOVA). ^ - различия от 2+ достоверны ($p \leq 0,05$; ANOVA). В пробах также содержалось < 1% ЖК: 12:0, 15:00; 17:00; 24:0, 14:1(n-9), 15:1(n-9), 16:1(n-5), 20:1(n-11), 20:1(n-7), 14:2(n-9), 15:2(n-9), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 14:2(n-7), 14:2(n-6), 16:2(n-6), 18:3(n-6), 20:2(n-6), 20:3(n-6), 22:3(n-6), 22:4(n-6), 22:5(n-6), 16:4(n-4), 18:2(n-4), 18:3(n-4), 16:2(n-3), 16:3(n-3), 16:4(n-3), 18:2(n-3), 20:3(n-3).

Состав и содержание как ПНЖК, так и МНЖК в липидах рыб в значительной степени определяется рационом питания, а также способностью организма модифицировать их применительно к условиям существования. Высокое содержание этих ЖК в липидах молоди кумжи указывает на их значимость и функциональную роль в организме. Так, ДГК, которая преобладает среди ПНЖК молоди кумжи, выполняет роль в регуляции активности нервных клеток, развитии нервной и зрительной системы у молоди, при ее дефиците наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях (Kanazawa, 1993, 1997; Bell, Tocher, 1989; Bell et al., 1994, 2001; Hwang, 2000; Tocher, 2003). Острота зрения и соответствующие поведенческие реакции играют ведущую роль у молоди рыб, питающихся сносимыми объектами в толще воды, и позволяют экономно расходовать энергию при питании. Большинство речных рыб, в том числе кумжа, обладающих реореакцией, имеют хорошо развитую оптомоторную (зрительно-двигательную) реакцию (Шустов, 1995).

Выявлены достоверные различия в содержании пищевых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК, содержание, которых повышалось с возрастом молоди, причем содержание первой из них была выше во всех возрастных группах рыб. При этом индекс незаменимых 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК в процессе роста молоди достоверно не изменялся. Повышение содержания 18:3(n-3) и 18:2(n-6) ЖК с возрастом у молоди кумжи положительно коррелирует с увеличением содержания запасных липидов ТАГ и ЭХС, что указывает о включении этих ЖК в данные классы липидов. В процессе роста молоди их пищевой спектр расширяется, увеличиваются размеры кормовых объектов (Шустов, 1995), что отражается на повышении в организме рыб запасных липидов и в том числе ЖК. Повышенное содержание 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК и их увеличение с возрастом у молоди кумжи был показан и для этого вида, населяющего р. Ольховка и р. Индера. Физиологически значимым является не столько количество этих незаменимых ЖК, сколько их оптимальное соотношение 18:3(n-3)/18:2(n-6). Этот показатель в процессе роста молоди кумжи «жилая форма» из р. Орзег достоверно не изменялся (0,60-0,64). Следует отметить, что в ОЛ макрозообентоса из р. Орзег, который является объектом питания молоди кумжи этот показатель составлял 0,77.

Разновозрастная молодь кумжи (1+, 2+, смолты 3+) из р. Орзег достоверно не различалась показателями конвертации 18:3(n-3) и 18:2(n-6) ЖК в более длинноцепочечные ПНЖК – 22:6(n-3) и 20:4(n-6) ЖК соответственно, которые

определяют ЖК-состав липидов «морского» типа и выражаются индексами 22:6(n-3)/18:3(n-3) и 20:4(n-6)/18:2(n-6). Полученный результат может быть одним из доказательств принадлежности кумжи из р. Орзег к «жилой» форме. Сравнительные исследования липидного профиля молоди кумжи разных возрастов (0+, 1+, 2+, 3+, 4+) «проходной» формы из северных рек бассейна Белого моря (р. Ольховка, р. Индера) показали снижение с возрастом интенсивности метаболических превращений незаменимых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК в более длинноцепочечные ПНЖК. Для морских рыб характерна низкая активность десатураз, играющих ключевую роль при конвертации этих ЖК в более длинноцепочечные ПНЖК, так как в условиях морской среды обитания в пищевых объектах достаточно этих ЖК (Bell, Sargent, 1996; Bell et al., 2001; Peng et al., 2003; Kattner et al., 2007; Kaur et al., 2011).

У молоди всех возрастных групп установлено более низкое содержание длинноцепочечных ПНЖК – АРА (3,63-3,94) и ЭПК (3,61-4,75) по сравнению с их метаболическими предшественниками 18:2(n-6) (7,91-10,24) и 18:3(n-3) (4,75-6,48) ЖК, соответственно (таблица 48). При этом в процессе роста молоди содержание АРА и ДГК не изменялось, а для ЭПК снизился у смолтов.

Помимо ПНЖК в ОЛ молоди кумжи высокое содержание МНЖК (29,49-31,35% от суммы ЖК), в которых доминирует 18:1(n-9) ЖК (16,47-19,53% от суммы ЖК) с достоверно повышенным содержанием у смолтов 3+. Олеиновая ЖК играет важную роль как энергетический источник, необходимый для роста и развития молоди и, особенно, при двигательной активности в поисках пищи. Повышение ее уровня коррелирует с ростом запасных ТАГ и ЭХС у пестряток 2+ и смолтов 3+, что может указывать на включение 18:1(n-9) ЖК в эти липиды. В исследовании отдельных видов зообентоса (поденок, мошек, ручейников в р. Орзег), которые доминируют в питании кумжи, содержание 18:1(n-9) ЖК составляло значительную долю (от 11,74 до 18,47% от суммы ЖК) с более высоким показателем у ручейников.

В метаболизме НЖК, которые у молоди кумжи были в пределах 25,41-31,83% от суммы ЖК, ключевая роль принадлежит 16:0 и 18:0 ЖК (в пределах 14,95-19,69 и 5,69-7,74% от суммы ЖК, соответственно). При этом содержание НЖК, в том числе 16:0 и 18:0 ЖК, было выше у пестряток 1+, с возрастом оно достоверно уменьшалась. Индекс 16:0/18:1(n-9) достоверно снижался с возрастом молоди. Высокое содержание НЖК у молоди коррелирует со значительной их долей у кормовых объектов макрозообентоса (от

28,91 до 49,66% от суммы ЖК). Причем значительная часть НЖК может элонгироваться и десатурироваться до более длинноцепочечных ЖК, таких как 18:1(n-9) ЖК, уровень которой увеличился у молодежи 3+. Установлено, что с возрастом молодежи кумжи снижается показатель НЖК/ПНЖК (от 0,90 до 0,62), а также индекс 16:0/18:1(n-9). Различная для каждой возрастной группы мальков интенсивность обмена липидов (в частности накопление и расходование ЖК) формируется факторами внешней среды (температура, фотопериод, массовость и видовое разнообразие, тип грунта) обусловленных также, в определенных пределах, возрастными факторами и генетическими особенностями.

Таким образом, в процессе роста и развития молодежи кумжи (1+, 2+, 3+) в р. Орзеге регуляция жизненных функций обеспечивается, наряду с другими механизмами, изменением уровня и соотношений ЖК-компонентов, которые связаны с видовой спецификой кормовых объектов, их количественными характеристиками, что влияет на степень интенсивности метаболических процессов в разные возрастные периоды жизни рыб. Установлен высокий рост содержания запасных ТАГ и ЭХС, а также ХС и индексов ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС у молодежи кумжи (2+ и 3+), что свидетельствует, скорее всего, о повышении интенсивности питания и как следствие увеличение запасания энергии у рыб. Показана положительная корреляция содержания липидов, главным образом ТАГ и ЭХС, с размерно-весовыми характеристиками молодежи. Вес мальков возраста 2+ и 3+ увеличился в 3,6 и 6,8 раз соответственно по сравнению с таковыми младшей возрастной группы (1+). Рост содержания липидов у молодежи кумжи (2+, 3+) является одним из биохимических показателей, отражающих изменения метаболических процессов в результате возрастных различий и влияния экологических факторов, которые обеспечивают адаптационные возможности роста и развития молодежи.

У разновозрастной молодежи кумжи не выявлено достоверных различий по степени активности процессов элонгации и десатурации ПНЖК – 22:6(n-3)/18:3(n-3) и 20:4(n-6)/18:2(n-6), что может быть одним из доказательств ее принадлежности к «жилой» форме в р. Орзеге. Продемонстрирована значимость и важность использования индексов 22:6(n-3)/18:3(n-3) и 20:4(n-6)/18:2(n-6) в качестве индикаторов физиологического состояния и, возможно, одного из генетических маркеров у молодежи лососевых в период смолтификации (или отсутствия). Образование «жилой» формы кумжи в р. Орзеге является одной из жизненных стратегий, имеющих адаптивное значение для формирования сложной субпопуляционной структуры. Результаты исследований

липидного статуса молоди кумжи, населяющей типично «кумжевую» р. Орзег, позволяют рассматривать их в качестве биохимических индикаторов в мониторинге раннего развития молоди в этом водотоке, а также отслеживать особенности миграционного поведения.

6.7. Специфика жирнокислотного статуса как индикатор различий пресноводной и морской форм молоди кумжи

Показано сходство и различие между двумя формами молоди кумжи (*S. trutta* L.) на основе анализа ЖК-профиля ОЛ у смолтов (4+) проходной морской формы кумжи из р. Индера (басс. Белого моря) и у готовых к миграции пестряток (3+) пресноводной формы кумжи из р. Орзega (басс. Онежского озера) (таблица 49).

Таблица 49 – Состав и содержание основных жирных кислот общих липидов (% от суммы ЖК) у молоди кумжи (*S. trutta* L.) из р. Индера и р. Орзega

Показатели	р. Индера	р. Орзega
Вес, г	75,0±0,70	27,50±1,60*
Длина, см	20,6±0,84	13,86±0,24*
14:0	1,53±0,15	1,62±0,13
16:0	15,41±0,32	14,95±0,36
18:0	5,46±0,33	5,69±0,08
20:0	1,29±0,21	1,91±0,19
∑НЖК	24,70±0,68	25,41±0,27
16:1(n-7)	8,33±1,04	5,12±0,41*
18:1(n-9)	17,98±1,19	19,53±0,52
18:1(n-7)	5,36±0,35	3,39±0,25*
∑МНЖК	33,74±2,56	31,35±1,15
18:2(n-6)	10,26±1,05	10,24±0,51
20:4(n-6)	3,04±0,50	3,83±0,23
∑(n-6) ПНЖК	16,00±1,21	17,39±0,41
18:3(n-3)	5,07±0,38	6,48±0,19
20:5(n-3)	4,67±0,42	3,61±0,30
22:5(n-3)	1,73±0,20	1,15±0,09
22:6(n-3)	10,90±1,81	10,26±1,07
∑(n-3) ПНЖК	24,83±1,96	24,18±1,31
∑ПНЖК	41,24±2,21	42,95±1,28
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,49±0,08	0,64±0,02*
∑(n-3)/∑(n-6)	1,61±0,09	1,39±0,09*
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,32±0,06	0,43±0,02*
22:6(n-3)/18:3(n-3)	2,34±0,11	1,92±0,14*
16:0/18:1(n-9)	0,89±0,08	0,77±0,03*
∑ПНЖК/∑НЖК	1,67±0,02	1,69±0,02

Примечание – * – Различия достоверны между видами ($p \leq 0,05$).

Установлено высокое и равное содержание ПНЖК (41,24 и 42,95% от суммы ЖК соответственно), за счет (n-3) семейства (24,83 и 24,18% от суммы ЖК соответственно), а содержание (n-6) ПНЖК было ниже (16,00 и 17,39% от суммы ЖК соответственно) у рыб

из р. Индера и р. Орзегга – пресноводных водотоков, географически удаленных друг от друга.

Не установлено различий у молоди кумжи из разных рек в количестве незаменимых 18:2(n-6) (10,26 и 10,24% от суммы ЖК) и 18:3(n-3) ЖК (5,07 и 6,48% от суммы ЖК) и их метаболитических производных (АРА и ДГК соответственно). При этом обнаружено достоверное различие степени конвертации пищевых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК, на что указывают значения индексов 20:4(n-6)/18:2(n-6) и 22:6(n-3)/18:3(n-3) соответственно (таблица 49), и что может ограничиваться поступлением повышенного количества пищевых (n-6) и (n-3) ПНЖК (Peng et al., 2003; Bell et al., 2003). Выявлено, что значение первого из индексов выше у рыб из р. Орзегга, а второго – из р. Индера, что свидетельствует о различающейся активности комплекса ферментов элонгации/десатурации при конвертации пищевых предшественников в АРА и ДГК. Известно, что АРА является источником серии эйкозаноидов – регуляторов физиологических процессов в организме (Сергеева, Варфоломеева, 2006; Sargent et al., 1995; Yanes-Roca et al., 2009; Norambuena et al., 2015). Например, изменение уровня простагландина F регулирует поступление Ca^{2+} в клетку, которое повышается в период смолтификации перед миграцией в морскую среду (Tocher et al., 2000; Stefansson, 2008; Tocher, 2003).

Установлено, что интенсивность конвертации 18:2(n-6) в 20:4(n-6) ЖК (индекс 20:4(n-6)/18:2(n-6)) была выше у пресноводной молоди (перед миграцией из р. Орзегга в Онежское озеро), которую, скорее всего, можно объяснить повышенной потребностью организма пестряток (3+) кумжи в 20:4(n-6) ЖК, необходимой для синтеза эндогормонов при подготовке к миграции из пресноводной среды (река) в пресноводную среду (озеро). У смолтов (4+) кумжи из р. Индера по сравнению с пестрятками (3+) из р. Орзегга установлен иной механизм преадаптации с участием ЖК: более высокий показатель конвертации пищевой 18:3(n-3) ЖК в более длинноцепочечные ПНЖК (22:6(n-3)/18:3(n-3)). Известно, что длинноцепочечные 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ПНЖК в значительной степени определяют ЖК-состав липидов «морского» типа и способствуют подготовке молоди к смолтификации и миграции из пресноводной среды в морскую среду (Tocher, 2003; Peng et al., 2003; Stefansson, 2008; Tipsmark et al., 2010).

Отмечено, что у исследованной молоди кумжи из двух пресноводных водотоков содержание 18:2(n-6) ЖК была выше (в 1,6 – 2,0 раза), чем другой незаменимой 18:3(n-3)

ЖК, что может быть связано с трофическими условиями: массовостью, доступностью кормовых объектов, наиболее богатых 18:2(n-6) ЖК, и эффективностью усвоения некоторых видов кормовых объектов молодью рыб. У некоторых видов наземных насекомых эта ЖК имеет достаточно высокий уровень. Доля «воздушной» фракции в составе корма бывает довольно значительной (до 30% от общего количества дрефта), иногда она преобладает по численности над «водной», что и может отразиться на питании молоди (Шустов, 1995). Активное потребление молодью кумжи воздушных форм насекомых, сносимых на поверхность воды в большом количестве в малых реках и ручьях, скорее всего, и отразилось на повышенном содержании у молоди 18:2(n-6) ЖК. Липидный профиль зообентоса р. Орзег (басс. Онежского озера) имеет повышенное содержание 18:2(n-6) ЖК (от 8,89 до 12,60% от суммы ЖК) у большекрылых *Sialis fuliginosa*, ручейников *Integripalpia*, мошек *Limoniidae*. В р. Индера (басс. Белого моря), содержание 18:2(n-6) ЖК у отдельных видов макрозообентоса составляет от 2,53 до 9,35% от суммы ЖК с наиболее высоким уровнем (от 7,79 до 9,35% от суммы ЖК) у долгоножек *Atherix* ssp., двухкрылых *Tipula* ssp., веснянок *Diura bicaudata*, ручейников *Lepidostoma hirtum* (Воронин и др., 2016).

Как упоминалось ранее, для роста и развития молоди важное значение имеет оптимальное соотношение незаменимых пищевых ЖК 18:3(n-3)/18:2(n-6), а также соотношение $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ вследствие конкурентных путей их синтеза в процессе метаболизма (Youdim et al., 2000; Arts et al., 2009). Установлено, что значения этих индексов (соотношений) у молоди из р. Индера выше, чем у таковой из р. Орзег (1,61 и 1,39 соответственно), индекс, характеризующий интенсивность обмена липидов 16:0/18:1(n-9) ЖК также различался. Показано (Новиков, 2000; Веселов, Калюжин, 2001; Михеев, Павлов, 2010; Ручьев и др., 2018), что крупные особи обладают более высокими локомоторными показателями и лучшими возможностями для добывания корма, при этом влияние конкуренции снижено.

Различия между проходной (смолты, 4+) и пресноводной формами (пестрятки, 3+) кумжи из двух исследованных водотоков по индексам соотношений ЖК указывают, по видимому, на «включение» компенсаторных механизмов преадаптации, связанных с подготовкой молоди к миграции в новую среду обитания, в частности выявлены различия в степени конвертации пищевых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК в более длинноцепочечные производные – 20:4(n-6) и 22:6(n-3) ЖК. Пресноводная форма молоди кумжи (пестрятки

возраста 3+) из р. Орзегга отличалась более высоким индексом конвертации $20:4(n-6)/18:2(n-6)$. У проходной морской формы молоди кумжи (смолты возраста 4+) из р. Индера повышено значение индекса конвертации $22:6(n-3)/18:3(n-3)$, а также $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК, который положительно коррелирует с более высокими размерно-весовыми характеристиками этих особей.

6.8. Сравнительная характеристика жирнокислотного профиля смолтов кумжи и атлантического лосося в период смолтификации

Изучены общие и специфические особенности ЖК-профиля ОЛ у смолтов кумжи и атлантического лосося, обитающих в условиях одной реки – р. Индера, басс. Белого моря в период смолтификации (таблица 50). В разных участках единой водной системы могут наблюдаться существенные различия роста рыб, основные причины которых – разная кормность рек, их гидрологические условия (Шустов, 1995; Веселов, Калюжин, 2001; Павлов и др., 2007; Шустов и др., 2012; Воронин и др., 2016; Ручьев и др., 2018; Fausch, 1990; Descroix et al., 2010). Скат смолтов из р. Индера начинается в июне при температуре воды выше 12°C и продолжается 2–3 недели. После ската в море молодь кумжи не мигрирует далеко от эстуариев рек, нагуливается в губах и на мелководье. Молодь атлантического лосося может мигрировать из нерестовых рек в стадии частичной смолтификации (т.н. серебристая пестрятка), а окончательная смолтификация происходит уже в прибрежной части моря (Шустов, 1995).

ЖК-состав ОЛ смолтов лосося и кумжи характеризуется одинаково высоким содержанием ПНЖК (41,22 и 41,24% от суммы ЖК), за счет (n-3) семейства ЖК (28,99 и 24,83% от суммы ЖК) с наибольшим содержанием незаменимых ЖК: 22:6(n-3) (11,34 и 10,90% от суммы ЖК), 20:5(n-3) (6,47 и 4,67% от суммы ЖК) и 18:3(n-3) (5,44 и 5,07% от суммы ЖК).

Таблица 50 – Состав и содержание основных ЖК общих липидов (% от суммы ЖК) у смолтов атлантического лосося (*S. salar* L.) и кумжи (*S. trutta* L.) из р. Индера (Кольский п-ов) в летний период (июнь)

Вид	<i>S. salar</i>	<i>S. trutta</i>
Вес, г	16,5±0,10	75,0±0,70*
Длина, см	13,0±0,60	20,6±0,84*
14:0	1,52±0,08	1,53±0,15
16:0	16,41±0,38	15,41±0,32*
18:0	6,74±0,25	5,46±0,33*
20:0	2,26±0,12	1,29±0,21*
∑НЖК	28,10±0,60	24,70±0,68*
16:1(n-7)	7,72±0,45	8,33±1,04

Продолжение таблицы 50

18:1(n-9)	14,30±0,39	17,98±1,19*
18:1(n-7)	5,79±0,21	5,36±0,35
∑МНЖК	30,27±0,90	33,74±2,56
18:2(n-6)	6,39±0,24	10,26±1,05*
20:4(n-6)	3,04±0,17	3,04±0,50
∑(n-6) ПНЖК	11,42±0,22	16,00±1,21*
18:3(n-3)	5,44±0,25	5,07±0,38
20:5(n-3)	6,47±0,24	4,67±0,42*
22:5(n-3)	2,75±0,12	1,73±0,20*
22:6(n-3)	11,34±0,62	10,90±1,81
∑(n-3) ПНЖК	28,99±0,74	24,83±1,96*
∑ПНЖК	41,22±0,73	41,24±2,21
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,85±0,08	0,49±0,08*
∑(n-3)/∑(n-6)	2,56±0,17	1,61±0,09*
20:4(n-6)/18:2(n-6)	0,48±0,02	0,32±0,06
22:6(n-3)/18:3(n-3)	2,10±0,10	2,34±0,11
16:0/18:1(n-9)	1,17±0,06	0,89±0,08*
∑ПНЖК/∑НЖК	1,47±0,03	1,67±0,02*

Примечание – * – Различия достоверны между видами ($p \leq 0,05$).

При этом содержание (n-6) ПНЖК у смолтов лосося и кумжи достоверно различалось (11,42 и 16,0% от суммы ЖК), основу которых составляли незаменимые ЖК – 18:2(n-6) (6,39 и 10,26% от суммы ЖК) и 20:4(n-6) ЖК (по 3,04% от суммы ЖК). Установлено достоверное различие содержания пищевой 18:2(n-6): у кумжи оно в 1,6 раза выше, чем у лосося. Преимущество в содержании 18:2(n-6) было установлено также у кумжи (всех возрастных групп) из р. Ольховка (басс. Белого моря), р. Орзega (басс. Онежского озера). Пищевой спектр у кумжи и лосося в пределах одной возрастной группы может различаться ввиду существования корреляции между размерами рыбы и кормовыми объектами, а также в связи с предпочтительным потреблением определенных видов беспозвоночных (Шустов, 1995; Веселов, Калюжин, 2001; Descroix et al., 2010). Смолты кумжи по сравнению со смолтами лосося имеют более высокие размерно-весовые характеристики (таблица 50). Известно, что у крупных особей более высокие локомоторные показатели и лучшие возможности для добывания корма, при этом влияние конкуренции снижено (Новиков, 2000; Шустов и др., 2012; Ручьев и др., 2018). Молодь кумжи, используя гидродинамические качества своего тела и реореакцию, лучше противостоит бурному потоку, что обеспечивает ей более широкий выбор кормовых объектов (Шустов и др., 2013; Ручьев и др., 2018). Другие физиолого-анатомические особенности кумжи – большая голова, скошенный вниз длинный рот, а

также малое число жаберных тычинок – позволяют ей захватывать относительно крупные пищевые объекты (Махров, 2013).

Установлено, что соотношение незаменимых ПНЖК 18:3(n-3)/18:2(n-6) в 1,7 раза выше у смолтов лосося, чем у смолтов кумжи (0,85 и 0,49 соответственно). В наших исследованиях было показано, что у смолтов лосося из р. Варзуга этот показатель составлял 1,2, а у смолтов кумжи из р. Кривой ручей и р. Орзегга он был в несколько раз меньше (0,45 и 0,64 соответственно) (Немова и др., 2015). Таким образом, смолты лосося и кумжи, обитающие как в одном биотопе, так и разных, отличаются индексом 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК, который выше у смолтов лосося, чем у смолтов кумжи. Это связано с массовостью, доступностью и эффективностью усвоения определенных видов пресноводных кормовых объектов, наиболее богатых этими ЖК. Не исключено и влияние видовых особенностей метаболизма (разной степени его интенсивности у кумжи и атлантического лосося), регулирующих их содержание (Stefansson et al., 2008).

В лососево-кумжевой р. Индера нами был исследован ЖК-состав основных кормовых объектов, которые во многом определяют ЖК-профиль питающихся ими рыб (Воронин и др., 2016). Видовой состав зообентоса был представлен двукрылыми *Atherix* sp., *Tipula* sp., ручейниками *Arctopsyche ladogensis*, *Rhyasophila nubile*, *Lepidostoma hirtum*, веснянками *Arcynopteryx compacta*, *Diura bicaudata*, поденками *Heptagenia dalecarlica*, малощетинковыми червями *Oligochaeta*. Исследованные виды макрозообентоса характеризовались высоким содержанием ПНЖК (от 25,43 до 40,01% суммы ЖК), в которых доминировали 18:3(n-3) (5,09–11,67% от суммы ЖК), 18:2(n-6) (2,53–9,35% от суммы ЖК) и 20:5(n-3) (6,11–9,69% от суммы ЖК). Значение индекса 18:3(n-3)/18:2(n-6) у разных видов зообентоса в р. Индера составляет от 1,14 (двукрылые) до 2,01 (поденки), а в зообентосе кумжевой р. Орзегга – в пределах 0,86–1,84. Причем у смолтов лосося из р. Индера этот коэффициент составлял 0,85, а у кумжи – 0,49.

У смолтов лосося и кумжи установлена одинаково низкое содержание 20:4(n-6) ЖК (по 3,04% от суммы ЖК) по сравнению с ее метаболическим предшественником – 18:2(n-6) ЖК (6,39 и 10,26% от суммы ЖК, соответственно). При этом отношение 20:4(n-6)/18:2(n-6) было выше у смолтов лосося по сравнению с кумжей (0,48 и 0,32 соответственно), что свидетельствует о разной степени активности системы ферментов элонгации/десатурации (Rollin et al., 2003; Arts, Kohler, 2009).

В более раннем исследовании (Reiser et al., 1963) было показано, что если содержание 18:3(n-3) и 18:2(n-6) ЖК превышает 5%, то они могут накапливаться в липидах рыб в неизменном виде с незначительными превращениями. Возможно, у разных видов рыб оптимальное количество этих ЖК может различаться, однако не исключено, что у смолтов кумжи при более высоком содержании незаменимой 18:2(n-6) ЖК, по сравнению со смолтами лосося, но при одинаково низком содержании ее метаболитического производного АРА – источника эйкозаноидов, (Norambuena et al., 2015) – происходит и более усиленный процесс их образования и использования. Известно, что их синтез повышается в период гормональной активности, которая обусловлена смолтификацией при подготовке молоди к морской среде обитания (Stefansson et al., 2008).

Установлено высокое содержание МНЖК (30,27 и 33,74% от суммы ЖК соответственно) с доминированием 18:1(n-9) ЖК (14,30 и 17,98% от суммы ЖК соответственно) у исследованных рыб, причем у смолтов кумжи уровень 18:1(n-9) ЖК выше, чем у лосося. Известно, что 18:1(n-9), как и 18:2(n-6) ЖК включаются во все классы липидов, но при этом они накапливаются в тканях, обогащенных нейтральными липидами, и являются у лососевых основными субстратами для β -окисления (Bell, Sargent, 1996; Carta et al., 2002). Мы установили, что повышенное содержание 18:1(n-9) и 18:2(n-6) ЖК у смолтов кумжи по сравнению с таковыми у лосося коррелирует и с более высоким значением отношения ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС (запасные/структурные липиды) и пониженным индексом интенсивности метаболизма ЖК 16:0/18:1(n-9). Так, при изучении воздействия экспериментальных диет на ЖК-состав пресноводных и анадромных особей атлантического лосося, была установлена положительная корреляция содержания 18:2(n-6) ЖК в липидах пищи и вовлечение в процессы биоконверсии в большей степени в ТАГ, чем в ФЛ (Rollin et al., 2003).

Таким образом, смолты лосося и кумжи из р. Индера имеют высокий и равный уровень суммарных ПНЖК и отдельных ЖК – 18:3(n-3), 22:6(n-3), 20:4(n-6), что, как правило, характеризует ЖК-статус морских рыб, и в значительной степени определяется рационом питания, температурой среды и способностью организма модифицировать их в соответствии с возрастными особенностями, смолтификацией и дальнейшей миграцией в море (Tocher et al., 2000; Tocher, 2003; Arts et al., 2009; Pavlov et al., 2009; Turchini et al., 2005; Turchini, Francis, 2009). При этом установлены биохимические различия,

выражающиеся в более высоких значениях индекса $18:3(n-3)/18:2(n-6)$; $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК и $20:4(n-6)/18:2(n-6)$ у смолтов лосося. У смолтов кумжи показано повышенное (в 1,6 раза) содержание незаменимой $18:2(n-6)$ ЖК, а также показателя $\Sigma\Pi\Pi\text{ЖК}/\Sigma\text{НЖК}$. Выявленные достоверные различия значений индексов соотношений ЖК у смолтов кумжи и атлантического лосося, обитающих в условиях одной реки, свидетельствуют о видоспецифичности физиолого-биохимических процессов в период подготовки к миграции молоди в море. Это затрагивает размерно-весовые различия, специфику кормовой базы и, возможно, особенности в развитии гонад у смолтов исследуемых рыб с разной степенью их готовности к скату в море, что, в числе других факторов, может определять продолжительность озерного или морского нагула.

6.9. Сравнительная оценка жирнокислотного профиля кормовых объектов макрозообентоса в пресноводных водотоках

Изучен количественный и качественный ЖК-состав ОЛ видов макрозообентоса, входящих в состав реофильных сообществ и являющихся объектами питания молоди лососевых рыб, из разных по гидрологии «лососевых» и «кумжевых» рек бассейна Онежского озера.

Видовой состав макрозообентоса исследованных рек представлен в таблице 51. Из выявленного состава донных организмов кормовыми для молоди лососевых рыб (возраст 0+ – 3+) являются поденки, веснянки, ручейник и некоторые двукрылые – хирономиды и мошки (Смирнов и др., 1976; Веселов и др., 2016; Немова и др., 2016). Известно, что сообщества речного дна исследованных биотопов различались как видовым составом, так и количественными характеристиками, что характерно для порожистых рек Карелии с многочисленными проточными озерами (Чертопруд, 2007).

Показано не только варьирование состава макрозообентоса, но и его видового разнообразия (индекс Шеннона был в пределах 0,26–1,61), что оказывает влияние на широту спектра ЖК липидов в составе пищи. Доля кормовых организмов в составе зообентоса варьировала от 0,28 до 1,0. Их высокая доля в зообентосе большинства исследованных водотоков имеет положительный эффект, так как характерная для молоди рыб низкая усвояемость пищи компенсируется возможностью потреблять большее ее количество (Флеминг, 1998; Шустов, Веселов, 2007; Шустов и др., 2013).

Таблица 51 – Доли доминирующих видов макрозообентоса по биомассе (приведены в порядке убывания) в исследованных реках бассейна Онежского озера

Вид	Таксон	Пресноводный водоток					
		Больш. Уя	Орзег	Чебинка	Суна	Лижма (устье)	Лижма (исток)
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	Trichoptera (Ручейники)	0,58	0,12	0,40	0,67	0,44	0,94
<i>Chimarra marginata</i>	Trichoptera (Ручейники)	0,00	0,00	0,00	0,28	0,00	0,00
<i>Rhyacophila nubila</i>	Trichoptera (Ручейники)	0,00	0,08	0,29	0,00	0,19	0,00

Продолжение таблицы 51

Bivalvia sp.	Bivalvia (Моллюски)	0,00	0,00	0,00	0,01	0,27	0,02
Oligochaeta sp.	Oligochaeta (Малощетинковые черви)	0,00	0,35	0,00	0,00	0,00	0,03
Tipulidae sp.	Diptera (Двукрылые)	0,00	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ceratopsyche silfvenii</i>	Trichoptera (Ручейники)	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Diura bicaudata</i>	Plecoptera (Веснянки)	0,12	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00
<i>Atherix ibis</i>	Diptera (Двукрылые)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Baetis rhodani</i>	Ephemeroptera (Поденки)	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,00
<i>Wormaldia subnigra</i>	Trichoptera (Ручейники)	0,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,00
Прочие кормовые	–	0,08	0,06	0,11	0,01	0,10	0,00
Прочие не кормовые	–	0,00	0,01	0,01	0,02	0,00	0,00
Доля кормных организмов в зообентосе	-	1,00	0,28	0,99	0,97	0,72	0,94
Индекс Шеннона	-	1,23	1,48	1,61	0,82	1,41	0,26

В небольшом водотоке типичной «кумжевой» р. Орзega установлено высокое видовое разнообразие зообентоса, однако доля организмов доступных для питания молоди лососевых рыб составляла по биомассе только 28,0%. Доминирующими видами были олигохеты (35,0%), личинки двукрылых (36,0%), личинки ручейников *Hydropsyche pellucidula* и *Rhyacophila nubila* (8,0–12,0%) (таблица 51). Для другой «кумжевой» р. Большая Уя, которая географически близко расположена к р. Орзega, макрозообентос отличается от такового р. Орзega меньшим видовым разнообразием. Доля кормовых организмов высокая (100%) и большая их часть представлена личинками ручейников *H. pellucidula* (58,0%) и *Ceratopsyche silfvenii* (21,0%), причем последний вид не выявлен в других водотоках. Также в составе макрозообентоса присутствуют в незначительном количестве поденки и веснянки (таблица 51).

В зообентосе р. Орзega установлено наиболее высокое содержание ПНЖК за счет (n-3) семейства, в которых доминировали – 18:4(n-3), 18:5(n-3) и 20:5(n-3) ЖК (таблица 52). Доминирование в составе (n-3) ПНЖК 18:4(n-3) и 18:5(n-3) ЖК в зообентосе р. Орзega, в других водотоках эти ЖК обнаруживались в минорных количествах, является

отличительной особенностью исследованных организмов этой реки. Установлено, что динофитовые водоросли отличаются высоким содержанием 18:4(n-3) и 18:5(n-3) ЖК (Viron et al., 2000; Zhukova, Aizdaicher, 1995).

Таблица 52 – Жирнокислотный спектр (% от суммы ЖК) макрозообентоса из рек бассейна Онежского озера

Параметр	Пресноводный водоток					
	Большая Уя	Орзega	Чебинка	Суна	Лижма (устье)	Лижма (исток)
12:0	10,16	1,79 *	2,39	13,23 **	0,06	12,61 ^
∑КЦ	12,69	4,87 *	3,86	21,13 **	2,54	15,26 ^
14:0	4,18	2,78 *	2,46	2,80	3,00	11,49 ^
16:0	10,87	9,66	14,84	16,10	15,87	16,23
18:0	4,62	3,08 *	5,24	4,28	6,37	2,87 ^
∑НЖК	22,07	17,05*	24,93	25,37	27,85	32,36 ^
16:1(n-7)	4,32	6,56	5,39	4,85	5,68	3,31 ^
18:1(n-9)	12,09	8,95 *	15,97	11,41 **	15,60	11,63 ^
18:1(n-7)	2,69	5,34 *	2,74	1,38 **	2,48	0,95 ^
∑МНЖК	23,72	25,68	28,64	20,68 **	27,43	18,96 ^
18:2(n-6)	17,49	4,76 *	10,05	3,95 **	6,30	3,17 ^
20:4(n-6)	1,94	1,31	2,93	1,96 **	3,43	2,35 ^
∑(n-6) ПНЖК	20,51	7,77*	6,77	14,73**	10,92	6,95^
16:3(n-3)	1,16	1,09	4,14	1,34**	1,08	0,86
18:3(n-3)	7,74	3,66 *	10,86	11,17	12,06	5,33 ^
18:4(n-3)	0,35	15,59 *	0,53	1,38 **	1,54	2,66 ^
18:5(n-3)	0,01	10,54 *	0,01	0,01	0,01	0,01
20:5(n-3)	6,31	7,35 *	10,14	7,74 **	11,66	6,69 ^
∑(n-3) ПНЖК	16,59	40,00 *	24,49	23,37	27,81	21,22 ^
∑ПНЖК	41,52	52,39 *	42,57	32,82 **	42,18	33,42 ^
∑(n-3)/∑(n-6) ПНЖК	0,8	5,15 *	1,66	3,45 **	2,5	3,05
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,44	0,77 *	1,08	2,83 **	1,91	1,68
НЖК/ПНЖК	0,53	0,33 *	0,59	0,77**	0,66	0,97 ^
20:5(n-3)/18:3(n-3)	0,82	2,0 *	0,93	0,69**	0,97	1,26 ^

Примечание – Различия достоверны ($p \leq 0.05$) между зообентосом рек: * - Большая Уя и Орзega; ** - Чебинка и Суна; ^ - устьем и истоком р. Лижма. Также в пробах были определены еще 47 минорных ЖК в концентрации от 0 до 1,7 % суммы ЖК. КЦ – короткоцепочечные ЖК.

Большая часть зообентоса р. Орзega представлена двукрылыми долгоножками и малощетинковыми червями, которые не были обнаружены в составе зообентоса других

водотоков и, возможно, за счет специфического питания у них выявлено повышенное содержание 18:4(n-3) и 18:5(n-3) ЖК.

Пищевая ценность отдельных видов зообентоса в значительной мере обусловлена природой и соотношением липидов и ЖК. Определенное соотношение незаменимых 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК способствует оптимизации метаболических процессов, связанных с ростом и развитием беспозвоночных, являющихся ценным кормом и источником физиологически активных компонентов для молоди лососевых, влияющим на рост и развитие мальков рыб. Известно, что при питании рыб пищей с разным соотношением 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК, их содержание коррелирует с разным коэффициентом оплодотворения икры и скоростью роста рыб, причем наибольшее действие определяется 18:3(n-3) ЖК (Meinelt et al., 1999). В зообентосе кумжевой р. Орзег низкое содержание 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК связано с незначительной долей кормных организмов, в том числе ручейников, хотя видовое разнообразие было сравнительно высоким. Несмотря на низкий уровень этих ЖК, показатель их соотношения 18:3(n-3)/18:2(n-6) был в 1,8 раза выше, чем в зообентосе р. Большая Уя.

Для зообентоса р. Большая Уя уровень ПНЖК был ниже в 1,3 раза с доминированием (n-6) семейства, за счет, в основном, 18:2(n-6) ЖК. При этом, самое высокое содержание 18:2(n-6) ЖК (17,5 % от суммы ЖК) установлено именно в зообентосе этой реки, что, возможно, связано с присутствием только в этом водотоке ручейников *C. silfvenii*, а также повышенной долей ручейников *H. pellucidula*, небольшим количеством веснянок *Diura bicaudata* и поденок, которые составляют значительный баланс этой ЖК. Следует отметить, что высокое содержание 18:2(n-6) ЖК в кормовых объектах может иметь отрицательный эффект на процессы роста молоди рыб, как было установлено нами ранее для прибрежной молоди лосося *S. salar* (Павлов и др., 2008). Известно, что высокий уровень 18:2(n-6) ЖК в искусственном корме приводит к замедлению роста садковой форели (Болгова и др., 1977; Coutteau et al., 1997). В зообентосе р. Орзег индексы $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК и 18:3(n-3)/18:2(n-6) составляли 5,15 и 0,77, соответственно, а в зообентосе р. Большая Уя – 0,8 и 0,44.

По содержанию суммарных МНЖК зообентос «кумжевых» р. Большая Уя и Орзег не отличался, с доминированием 18:1(n-9) ЖК. В зообентосе р. Большая Уя по сравнению с таковым из р. Орзег отмечено повышенное (в 1,3 раза) содержание НЖК и более

высокий (в 1,6 раза) показатель соотношения $\Sigma\text{НЖК}/\Sigma\text{ПНЖК}$. В зообентосе р. Большая Уя повышено содержание короткоцепочечной НЖК – 12:0.

При сравнении зообентоса в близко расположенных «кумжевой» р. Чебинка и «лососевой» р. Суна, более высокое видовое разнообразие установлено для небольшого водотока р. Чебинка. Доля кормовых организмов молоди рыб составляла 99%, в их основе ручейники *H. pellucidula*, *R. nubila*, *Wormaldia subnigra*, зачительно меньше веснянок, мошек и поденок (таблица 51). В макрозообентосе р. Суна индекс Шеннона невысокий – 0,82, доля кормных организмов составляла 97%. Основа кормовой базы этой реки была представлена ручейниками *H. pellucidula* и *C. marginata*, а также небольшой долей поденок, клопов и двустворчатых моллюсков.

Зообентос р. Чебинка и р. Суна различался уровнем ПНЖК (в 1,3 раза) за счет доминирующих (n-6) ПНЖК, в основном 18:2(n-6) ЖК, а также (n-3) ПНЖК – 16:3(n-3) и 20:5(n-3) у зообентоса из р. Чебинка (таблица 52). Индексы $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК и незаменимых 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК были выше у зообентоса р. Суна (3,45 и 2,83 соответственно) по сравнению с таковыми из р. Чебинка (1,66 и 1,08, соответственно). У зообентоса в р. Суна по сравнению с таковыми р. Чебинка отмечен более высокий показатель $\Sigma\text{НЖК}/\Sigma\text{ПНЖК}$ (в 1,3 раза) и пониженный уровень суммарных МНЖК. Содержание короткоцепочечной НЖК – 12:0 было повышено в зообентосе р. Суна.

В зообентосе «кумжевой» р. Чебинка одинаково высокое содержание 18:2(n-6), 18:3(n-3) и 20:5(n-3) ЖК, а также оптимальное значение индекса 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК (1,08) обеспечиваются большим видовым разнообразием и значительной долей кормовых организмов (в основном ручейниками *H. pellucidula*, *R. nubile* и *W. subnigra*). Близкое значение этого индекса (1,15) было установлено в зообентосе, представленном личинками двукрылых Tipulidae sp., поденок *Heptagenia dalecarlica* и ручейников *Arctopsyche ladogensis* из кумжево-лососевой р. Индера, где ПНЖК доминировали (до 40,95% от суммы ЖК), за счет 20:5(n-3) и 18:3(n-3). Некоторые виды зообентоса характеризуются спецификой ЖК-состава и их соотношений. У отдельных видов двукрылых семейств Chironomidae и Simuliidae установлено высокое содержание 18:3(n-3) ЖК (17,12 и 9,48% от суммы ЖК, соответственно) и индекс 18:3(n-3)/18:2(n-6) (2,41 и 1,83, соответственно). У личинок ручейников *Hydropsyche contubernalis* и веснянок *Arcynopteryx compacta* из разных водоемов выявлены близкие показатели содержания

18:3(n-3) ЖК (11,1 и 10,37% от суммы ЖК) и 18:3(n-3)/18:2(n-6) (2,31 и 2,48, соответственно) (Регеранд и др., 2002; Воронин и др., 2016).

Сравнительный анализ макрозообентоса двух участков «лососевой» р. Лижма: один – исток из оз. Кедрозеро и второй – устьевая часть р. Лижма установил, что зообентос первого местообитания находится под влиянием лимнического сестона, который формирует его особенности – низкое видовое разнообразие (индекс Шеннона 0,26) с доминированием малого количества видов при большой биомассе (Барышев, Кухарев, 2011). На данном участке доминирующий вид ручейник *H. pellucidula* составляет 94% биомассы и 100% кормовой базы, также в незначительном количестве присутствуют малощетинковые черви и двустворчатые моллюски. На удалении от оз. Кедрозеро, в устьевой части р. Лижма, видовое разнообразие макрозообентоса возрастает (индекс Шеннона 1,41), а доля кормового зообентоса снижается (до 0,72). Основу биомассы кормового зообентоса формируют ручейники *H. pellucidula* и *R. nubila*, присутствуют двустворчатые моллюски (таблица 51).

Зообентос разных участков лососевой р. Лижма различался содержанием ПНЖК, в том числе (n-3) ПНЖК, за счет 18:3(n-3) и 20:5(n-3), и (n-6) ПНЖК, за счет 18:2(n-6) и 20:4(n-6) ЖК, а также индексами $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК (2,5 и 3,05 соответственно устье и исток) и отдельных эссенциальных 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК (1,91 и 1,7 соответственно). У зообентоса из устьевой части реки содержание МНЖК и НЖК было равным, а в истоке р. Лижмы – различалось. Более высокое содержание НЖК у зообентоса в истоке р. Лижма связано с доминированием 14:0 ЖК. Причем высокое содержание этой ЖК, как и короткоцепочечной 12:0 ЖК, установлено в зообентосе только этого водотока. Значение индекса $\Sigma\text{НЖК}/\Sigma\text{ПНЖК}$ у зообентоса на участках устье и исток р. Лижмы различалось (0,66 и 0,97).

Зообентос «лососевых» рек (р. Суна, исток и устье р. Лижмы) отличался низким содержанием 18:2(n-6) и повышенным 18:3(n-3) ЖК (за исключением такового в истоке р. Лижма). Зообентос этих водотоков представлен, в основном, разной долей ручейников *H. pellucidula* и *C. marginata*. Отличительной особенностью зообентоса истока р. Лижма по сравнению с таковым в устье р. Лижма является пониженное содержание МНЖК и ПНЖК (n-3) и (n-6) семейств, но высокое содержание НЖК за счет 14:0 ЖК (во всех других исследованных водотоках содержание этой ЖК было минимальным), а также 12:0 ЖК. Связано это не только с синтезом *de novo*, но и с поступлением из озера планктона и

сестона, которые являются дополнительным источником органических и биогенных элементов. Их накопление влияет на трофические условия макрозообентоса за счет питания фитопланктоном, который наиболее доступен в истоке р. Лижма (Барышев, 2014). Такой спектр ЖК в зообентосе ниже проточного озера связан с низким видовым разнообразием, доминированием одного вида ручейников *H. pellucidula*, питание которых происходит за счет лимнического сестона, т.е. состав ЖК в существенной степени формируется озерным фитопланктоном. Более высокое видовое разнообразие в зообентосе устьевой части р. Лижма коррелирует с повышенным содержанием МНЖК, за счет 18:1(n-9), и ПНЖК, за счет 18:3(n-3) и 20:5(n-3). В ранних исследованиях В.В. Хренникова (1978) у четырех видов ручейников из р. Лижма установлено высокое содержание 18:3(n-3) ЖК (в пределах 15,4 – 17,8% от суммы ЖК).

В спектре МНЖК зообентоса всех водотоков доминирует 18:1(n-9) ЖК, она является основным биомаркером динофитовых водорослей и бактериопланктона (Vigon et al., 2000). Повышенное содержание МНЖК, в основном 18:1(n-9) ЖК, как важного энергетического источника в кормовых организмах необходимо для роста и развития молоди рыб, их двигательной активности (Sidell et al., 1995).

В зообентосе всех биотопов выявлена 20:5(n-3) ЖК, которая поступает с пищей, причем наиболее высокое ее содержание установлено в зообентосе из р. Чебинка и р. Лижма (устье), что коррелирует и с повышенным уровнем в них ее метаболического предшественника – 18:3(n-3) ЖК и близким значением индекса 20:5(n-3)/18:3(n-3) ЖК. Повышенное содержание 20:5(n-3) ЖК в зообентосе этих водотоков свидетельствует о присутствии их в фитопланктоне, отдельные виды которых содержат высокую долю этой ЖК (Müller-Navarra et al., 2000). Известно, что 20:5(n-3) ЖК влияет на плодовитость (Jonasdottir, 1994; Denoux et al., 2017), рост зоопланктона и молоди рыб (Fraser et al., 1989; Denoux et al., 2017; Lichti et al., 2017), а также на развитие зрительной системы и мозговой ткани у рыб (Furuita et al., 1996; Sorreman et al., 2002). При ее дефиците наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях организмов (Bell et al., 1995; Izquierdo, 1996; Takeuchi, 1997). В исследовании на личинках щуки была установлена корреляция линейно-весовых приростов с содержанием в фитопланктоне ПНЖК особенно 20:5(n-3) и 22:6(n-3) (Engström-Öst et al., 2005).

Разная структура донных сообществ в пяти исследованных водотоках бассейна Онежского озера оказывает существенное влияние на ЖК-состав кормовой базы молоди

лососевых рыб. Состав и структура зообентоса как кормовой базы молоди лососевых рыб в исследуемых реках различался, поскольку в каждом водотоке формируется свой комплекс доминирующих видов, соответствующий гидрологическим, температурным, трофическим и другим условиям. В зообентосе отдельных водотоков отмечена специфичность по уровню и соотношению незаменимых ЖК. Наиболее значимым и интересным результатом является четкое различие макрозообентоса «лососевых» рек от «кумжевых» рек: более высокие показатели соотношения незаменимых $18:3(n-3)/18:2(n-6)$ ЖК показаны для «лососевых» рек по сравнению с таковым из «кумжевых» рек (в пределах 1,68-2,83 и 0,44-1,08 соответственно). Зообентос лососевых рек также отличается от такового кумжевых рек повышенными показателями $\Sigma\text{НЖК}/\Sigma\text{ПНЖК}$ (0,66-0,97 и 0,33-0,59 соответственно).

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые изучена роль липидов и их ЖК-компонентов в обеспечении метаболического гомеостаза рыб северных морей в различающихся условиях среды. Проанализированы общие закономерности и специфические особенности липидного статуса исследованных рыб в обеспечении их жизнедеятельности, роста и развития с учетом видовой и экологической принадлежности, возраста, пола, специфики функций исследованных органов, характера и степени воздействующего фактора. Результаты исследования позволили получить новую информацию, дополняющую имеющиеся к настоящему времени фундаментальные концепции о приспособительных реакциях у рыб северных морей, обеспечивающих экономичное расходование энергетических и пластических ресурсов и, как следствие, поддержание биохимического и физиологического гомеостаза организма в сложившихся условиях среды.

Представители морской ихтиофауны (бореальный вид пятнистый лептоклин (*Leptoclinus maculatus*, Fries, 1838) заливов о. Западный Шпицберген, арктическо-бореальный, эвригалинный вид трехиглая колюшка (*Gastrosteus aculeatus* L.) и бореальный вид сельдь беломорская (*Clupea pallasii marisalbi* Berg)), изученные в работе, населяют исследованные акватории на границах своего ареала, являются значимыми и неотъемлемыми компонентами в функционировании морских экосистем северных широт. Удивительно, но при всей т.н. «суровости» этих водных экосистем, особенно морских, населяющие их водные организмы характеризуются высокой приспособленностью, иногда за счет уникальных компенсаторных реакций, процессов или образований. Несмотря на то, что ихтиофауна Арктики и Антарктики сформирована почти всеми экотипами рыб (Андряшев, 1986; Карамушко, 2007; Mecklenburg, Sheiko, 2004), механизмы их биохимических адаптаций продолжают оставаться слабо изученными.

Лососевые рыбы (атлантический лосось *Salmo salar* L. и кумжа *Salmo trutta* L.), обитающие в реках Кольского полуострова на Европейском Севере, представляют особый интерес не только в связи с их хозяйственной значимостью, но и как пример использования разнообразных биохимических механизмов в формировании фенотипической разнокачественности и сложной внутривидовой структуры в период раннего онтогенеза, который проходит в речных условиях. Каждый из

исследованных в работе видов характеризуется сложной системой адаптаций – поведенческих, морфологических, физиологических, биохимических, обеспечивающих устойчивое существование как отдельных особей, так и популяции в целом в различные периоды жизненного цикла и при действии комплекса изменяющихся экологических факторов среды.

При всей тонкости и специфичности компенсаторных метаболических реакций и процессов адаптаций у гидробионтов к окружающей среде, единство биологической системы как таковой характеризуется такими понятиями как «полнота» или «общность» популяции, или вида в данных условиях среды обитания.

В работе были установлены как общие черты, так и специфические особенности биохимических адаптаций с участием липидов и их ЖК-компонентов у исследованных видов рыб Арктики и Субарктики.

Для всех рыб в условиях приспособления к вариациям условий среды (например, зимовка или миграции, смена сезонов) характерно накопление высокого уровня общих липидов и их обязательное депонирование, при этом особенно важным является «определение» ключевого органа жиронакопления (в первую очередь печени, затем мышц), который обеспечивает процессы энергетического и пластического обмена в организме необходимыми липидными компонентами. При этом имеет место возрастная специфика накопления липидов рыбами. Для молодежи некоторых видов рыб основным органом запасаения могут выступать уникальные физиолого-биохимические структуры, например, «липидный мешок» у молодежи пятнистого лептоклина.

Для исследованных видов показана гомология по качественному профилю липидов и их ЖК-компонентов в органах, тесно связанных с наиболее значимой для всех организмов функцией – репродуктивной. Так, например, в печени и гонадах самок у пятнистого лептоклина и трехиглой колюшки в период перед нерестом, изменения липидного статуса направлены на формирование метаболически качественной икры. Повышенный уровень (n-3) ПНЖК и соотношения $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ является условием для нормального развития эмбриона и формирования жизнеспособного потомства.

При этом между видами имеются количественные различия в отдельных липидных показателях, которые указывают на экологические особенности преднерестового и нерестового состояния особей. Так, например, печень и гонады самок пятнистого лептоклина характеризуются большей жирностью за счет энергетических липидов (ТАГ)

по сравнению с колюшкой: икротетание колюшки проходит в летний сезон, у лептоклина – в зимний; эмбриональное развитие колюшки проходит в сроки до одного месяца и зависит от температуры среды, для лептоклина сроки эмбрионального развития пока остаются неизвестными, однако согласно литературным данным, этот период проходит в среднем в течение трех месяцев в крайне специфических экологических условиях (низкие температуры, особый фотопериод).

Для обоих видов лососевых рыб и для других, изученных в работе рыб, показана высокая ненасыщенность липидов, за счет их ЖК-компонентов, характерная для обитателей морских экосистем северных широт. Высокая степень ненасыщенности липидов поддерживается, прежде всего, за счет доминирования МНЖК в их липидном профиле исследованных органов и тканей. Вторую позицию зачастую конкурентно занимают ПНЖК и/или НЖК. Эволюционным механизмом адаптации сформировавшимся у исследованных рыб (вне зависимости от вида, возраста, экологических условий среды) является высокое содержание и присутствие в тканях и органах олеиновой жирной кислоты среди МНЖК, что демонстрирует ее как генеральную биохимическую «единицу» присутствующую в структуре практически во всех липидах, как структурных, так и, прежде всего, запасных. Вероятно, одной из биохимических особенностей адаптивных механизмов с участием липидов у рыб северных морей является биосинтез или ре-синтез соответствующих липидов за счет их ЖК-компонентов с такими физико-химическими свойствами, которые обеспечивают компенсацию изменений температурных, соленостных, гидрологических, трофических условий среды. В данном случае следует упомянуть и продемонстрировать взаимосвязь результатов и выводов настоящей работы с теоретическими исследованиями изучения свойств цепей ЖК (формы и гибкости ЖК-цепей) в невозмущенном состоянии, полученными методом компьютерного моделирования методом Монте-Карло (Рабинович, Рипатти, 1994; Рабинович, 2016; Rabinovich et al., 2003). В частности обнаружено, что ЖК-цепи в ряду 16:0, 18:1(n-9)*cis*, 18:2(n-6)*cis*, 18:3(n-3)*cis*, 20:3(n-6)*cis*, 20:4(n-6)*cis*, 20:5(n-3)*cis*, 22:5(n-3)*cis*, 22:6(n-3)*cis*, т.е. ключевые ЖК для исследованных рыб, имеют равные продольные размеры, за счет чего молекулярные замены, манипуляции и взаимодополнения (по свойствам) данными ЖК в структуре ФЛ достигается константность толщины углеводородного слоя мембраны, корректируется ее жидкость, чем обеспечивается функциональность липидного бислоя (особенно для работы мембраносвязанных

ферментов) при изменении факторов среды. Этим можно объяснить гомологию использования стратегии биохимической адаптации через изменение ЖК-спектра мембран, который обеспечивает сохранение физиологической активности как самой мембраны, так и мембраносвязанных ферментов у рыб разных видов и экологических групп при изменении вышеназванных факторов среды. Вариации ЖК-спектра осуществляются за счет регуляции содержания и соотношения МНЖК и НЖК, а также ПНЖК (индексы МНЖК/НЖК и МНЖК/ПНЖК). При этом регуляция ненасыщенности липидов за счет ЖК тем интенсивнее, чем выше «нагрузка» силы действия фактора или их совокупное действие на организм.

Кроме того, отметим, что для половозрелых особей семейства Стихеевых, обитающих в специфических условиях фотопериода, низких температур, давления и состояния кормовой базы, содержание длинноцепочечных ПНЖК (20:5(n-3)*cis*, 22:5(n-3)*cis*, 22:6(n-3)*cis*) также достоверно повышено. В работе подтверждено, что ненасыщенность липидов исследуемых арктических рыб, достигается за счет ПНЖК, особенно ЭПК и ДГК, в мышечной ткани, что согласуется с повышенной двигательной активностью рыб в специфических условиях (течения, турбулентные потоки, соленость, глубина, температура) местообитаний и, в конечном счете, направлено на обеспечение гомеостаза внутренней среды для поддержания оптимальной активности мембраносвязанных ферментов при общем повышении уровня метаболизма. При этом, вновь уместно обратить внимание, что в основе этого явления, по-видимому, лежит механизм, который связан с определенными свойствами – повышенными величинами гибкости (что связано с таким свойством как «жидкость» биомембраны) для полиненасыщенных цепей 20:5(n-3)*cis*, 22:5(n-3)*cis*, 22:6(n-3)*cis* по сравнению с НЖК. Самое важное следствие этого механизма в том, что для рыб северных морей при действии факторов внешней и внутренней среды создание стабильной термодинамической микросреды для работы, мембраносвязанных интегральных белков достигается «подбором» вышеназванных ЖК-цепей (особенно предельно ненасыщенной 22:6(n-3)*cis*) и их локализацией в определенных участках биомембраны. Так например, при увеличении метаболической нагрузки на мышечную ткань рыб в специфических условиях среды (низких температур, повышенной концентрацией растворенного кислорода, колебаниями солености и др.) полноценное функционирование биомембран сохраняется за счет контроля таких их признаков как толщина, жидкость,

устойчивость к механическому действию (при активной работе белков) и обеспечение термоизолирующей функции для мембраносвязанных ферментов в отдельных доменах липидного бислоя. Для молоди пресноводных и морских рыб, обитающих в условиях низких температур, повышенный уровень трех ПНЖК – 20:5(n-3)*cis*, 22:5(n-3)*cis*, 22:6(n-3)*cis* объясняется их адаптивной значимостью преодоления негативного влияния флуктуаций этого фактора на рост и развитие молоди. Итак, полученные в работе экспериментальные результаты ЖК-статуса у рыб северных морей согласуются с ранее сформулированной концепцией о функциях полиненасыщенных цепей (Рабинович, Рипатти, 1994; Рабинович и др., 2004; Рабинович, 2009). Таким образом, строение ЖК в составе липидов определяет свойства, функции и биологические эффекты тех или иных липидов в организме.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о важной роли для арктических морских рыб МНЖК, часть из которых организм может синтезировать самостоятельно, а также получает их за счет питания. Для этих рыб была показана высокая связь уровня МНЖК (как и ПНЖК) с трофическими уловиями и их сезонной динамикой. При этом, у рыб морских и пресноводных экосистем северных широт, которые являются «липид-зависимыми», накопление, транспорт и использование липидов, приурочены к конкретному жизненному циклу тех или гидробионтов, тесно связанных между собой пищевыми сетями. Результаты изучения количественных и качественных связей с участием липидов и их ЖК-компонентов у исследованных морских рыб как звеньев пищевых цепей, очень важны для выяснения их адаптивных стратегий, особенно в условиях изменения климата и формирования безледных акваторий в Арктике.

К общими чертам адаптивной изменчивости липидов у исследованных рыб северных морей можно также отнести участие структурного липида – ХС в процессах поддержания стабильности функций биомембран тканей и органов. Особенно отчетливо вариации содержания ХС (повышение) прослеживаются при комплексном действии таких факторов как пониженная температура и повышение количества растворенного кислорода в воде (в данном случае, роль ХС связана со снижением повреждающего действия свободных радикалов и окисления липидов).

Приводя данные о механизмах адаптации с участием липидов у рыб северных морей, разумеется, следует учитывать, что обеспечивающая за счет этих механизмов

устойчивость организма осуществляется в рамках определенных ритмов или циклов, т.е. речь идет о «стабильности ритмических процессов» или «динамической стабильности» (Ковальский, 1964; Шульман, 1976; Крепс, 1981). Именно разнообразие биохимических механизмов обеспечивает гидробионтам как высокую устойчивость, так и чувствительность к воздействующим факторам разной природы.

Помимо общих для всех изученных видов рыб тенденций адаптивных реакций на уровне липидов и их ЖК в работе выявлены некоторые специфические видовые особенности. Примером является **пятнистый лептоклин**, который демонстрирует высокую адаптивную способность и широкое освоение ареала, в том числе пограничных арктических акваторий, обеспечиваемые за счет липидов и их ЖК. Изучение роли липидов в биохимических адаптациях лептоклина к условиям обитания в Арктике позволили прояснить отдельные стороны его биологии, некоторые из которых ранее не были известны. Как и для большинства видов рыб ведущих демерсальный образ жизни для личинок и молоди лептоклина характерен пелагический образ жизни. В течение жизни в пелагиали молодь претерпевает ряд поведенческих, морфологических, физиологических, биохимических изменений сопряженных с сезонностью факторов их среды обитания. Только в возрасте 6-7 лет завершается метаморфоз, и взрослая особь становится полноценным обитателем бентосной зоны. Результаты исследований показали, что экологическая специфичность сезонных физиолого-биохимических ритмов поддерживается за счет определенных вариаций липидных классов и их ЖК-компонентов, обеспечивающих организм необходимыми энергетическими и пластическими компонентами для поддержания гомеостаза.

Специфической эколого-биохимической адаптацией в раннем развитии лептоклина является наличие уникального образования - липидного мешка, выполняющего функцию запасающего и при этом метаболически активного органа, в нем накапливается большое количество липидов, в основном энергетических (ТАГ) и специфических МНЖК имеющих пищевое происхождение – 20:1(n-11) и 22:1(n-9), указывающих на то, что в питании молоди доминируют веслоногие рачки р. *Calanus*, составляющие основу биомассы зоопланктона Арктики. Установленная сезонная динамика и изменение соотношений этих ЖК указывает на различающийся видовой состав и доступность копепод в исследованных фьордах (преимущественно залив Конгс-фьорд Западного Шпицбергена) для пелагической молоди лептоклина. Отслеживание

перемещения пищевых ЖК определяет основу хемоиндикации качественных и количественных связей между зоопланктоном и зоопланктофагами в арктических морских пищевых сетях. Незначительное, но достоверное повышение (после заметного их расходования за зиму) уровня данных ЖК в липидном мешке весной синхронизировано с началом весеннего цветения фитопланктона и появлением в пелагических слоях воды копеподитных стадий V-VI копепод для старта репродуктивного периода. Интересно, что обнаруженное в работе включение длинноцепочечных 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК в структуру энергетических липидов (преимущественно ТАГ) липидного мешка молоди лептоклина создает их повышенную энергетическую ценность, что способствует удовлетворению соответствующих потребностей молоди даже в условиях низких температур, в течение продолжительного зимнего периода в Арктике.

В наших исследованиях было также обнаружено, что минорный класс энергетических липидов в форме эфиров холестерина и восков обнаруживается в липидном мешке у молоди только в зимне-весенний период, что отражает особенности их питания в данный период. Еще одной специфической характеристикой липидного мешка является существенные качественные и количественные сезонные вариации (наличие и отсутствие) ХС в мембранах липидного мешка, что можно рассматривать в качестве одного из значимых механизмов регуляции функциональной активности мембраносвязанных ферментов и процессов извлечения или накопления липидов в липидном мешке.

Постепенный переход в процессе развития молоди лептоклина с эндогенного типа питания на экзогенный, и смена образа жизни сопровождаются началом активного взаимодействия молоди со средой обитания, в частности с формированием суточных ритмов в обмене веществ, связанных со световым режимом, питанием и двигательной активностью. Установлено, что ЖК-спектр напрямую отражает возрастные и сезонные особенности питания молоди этой рыбы.

Обнаруженные в мышцах молоди лептоклина сезонные изменения содержания структурных липидов (отдельных минорных классов ФЛ – ФИ и ФС) и ЖК (главным образом ПНЖК, за счет докозагексаеновой и арахидоновой ЖК, 22:6(n-3) и 20:4(n-6)), по-видимому, связаны с адаптацией молоди к изменениям условий обитания в пелагиали

(температуре, солености, нестабильными метеорологическими и гидрологическими условиями).

Как общие, так и многочисленные специфические биохимические механизмы адаптации компенсаторного и эксплуатативного типов с участием липидов, обнаруженные у молоди лептоклина и его высокая пластичность могут быть объяснены как эволюционной «молодостью» данного вида, сформировавшегося за счет перемещения тихоокеанский предков в Северную Атлантику около 3,0-3,5 млн. лет назад (Радченко, 2016), так и длительной пространственной континентальной изоляцией, которая привела к формированию видов-эндемиков рода *Lumpenus* и *Leptoclinus*, которые в том числе определяют Атлантический северо-западный район эндемизма семейства Стихеевых (Радченко, 2016; Moller, Gravlund, 2003; Mecklenburg, Sheiko, 2004).

Долгое время особенности репродуктивного периода пятнистого лептоклина, включая период икрометания, состояние гонад, репродуктивное поведение, оставались неизвестны. Анализ результатов, представленных в настоящей работе, а также их обсуждение в соответствии с данными норвежских специалистов-ихтиологов, работающих на аналогичном материале позволили прояснить отдельные стороны жизненного цикла, включая особенности репродуктивного периода, а также выяснить роль липидов и их сезонную динамику в тканях и органах половозрелых самок лептоклина, обитающего в разных фьордах о. Западный Шпицберген (заливы Ис-фьорд, Конгс-фьорд) и их участие в реализации компенсаторных реакций на разных этапах жизненного цикла с учетом экологических факторов среды.

Результаты изучения липидного статуса взрослых особей пятнистого лептоклина показали, что готовность к нересту, нерестовое состояние у рыб, а также качество ооцитов во многом обусловлены необходимым уровнем жиронакопления в гонадах, обеспечивающего последующее развитие эмбриона в специфических зимних условиях. Выявленные различия в ЖК спектрах гонад лептоклина из исследованных мест обитания (залив Ис-фьорд и Конгс-фьорд) связаны скорее всего с разными трофо-экологическими и гидробиологическими условиями обитания, прежде всего температурными и трофическими. Различия уровня биохимических реакций синтеза и модификации липидов и ЖК в отдельных икринках еще в период оогенеза впоследствии может стать одним из факторов, обеспечивающих освоение и расселение молодью биотопов акватории Западного Шпицбергена и влияющих на формирование фенотипических

группировок молоди. Различия в ЖК-спектре ОЛ гонад рыбы из разных заливов (Конгс-фьорд и Ис-фьорд) могут указывать на последующую разнокачественность молоди *L. maculatus* по липидному статусу.

Поскольку личинки и ранние стадии развития лептоклина являются фитопланктофагами, основными объектами питания для них являются диатомовые и динофитовые водоросли, а по мере его роста и развития меняется пищевой тип на зоопланктофагию (кормовые объекты науплии и копеподиты копепод). В работе было показано, что высокоширотный морской фито- и зоопланктон характеризуется повышенным уровнем ПНЖК семейства (n-3) в структуре ФЛ и именно в таком связанном виде эти ЖК наиболее полно усваиваются личинками и молодью рыб, способствуя их росту и нормальному развитию (Sargent et al., 1989; Izquierdo et al., 2000; Moraes et al., 2007). Такую «синхронизацию» для бореального лептоклина можно рассматривать как ключевой этап, обеспечивающий пополнение вида в условиях Арктики и поддержание его численности.

На основе результатов настоящего исследования, а также сведений, приведенных в работах по биологии и экологии пятнистого лептоклина ихтиологов Арктического Университета Норвегии (Meyer Ottesen et al., 2011, 2014, 2018) на аналогичном материале, можно предложить следующую схему жизненного цикла этого вида в акватории о. Западный Шпицберген (рисунок 48).

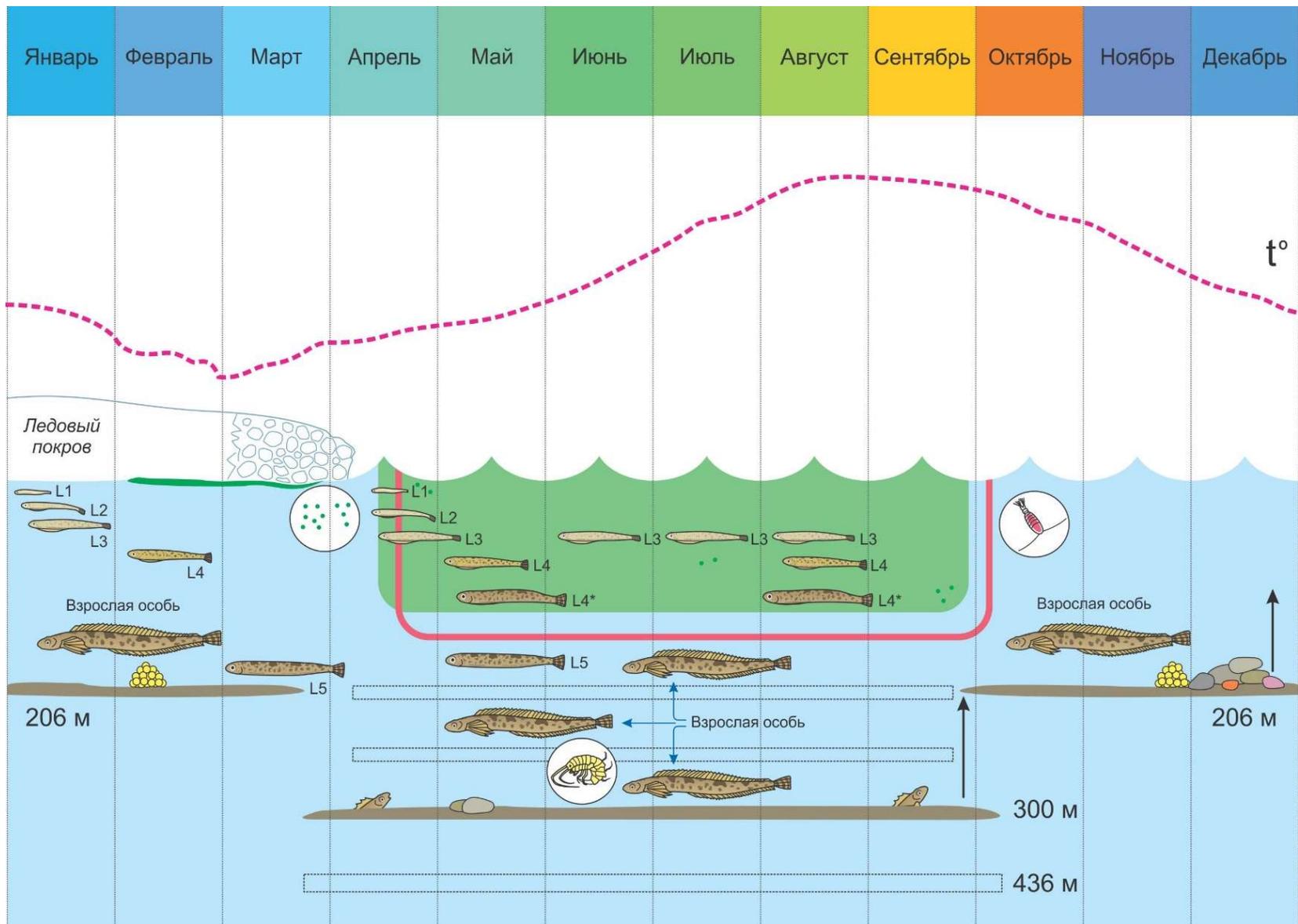


Рисунок 48 – Схема жизненного цикла пятнистого лептоклина (*L. maculatus*) в акватории о. Западный Шпицберген

В работе показано, что специфика изменчивости липидов и их ЖК-компонентов в органах взрослой **трехиглой колюшки** (*Gasterosteus aculeatus* L.) из различных местообитаний Белого моря, различающихся экологическими условиями, обусловлена прежде всего трофическими условиями. Для колюшки «преднерестовые» нагулы самок в условиях нерестилищ вносят завершающий вклад в формирование гонад и готовность рыб к нересту, его порционность или его пропуск определяются еще в зимние месяцы. Колюшка продолжает питаться во время нереста и это может сильно влиять на качество ооцитов; формирование. возрастной структуры и окончательное созревание ооцитов, готовых к оплодотворению происходит именно на последних этапах их преднерестового развития (в период нагула), в условиях (прежде всего, трофических), сложившихся на нерестилищах. В гонадах установлен высокий уровень липидов, при этом различия в количестве ОЛ, а также их основных классов может достоверно указывать на разную интенсивность нереста. Обнаруженные различия в уровне структурных ФЛ и, в большей степени, запасных ТАГ в гонадах, в том числе их компонентов в форме двух эссенциальных ПНЖК – 22:6(n-3), докозагексаеновой, и 20:5(n-3), эйкозапентаеновой, а также МНЖК – 16:1(n-7), пальмитолеиновой также связаны в первую очередь с различающимися трофическими условиями нерестилищ. Повышенное содержание (n-3) ПНЖК (22:6(n-3) и 20:5(n-3)) в гонадах самок колюшки на данном этапе репродуктивного цикла может быть связано с их потребностью и значимостью в процессе эмбриогенеза.

Для группировок **беломорской сельди** из разных местообитаний Белого моря также была показана эколого-биохимическая разнокачественность по ОЛ и ЖК статусу, связанная с трофическими и гидрологическими условиями обитания. Дифференцировка исследуемых рыб по липидному статусу определяет ее внутривидовую разнокачественность и отражает адаптивные перестройки метаболизма, влияющие на оптимальное существование сельди и дальнейшую жизненную стратегию в условиях Белого моря. Выделяется группа сельди, обитающая в Кандалакшском заливе, которая отличается высоким липидным статусом, а у сельди из Онежского залива установлено пониженное содержание ОЛ. Дискриминантный анализ по исследованным липидным показателям подтверждает разделение группировок сельди по заливам и демонстрирует различия внутри этих группировок (субгруппировки). Наблюдаемые различия по липидным и ЖК-спектрам у группировок сельди из сравниваемых мест обитания Белого моря определяются разными трофо-экологическими условиями. Обнаруженное

пониженное содержание ПНЖК, особенно 22:6(n-3) ЖК, у беломорской сельди по сравнению с другими исследованными рыбами указывает на то, что эти ЖК не принимают активного участия в механизмах регуляции функционирования биомембран. Однако, у сельди из Онежского залива показатель $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК выше, чем у группировок рыб из других мест обитания. Изменение степени ненасыщенности липидов является общим механизмом регуляции активности мембранных ферментов в условиях флуктуации факторов среды (Крепс, 1981; Болдырев и др., 2006). В результате применения дискриминантного анализа показано, что одно из направлений изменчивости беломорской сельди и разделения ее на группировки сформировано 18:2(n-6) и 18:3(n-3) ЖК. Соотношение эволюционно закрепленной консервативности процессов энергетического обмена и вариаций уровня отдельных метаболических процессов или реакций с одной стороны обеспечивает виду эффективное, экономичное и стабильное существование, а с другой стороны создает необходимую амплитуду адаптивных свойств и качеств отдельных особей или групп для расселения и приспособления в районах с различным сочетанием экологических факторов.

Личинки беломорской сельди из Кандалакшского залива отличались от таковых из Онежского залива повышенной долей суммарных ПНЖК семейства (n-3), в том числе 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК, за счет питания фитопланктоном, а также показателем $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК. Ранее (Пеккоева и др., 2017, 2018) установлена, особая значимость фитопланктона в питании личинок и младших возрастных групп пятнистого лептокалина, а также демонстрировался их переход от фито- к зоопланктону по мере роста. Отличительной особенностью ЖК-спектра личинок от взрослых рыб является доминирование у первых НЖК с преобладанием 16:0 и 14:0 ЖК, а у вторых – МНЖК с повышенной долей 18:1(n-9) и 16:1(n-7), что демонстрирует фундаментальность этих ЖК семейств и их отдельных углеводородных ЖК-цепей для гидробионтов в целом, и особенно их основополагающую и ключевую роль в обеспечении гомеостаза у личинок и молоди рыб. Выявленные особенности ЖК-статуса у личинок сельди, выражающиеся в более высоком содержании НЖК (за счет 16:0) и низком - 20:5(n-3), 22:6(n-3) ЖК (особенно у личинок Онежского залива) по сравнению со взрослыми особями, связаны со спецификой физиолого-биохимических процессов в данный период онтогенеза.

Адаптивные изменения липидного статуса у молоди **лососевых рыб**, обитающих в реках Кольского п-ва, также включают как общие, характерные для раннего онтогенеза

рыб черты, так и специфику, обусловленную прежде всего особенностями речного периода развития этих рыб, в том числе фенотипической разнокачественностью (Thorpe, 1977; Павлов и др., 2007).

Дифференциация эмбрионов, личинок и мальков под действием экологических факторов основывается на видовой генетической детерминированности биохимического метаболизма, в том числе – на поддержании оптимального липидного и ЖК-состава внутренней среды организма. Установлено, что кумжа и лосось в период развития (пигментация глаз – предличинка – личинка с желточным мешком), а также сеголетки (0+) различались уровнем ПНЖК (n-3) и (n-6) семейств: для лосося характерно более высокое содержание (n-3) ПНЖК, за счет 20:5(n-3) и 22:6(n-3), а для кумжи – (n-6) ПНЖК, за счет 18:2(n-6). Видоспецифичность липогенеза в эмбриогенезе лосося и кумжи также обнаруживается при использовании индексов 20:4(n-6)/18:2(n-6) и 20:4(n-6)/20:5(n-3): для лосося – 0,63-0,64 и 0,11-0,12, а для кумжи – 0,20-0,21 и 0,77-0,80, соответственно. Такая видовая специфичность сохраняется и у молоди, в частности это относится к индексу 20:4(n-6)/18:2(n-6), который достоверно выше у сеголеток лосося, чем у кумжи (0,64 vs 0,43) и, по-видимому, свидетельствует о разной степени активности системы ферментов элонгации/десатурации при реакциях конвертации эссенциальной 18:2(n-6) ЖК в длинноцепочечную и физиологически значимую 20:4(n-6).

Результаты исследований липидов и ЖК в дифференциации личинок и разновозрастной молоди атлантического лосося и кумжи под действием экологических факторов среды свидетельствуют о том, что адаптивные изменения липидного статуса приводят к образованию сложной возрастной и субпопуляционной структуры, поддерживающей внутривидовое биоразнообразие этих рыб в условиях Европейского Севера. Наличие фенотипических групп у сеголеток лосося, по-видимому, играет значительную роль в дальнейшей дифференциации молоди, поэтому эта стадия развития может рассматриваться, как одна из ключевых (Павлов и др., 2008).

Обнаруженные биохимические различия между мигрировавшими в притоки и оставшимися в прибрежье сеголетками атлантического лосося могут являться основой для формирования в последующем развитии (в возрасте 1+, 2+) устойчивой дифференциации рыб на группы с разным липидным статусом и размерно-весовыми показателями. Установлено, что сеголетки лосося, мигрировавшие после выклева в притоки по сравнению с таковыми, оставшимися около нерестовых гнезд в прибрежье

главного русла имеют более высокое содержание запасных липидов (ТАГ и ЭХС). Для сеголеток лосося содержание запасных липидов (ТАГ+ЭХС) как основного энергетического резерва в организме рыб и их оптимальное соотношение со структурными липидами, могут быть одним из биохимических механизмов, способствующих распределению сеголеток после выклева по разным биотопам. На фоне активного питания и более благоприятных условий среды молодь имеет более высокие размерно-весовые характеристики.

Причины количественных различий липидов, в том числе ЖК у одновозрастной молоди лосося из разных мест обитания (притоки и русло) связаны, возможно, с разными условиями питания (видовым составом, массовостью, доступностью корма), неодинаковой тратой энергии при разных температурах и скоростях течения в притоках и русле, плотностью мальков в биотопе. Малые притоки по сравнению с главным руслом характеризуются, в основном, лучшим кормовым режимом для растущей молоди: в них бентос беспозвоночных организмов (хирономиды, ручейники, поденки, веснянки и др.) более мелкий и многочисленный (Шустов и др., 2012; Барышев, 2014) и характерная для личинок низкая усвояемость пищи компенсируется возможностью потреблять большее ее количество (Houde, Schekter, 1983). При этом водные беспозвоночные составляющие основу питания рыб, поставляют им незаменимые ПНЖК - 18:3(n-3), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 22:6(n-3). Известно, что корм, в котором, отсутствуют незаменимые ЖК или количество их незначительно, приводит к замедлению роста и низкой эффективности усвоения пищи. При этом личинки, мигрирующие после выклева, в притоки, плывут против течения, что возможно только при высоких физических возможностях (Шустов, 1995; Veselov et al., 1998), которые обеспечиваются, том числе и за счет повышенного уровня энергетических липидов. Кроме того, сравнительно более высокое значение индексов ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС и 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК у мальков из притоков, положительно коррелирует с их повышенными размерно-весовыми характеристиками. Для роста и развития рыб в данных биотопах складываются наиболее благоприятные совокупные экологические и трофические условия (температурный режим, скорость течения, глубина, мелкогалунный тип грунта и степень его обрастания, вид и массовость кормовых объектов, их доступность). При этом естественная осциляция температурного режима в притоках в период активного откорма способствует быстрому росту молоди и их более ранней смолтификации. Такая дифференциация молоди атлантического лосося на стадии

сеголеток (0+) может являться началом внутривидовой разнокачественности и влиять в дальнейшем на жизненную стратегию рыб.

Интересными представляются впервые полученные результаты по оценке ЖК-профиля в макрозообентосе речных экосистем Европейского Севера. В зообентосе отдельных водотоков отмечена специфичность по уровню и соотношению эссенциальных ЖК. Наиболее значимым и интересным результатом является четкое отличие по жирнокислотному составу макрозообентоса лососевых рек от кумжевых рек: более высокие показатели соотношения эссенциальных $18:3(n-3)/18:2(n-6)$ жирных кислот показаны для лососевых рек по сравнению с таковым из кумжевых рек (в пределах 1,68-2,83 и 0,44-1,08 соответственно). Зообентос лососевых рек также отличается от такового кумжевых рек повышенными показателями НЖК/ПНЖК (0,66-0,97 и 0,33-0,59, соответственно). В связи с этим, повышение уровня длинноцепочечных $20:5(n-3)$, $22:5(n-3)$ и $22:6(n-3)$ ЖК, индексов $22:6(n-3)/18:3(n-3)$, $(n-3)/(n-6)$ у пестряток (1+) является одним из биохимических индикаторов, свидетельствующих о начале модификации ЖК-состава пресноводного типа на морской, что связано с видовой спецификой кормовых объектов, их массовостью, доступностью и степенью интенсивности метаболических процессов в разные возрастные периоды жизни рыб.

Обнаружено, что качественный и количественный состав определенных классов липидов и их ЖК-компонентов имеет важное значение для процессов преадаптации молоди, определяет видоспецифичность физиолого-биохимических процессов у молоди лосося и кумжи при подготовке к смолтификации. Для смолтов кумжи и лосося жизненные функции роста и раннего развития обеспечиваются биохимическими системами организма, включающими, в том числе вариации количества и отношений ЖК-компонентов в липидах, которые связаны не только с видовой спецификой кормовых объектов, их массовостью и доступностью, но и со степенью интенсивности метаболических процессов, зависящей от видовой принадлежности молоди. Смолты лосося и кумжи различаются содержанием олеиновой $18:1(n-9)$ и эссенциальной $18:2(n-6)$ ЖК, степенью конвертации последней в более длинноцепочечную арахидоновую $20:4(n-6)$ ЖК – источник липидных медиаторов в организме, значениями индексов $20:4(n-6)/18:2(n-6)$, $18:3(n-3)/18:2(n-6)$ и $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$ ПНЖК. Выявленные достоверные различия в индексах отношений ЖК, в том числе физиологически активных, у смолтов кумжи и атлантического лосося, обитающих в одной реке, свидетельствуют о

видоспецифичности физиолого-биохимических процессов в период подготовки к миграции их в море, что, по мнению некоторых исследователей, может предопределять продолжительность озерного или морского нагула.

Интересно, что различия между проходной и пресноводной формами кумжи по индексам отношений ЖК, в том числе физиологически активных, указывают, по-видимому, на «включение» компенсаторных механизмов преадаптации, связанных со степенью готовности молоди к миграции в новую среду обитания, в частности выявлены различия в степени конвертации пищевых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) жирных кислот в более длинноцепочечные физиологически активные – арахидоновую 20:4(n-6) и докозагексаеновую 22:6(n-3) ЖК. Пресноводная форма молоди кумжи характеризуется более высоким индексом конвертации 20:4(n-6)/18:2(n-6). У проходной морской формы молоди кумжи повышен показатель конвертации эссенциальных 22:6(n-3)/18:3(n-3), а также индекс отношения суммарных ПНЖК (n-3)/(n-6) семейств, который положительно коррелирует с более высокими размерно-весовыми характеристиками этих особей. При этом, общность качественного и количественного состава ЖК основных классов и их семейств у двух исследованных форм особей кумжи может указывать на генетическую детерминированность и видоспецифичность генома, определяющего эволюционный потенциал кумжи, за счет которого, во многом возможна реализация экологической пластичности, о чем свидетельствуют обнаруженные различия между формами молоди рыб на уровне индексов соотношений определенных ЖК.

Тем самым, крайне значимым и важным является использование индексов 22:6(n-3)/18:3(n-3) и 20:4(n-6)/18:2(n-6) в качестве индикаторов физиологического состояния и, возможно, одного из биохимических маркеров у молоди лососевых в период смолтификации (или ее отсутствия), или образования жилой формы у лососевых рыб, которая является одной из жизненных стратегий, имеющих адаптивное значение для формирования сложной субпопуляционной структуры.

Таким образом, результаты исследований липидного статуса рыб северных морей, расширяют фундаментальные сведения об адаптациях этих видов, определении границ их толерантности при изменении условий в биотопах арктических широт, в том числе и климатических, а также дают возможность прогнозировать возможные изменения на других, более высоких уровнях (физиологическом, популяционном).

Показано, что стабильность регуляции жизненных функций в процессе роста молоди рыб обеспечивается физиолого-биохимическими механизмами, включающими перестройки липидных систем организма, которые являются следствием изменения соотношений отдельных классов липидов (структурных и энергетических) и их ЖК-компонентов. Для этого используются различные стратегии биохимических адаптаций на уровне липидов (количественная, качественная, изменение микроокружения в биомембранах), которые обеспечивают поддержание жизнедеятельности организма в онтогенезе в норме и при воздействии разнообразных факторов среды обитания.

Результаты проведенных исследований могут иметь и прикладное значение при проведении мониторинговых исследований состояния рыбного населения Арктики и Субарктики, а также для организации исследований, связанных с поиском природных биологически активных веществ. Например, показано, что исследованные рыбы богаты незаменимыми ПНЖК (n-3) семейства (ЭПК и ДГК) и могут рассматриваться как потенциальный объект для поиска новых БАД и лекарственных препаратов в сфере «морской» биотехнологии. В работе на основе полученных результатов впервые сформирована сравнительно полная и актуальная система данных по качественному, количественному содержанию жирных кислот общих липидов и их отдельных классов у рыб северных морей, имеющих, в том числе, коммерческое значение, а также их некоторых кормовых объектов.

ВЫВОДЫ

1. Выявлены как общие, характерные для всех исследованных арктических видов рыб, закономерности изменения липидного статуса в процессах роста и развития, так и специфические особенности, обусловленные реализацией видовых адаптивных стратегий метаболизма, в разных экологических условиях северных морей. Ведущими факторами, формирующими эти условия, являются температура, соленость и трофические отношения;
2. Устойчивой характеристикой липидного профиля рыб северных морей является тканеспецифическое накопление высокого содержания суммарных липидов и их отдельных классов в организме, зависящее от возраста и стадий репродуктивного процесса. Повышенный уровень (n-3) полиненасыщенных жирных кислот и оптимальное соотношение (n-3)/(n-6) жирных кислот в ооцитах является необходимым условием для нормального развития эмбрионов;
3. Высокая степень ненасыщенности липидов у арктических рыб поддерживается за счет доминирования в их липидном профиле мононенасыщенных жирных кислот, а компенсаторные модификации ненасыщенности обеспечиваются за счет полиненасыщенных и/или насыщенных жирных кислот. Подтверждена связь содержания докозагексаеновой жирной кислоты с уровнем двигательной активности у исследованных рыб;
4. Установлена сезонная динамика липидов и их жирных кислот и дано гистологическое описание уникального провизорного образования – "липидного мешка", выполняющего важную роль в экологических адаптациях молоди пятнистого лептоклина;
5. Показаны количественные различия липидов и их жирных кислот, за счет 14:0, 16:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:1(n-9), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 22:6(n-3), у группировок беломорской сельди из Кандалакшского, Двинского и Онежского заливов. Внутри исследованных заливов выявлены подгруппы сельди, различающиеся по содержанию и соотношению общих фосфолипидов, триацилглицеринов и холестерина.
6. Определен состав липидов и их жирнокислотных компонентов в ооцитах у трехиглой колюшки Белого моря в процессе оогенеза. Установлено, что сроки и

порционность нереста зависят, прежде всего, от накопления в гонадах определенного уровня суммарных липидов, в которых доминируют фосфолипиды, а также полиненасыщенные жирные кислоты (n-3) семейства, за счет незаменимых 20:5(n-3) и 22:6(n-3). Трофические условия нерестилищ вносят решающий вклад в окончательное созревание ооцитов и их качество по липидному спектру;

7. Биохимические различия атлантического лосося и кумжи по липидному статусу, особенно по составу, содержанию и соотношению полиненасыщенных жирных кислот семейств (n-3) и (n-6), а также по соотношениям жирных кислот 20:4(n-6)/18:2(n-6), 22:6(n-3)/18:3(n-3), 20:4(n-6)/20:5(n-3) обнаруживаются уже в эмбриональный период развития. Эти различия сохраняются для сеголеток, несколько снижаются у пестряток, и усиливаются у смолтов исследованных видов;
8. Различия между проходной и пресноводной формами кумжи, готовность к смолтификации выражаются в повышенной степени конвертации полиненасыщенных жирных кислот (n-3) семейства (повышение соотношений 22:6(n-3)/18:3(n-3), 20:5(n-3)/18:3(n-3)), что отражает физиологическое состояние молоди и рассматривается как один из биохимических индикаторов подготовки к миграции;
9. Установлены качественные и количественные различия жирных кислот общих липидов кормовых объектов макрозообентоса пресноводных водотоков, определяющие жирнокислотный статус молоди лососевых рыб. Обнаруженные различия могут влиять на формирование сложной популяционной структуры лососевых рыб в реках.

СПИСОК ЦИТИРУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверинцев С.В. На рыболовном траулере в полярном море. Из дневника натуралиста. – М.-Л., 1928. – 171 с.
2. Аверинцев С.В. Сельди Белого моря // Тр. научн. ин-та рыбного хозяйства. – 1927. – Т. 2, Вып. 1. – С. 41–77.
3. Айзенштадт Т.Б. Рост ооцитов и вителлогенез // Современные проблемы оогенеза. – М.: Наука, 1977. – С. 5–50.
4. Алексеев А.П., Бергер В.Я. Биологические ресурсы Белого моря: промысловая депрессия и пути выхода из нее // Вопросы рыболовства. – 2011. – Т. 2, Вып. 1. – С. 118–132.
5. Алимов А.Ф. Продукционная гидробиология и функционирование экосистем // Новые идеи в океанологии. – М.: Наука, 2004. – Т. 1. – С. 264–279.
6. Алтухов К.А. Размножение сельди в губе Чупа Кандалакшского залива // Материалы по комплексному изучению Белого моря. Вып. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 100–113.
7. Андреева А.П., Семёнова А.В., Карпов А.К. Некоторые подходы к вопросу расовой подразделённости беломорской сельди (*Clupea pallasii marisalbi* Berg) // Матер. XXVIII Междунар. конф. “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоёмов Европейского Севера”. – Петрозаводск, 2009. – С. 39–42.
8. Андрияшев А.П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики. Труды Зоологического института АН СССР. – Ленинград: Наука, 1986. – Т. 153. – С. 9–45.
9. Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 566 с.
10. Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне- и осенне-нерестующей салаки. – М.:Наука, 1969. – 291 с.
11. Артамонова В.С., Махров А.А. Генетические методы в лососеводстве и форелеводстве: от традиционной селекции до нанобиотехнологий. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 128 с.
12. Архипов А.В. Изменение обмена липидов у кур в онтогенезе // Сельскохозяйственная биология. – 1980. – Т. 15, N 5. – С. 756–761.
13. Атлантический лосось / под ред. Р.В. Казакова– СПб: Наука, 1998. – 575 с.

14. Атлас пресноводных рыб России: В 2 т. Т.1. / под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 2002. – 379 с:
15. Барач Г.П. Значение ручьевого форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжи) // Зоологический журнал. – 1952. – Т. 31, Вып. 6. – С. 906–915.
16. Барышев И.А. Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков восточной Фенноскандии // Журнал общей биологии. – 2014. – Т. 75, N 2. – С. 124–131.
17. Барышев И.А., Кухарев В.И. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2011. – N 6(119). – С. 16–19.
18. Барышев И.А., Ткаченко А.В., Веселов А.Е., Шкателов А.П. Макрозообентос притоков нижнего течения реки Поной (Кольский п-ов, Россия) на участках обитания молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2018. – N 10. – С. 84–95.
19. Батраков С.Г., Никитин Д.И., Ружицкий А.О., Оранская М.С. Сфинголипиды – основной тип полярных липидов пресноводной грамотрицательной бактерии *Arcocella aquatica* // Биоорг. химия. – 1998. – Т. 24 (10). – Р. 768–777.
20. Бахвалова А.Е., Мурзина С.А., Воронин В.П., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Немова Н.Н. Динамика липидов и некоторых жирных кислот в мышцах трехиглой колюшки Белого моря при краткосрочном голодании и при разных режимах питания // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2018. – N 12. – С. 51–64.
21. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.: Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1948. – 466 с.
22. Бергельсон Л.Д. Биологические мембраны. Факты и гипотезы: монография. – Академия наук [АН] СССР. – М.: Наука, 1975. – 183 с.
23. Бергельсон Л.Д. Мембраны, молекулы, клетки; отв. ред. М. В. Волькенштейн; Академия наук [АН] СССР. – М.: Наука, 1982. – 183 с.

24. Бергер В.Я. Продукционный потенциал Белого моря. Исследования фауны морей. – СПб: ЗИН РАН, 2007. – Т. 60(68). – 292 с.
25. Бергер В.Я., Сухотин А.А. Биологические ресурсы Белого моря, их продукционный потенциал и рациональное использование // Вестник Российской академии наук. – 2010. – Т. 80, N 11. – С. 968–973.
26. Берченко И.В. Мезозоопланктон вод Западного Шпицбергена: дис... канд. биол. наук: 25.00.28 / Берченко Игорь Васильевич. – Мурманск, 2009. – 127 с.
27. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование / Исследования фауны морей. – СПб: ЗИН РАН, 2012. – Т. 69(77). – 377 с.
28. Болгова О.М., Сидоров В.С., Смирнов Ю.А., Сорвачев К.Ф. Жирнокислотный состав полостного жира молоди лосося *Salmo salar* L. в естественных условиях и при заводском выращивании // Вопросы ихтиологии. – 1977. – Т. 17. – С. 1090–1096.
29. Болдырев А.А. Биологические мембраны и транспорт ионов. – М.: МГУ, 1985. – 207 с.
30. Болдырев А.А., Кяйвярйнен Е.И., Илюха В.А. Биомембранология: учебное пособие. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. – 226 с.
31. Болдырев А.А., Прокопьева В.Д. Как регулируется активность мембранных ферментов // Биологические науки. – 1985. – N 3. – С. 5–13.
32. Бурлакова Е.Б. Влияние липидов мембран на ферментативную активность // Липиды. Структура, биосинтез, превращения и функции. – М.: Наука, 1977. – С. 16–27.
33. Бурлакова Е.Б., Алесенко А.В., Молочкина Е.М., Пальмина Н.П., Храпова Н.Г. Биоантиоксиданты в лучевом поражении и злокачественном росте. – М.: Наука, 1975. – 314 с.
34. Валетов В.А. Лосось Ладожского озера (биология, воспроизводство). – Петрозаводск, 1999. – 90 с.
35. Вальтер Е.Д. Экспериментальное изучение начальных этапов жизненного цикла *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Ascaridata) [из Белого моря] // Проблемы Севера. Паразитология. – 1998. – Т. 32, Вып. 2. – С. 146–155.

36. Веланский П.В. Изменения состава липидов рыб как адаптация к температурным условиям среды: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.02.08; 03.01.04 / Веланский Петр Владимирович. – Владивосток, 2010. – 22 с.
37. Веланский П.В., Костецкий Э.Я. Липиды морских холодноводных рыб // Биология моря. – 2008. – Т. 34, N 1. – С. 53–57.
38. Веселов А.Е., Калюжин С.М. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. – Петрозаводск: Карелия, 2001. – 160 с.
39. Веселов А.Е., Павлов Д.С., Барышев И.А., Ефремов Д.А., Потуткин А.Г., Ручьев М.А. Полиморфизм покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в реке Индера (Кольский полуостров) // Вопросы ихтиологии. – 2016. – Т. 56, N 5. – С. 571–576.
40. Вехов В.Н. Современное состояние zostеры в Белом море // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – С. 176–187.
41. Винберг Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биол. – 1976. – Т.37, N 1. – С. 5689.
42. Воронин В.П., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н. Жирнокислотный состав кормовых объектов макрозообентоса молоди лососевых рыб в реках европейского Севера // Матер. докл. XXIII Всерос. молод. науч. конф. (с элементами науч. школы) «Актуальные проблемы биологии и экологии» (4–8 апреля 2016 года, г. Сыктывкар). – Сыктывкар: Изд-во Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2016. – С. 57–59.
43. Геннис Р. Биомембраны: Молекулярная структура и функции. – М.: Мир, 1997. – 624 с.
44. Герасимова Т.Д. Показатели энергетического обмена в зрелых половых продуктах и в теле развивающихся зародышей чешуйчатого карпа // Экологическая физиология рыб. Тез. докл. всесоюз. конфер. по экологии рыб. – М.: Наука, 1973. – С. 97–98.
45. Гершанович А.Д., Лапин В.И., Шатуновский М.И. Особенности обмена липидов у рыб // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 3, N 2. – С. 207–219.

46. Гладышев М.И., Сущик Н.Н., Махутова О.Н., Калачева Г.С., Малышевская К.К. Различия жирнокислотного состава пищи и тканей хариуса из реки Енисей // Доклады Академии наук. – 2012. – Т. 445, N 3. – С. 346–348.
47. Гринштейн С.В., Кост О.А. Структурно-функциональные особенности мембранных белков // Успехи современной биологии. – 2001. – Т. 41. – С. 77–104.
48. Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. – Л., 1973. – 144 с.
49. Гумерова А.А., Киясов А.П. Могут ли перисинусоидальные клетки быть региональными стволовыми (прогениторными) клетками печени? // Клеточная трансплантология и тканевая инженерия. – 2010. – Т. 5(1). – С. 33–40.
50. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. – М.: Наука, 2001. – 276 с.
51. Демчук А.С., Иванов М.В., Иванова Т.С., Полякова Н.В., Головин П.В., Лайус Д.Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды Карельского научного центра РАН. – 2018. – N 4. – С. 42–58.
52. Дмитриев Н.А. Биология и промысел сельди в Белом море. – М., 1946. – 36 с.
53. Добрынина В.И. Биологическая химия. – М.: Медицина, 1976. – 503 с.
54. Долгов А.В. Видовой состав ихтиофауны и структура ихтиоценозов Баренцева моря // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). – 2004. – Т. 137. – С. 177–195.
55. Долгов А.В. Некоторые вопросы биологии непромысловых видов рыб Баренцева моря // Проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых. – Мурманск: ПИНРО, 1995. – С. 69–94.
56. Долгов А.В., Бензик А.Н. Пищевые рационы и потребление пищи у черного палтуса Баренцева моря // Вестник Мурманского государственного технического университета. – 2012. – Т. 15, № 3. – С. 509–516.
57. Душкина Л.А. Пигментация личинок морских сельдей рода *Clupea* на ранних стадиях развития в связи с вопросами динамики численности // Биология беломорской сельди. – Л.: Наука, 1975. – С. 227–254.

58. Дятловицкая Э.В., Безуглов В.В. Липиды как биоэффекторы // Биохимия. – 1998. – Т. 63, Вып. 1. – С. 3–5.
59. Евсеенко С.А., Андрианов Д.П., Мишин А.В., Наумов А.П. Видовой состав и распределение ихтиопланктона Белого моря в июле 2003 г. // Вопросы ихтиологии. – 2006. – Т. 46, N 5. – С. 672–685.
60. Евсеенко С.А., Мишин А.В. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51, N 6. – С. 809–821.
61. Евсеенко С.А., Мишин А.В., Кожеурова Г.Л. О пространственном распределении личинок беломорской сельди (*Clupea pallasii maris-albi*) в эстуариях Кандалакшского залива Белого моря // Вопросы ихтиологии. – 2009. – Т. 49, N 6. – С. 842–847.
62. Ершов П.Н. Изменения характера питания прибрежной трески *Gadus morhua maris-albi* в Кандалакшском заливе Белого моря в условиях возросшей численности трехиглой колюшки *Gasterosteus oculateus* // Вопросы ихтиологии. – 2010. – Т. 50, N 1. – С. 88–92.
63. Ершов П.Н. О плодовитости трехиглой колюшки *Gasterosteus oculateus* Linnaeus, 1758 Кандалакшского залива Белого моря // Вестник СПбГУ. – 2011. – Вып. 4, Сер. 3. – С. 19–24.
64. Жукова Н.В. Жирные кислоты морских организмов: таксономические и трофические маркеры: автореф. дис.... д-ра. биол. наук: 03.00.04 / Жукова Наталья Вячеславовна. – Владивосток, 2009. – 48 с.
65. Забелинский С.А., Чеботарева М.А., Бровцина Н.Б., Кривченко А.И. Об «адаптивной сигнализации» состава конформационных состояний жирных кислот в мембранных липидах жабр рыб // Журн. эвол. биохимии и физиологии. – 1995. – Т. 31, N 1. – С. 29–37.
66. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. – М.: Янус-К, 2003. – 168 с.
67. Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Шевченко В.П., Лисицин А.П., Пака В. Т., Буренков В.И., Новигатский А.Н., Чульцова А.Л., Пантюлин А.Н. Пространственное распределение фитопланктона Белого моря в конце лета в связи со структурной

- динамикой вод // Океанология. Морская биология. – 2011. – Т. 51, N 6. – С. 1054–1063.
68. Ипатова О.М. Фосфоглив: механизм действия и применение в клинике. – М.: ГУ НИИ биомедицинской химии РАМН, 2005. – 318 с.
69. Каган В.Е., Котелевцев С.В., Ситковский М.В., Данилов В.С., Козлов Ю.П. Перекисное окисление липидов в микросомах // Вопросы медхимии. – 1973. – N 19. – С. 227–241.
70. Каева В.Е. Положение жировой капли в желточных мешках как показатель пространственной ориентации молоди горбуши // В кн.: Марикультура на Дальнем Востоке. – Владивосток, 1983. – С. 85–88.
71. Казаков Р.В. Биологические основы разведения атлантического лосося. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. – 144 с.
72. Казаков Р.В., Веселов А.Е. Закономерности смолтификации атлантического лосося // Атлантический лосось (под ред. Р.В. Казакова). – СПб.: Наука, 1998. – С. 195–241.
73. Казаков Р.В., Кузьмин О.Г., Шустов Ю.А., Щуров И.Л. Атлантический лосось реки Варзуги. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 108 с.
74. Калачева Г.С. Синтез полиэфиров гидроксипроизводных жирных кислот (полигидроксиалканоатов) и характеристика состава липидов сине-зеленых, светящихся и водородоокисляющих прокариот: дисс... док. биол. наук: 03.01.06 / Калачева Галина Сергеевна. – Красноярск, 2013. – 354 с.
75. Калюжин С.М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. – Петрозаводск: ПетроПресс, 2004. – 264 с.
76. Карагезян К. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. – Ереван: Айастан, 1972. – 264 с.
77. Карамушко Л.И. Биоэнергетика рыб северных морей. – М.: Наука, 2007. – 256 с.
78. Карасев А.Б. Каталог паразитов рыб Баренцева моря. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. – 150 с.
79. Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. – М.: Изд-во «Мир», 1975. – 322 с.
80. Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Евсеенко С.А., Мишин А.В., Поярков С.Г. Пространственно-временная изменчивость обилия и размерного состава личинок

- беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* в Онежском и Кандалакшском заливах Белого моря // Вопросы ихтиологии. – 2018. – Т. 58, N 1. – С. 107–116.
81. Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Евсеенко С.А., Семенова Т.Н., Мишин А.В. Влияние трофических условий на рост и численность личинок сельди *Clupea pallasii marisalbi* в районах их массовых скоплений в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря // Вопросы ихтиологии. – 2015. – Т. 55, N 4. – С. 426–434.
82. Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Мишин А.В., Поярков С.Г., Кременецкий В.В., Евсеенко С.А., Флинт М.В. Мелкомасштабное распределение личинок сельди (*Clupea pallasii maris-albi*) и структура вод в районах нереста в Белом море // Океанология. – 2014. – Т. 54, N 6. – С. 805–815.
83. Когтева Г.С., Безуглов В.В. Ненасыщенные жирные кислоты как эндогенные биорегуляторы // Биохимия. – 1998. – Т. 63. Вып. 1. – С. 6–15.
84. Коломийцева И.К., Перепелкина Н.И., Патрушев И.В., Попов В.И. Роль липидов в сборке эндоплазматического ретикулума и диктиосом нейрональных клеток коры головного мозга якутского суслика *Citellus undulates* при гибернации // Биохимия. – 2003. – Т. 68., Вып. 7. – С. 954–967
85. Кольман Я., Рем К.-Г. Наглядная биохимия. Пер. с нем. 3-е изд. – М.: Мир, БИОНОМ, Лаборатория знаний, 2009. – 469 с.
86. Комова Н.И. Динамика биохимического состава тканей леща *Abramis brama* (Cyprinidae) при созревании гонад // Вопросы ихтиол. – 2001. – Т. 41, N 3. – С. 408–415.
87. Кондакова Е.А., Ефремов В.И., Богданова В.А. Структура желточного синцитиального слоя личинок сиговых рыб, гистологическое исследование // Онтогенез. – 2017. – Т. 48, N 3. – С. 211–219.
88. Кондакова Е.А., Ефремов В.И., Назаров В.А. Структура желточного синцитиального слоя костистых рыб и аналогичных структур у животных с меробластическим типом развития // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2016. – N 3. – С. 256–264.
89. Кондрашев С.Л. Спектральная чувствительность и зрительные пигменты фоторецепторов сетчатки прибрежных рыб Японского моря // Биология моря. – 2010. – Т. 36, N 6. – С. 437–444.

90. Кондрашев С.Л. Цветное зрение у прибрежных рыб Японского моря // Тр. Международ. науч. конф. "Поведение рыб", Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, 1-4 ноября. – М.: Акварос, 2005. – С. 250–255.
91. Костецкий Э.Я., Васедин И.М., Олешко Т.В., Герасименко Н.И., Муксинова Г.И. Сравнительно-биохимическое исследование фосфолипидного состава морских беспозвоночных // Структура, биосинтез и превращение липидов в организме животного и человека. Тез. докл. всесоюз. симпозиума. – Ленинград, 1975. – С. 61.
92. Костецкий Э.Я., Веланский П.В., Санина Н.М. Состав фосфолипидов и жирных кислот фосфатидилхолина и фосфатидилэтаноламина темной камбалы *Pleuronectes obscura* при термоадаптации // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2018. – Т. 54, N 2. – С. 96–104.
93. Костецкий Э.Я., Веланский П.В., Санина Н.М. Фазовые переходы фосфолипидов как критерий оценки способности рыб к термоадаптации // Биология моря. – 2013. – Т. 39, N 2. – С. 136–143.
94. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. – СПб: Наука, 1981. – 339 с.
95. Крутецкая З.И., Лебедев О.Е. Арахидоновая кислота и ее продукты: пути образования и метаболизма в клетках // Цитология. – 1993. – Т. 35, N 11/12. – С. 3–27.
96. Крутецкая З.И., Лебедев О.Е. Структурно-функциональная организация G-белков и связанных с ними рецепторов // Цитология. – 1992. – Т. 34(11/12). – С. 3–35.
97. Крыжановский С.Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития // Изв. Тихоок. Н.-и. ин-та рыбн. Хоз-ва и океанографии. – 1948. – Т. 27. – С. 3–114.
98. Кудрявцева О.Ю. Обзор ихтиофауны района земли Франца-Иосифа // Труды Кольского научного центра РАН, 2014. – С. 222–251.
99. Кузищин К.В. Особенности формирования внутривидовой разнокачественности у кумжи *Salmo trutta* L. Белого моря: автореферат дис. ... кандидата биологических наук : 03.00.10 / Кузищин Кирилл Васильевич. – Москва, 1997. – 17 с.
100. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. – М.: Издательство Академии наук СССР, 1960. – 322 с.

101. Кулагина Т.П., Шевченко Н.А., Архипов В.И. Влияние судорожной активности на липиды гомогената, нейрональных и глиальных ядер коры головного мозга крыс // Биохимия. – 2004. – Т. 69., Вып. 10. – С. 1404–1409.
102. Лайус Д.Л. Популяционная структура беломорской сельди: данные кариологического анализа // Результаты исследования беломорской сельди. – СПб.: ЗИН РАН, 1990. – С. 113–125.
103. Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Шатских Е.В., Иванов М.В. "Волны жизни" беломорской колюшки // Природа. – 2013. – N 4. – С. 43–52.
104. Лайус Д.Л., Лаакконен Х., Стрелков П.П., Киреева М.А., Вайнола Р. Интрогрессивная гибридизация между тихоокеанской сельдью и атлантической сельдью и ее значение для понимания популяционной структуры беломорской сельди // Материалы XIII всероссийской конференции с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря» (17-20 октября 2017 г.). – СПб, 2017. – С. 119–122.
105. Лапин В.И., Шатуновский М.И. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб // Успехи современной биологии. – 1981. – Т. 92, N 6. – С. 380–394.
106. Лапин Ю.Е. Сельди Белого моря как биологическое целое // Закономерности динамики численности рыб Белого моря и его бассейна. – М.: Наука, 1966. – С. 5–28.
107. Лапин Ю.Е., Похилюк В.В. О пространственной динамике поколений беломорской сельди *Clupea pallasii maris-albi* Berg. // Вопросы ихтиологии. – 1993. – Т. 33, Вып. 3. – С. 367–371.
108. Латышев Н.А., Хардин А.С., Кияшко С.И. Жирные кислоты как маркеры пищевых источников морских звезд // Доклады АН. – 2001. – Т. 380, N 5. – С. 1–3.
109. Ленинджер А. Основы биохимии. – М.: Мир, 1985. В 3-х т., Т 1. – 367 с.
110. Лизенко Е.И., Нефедова З.А., Смирнов В.И. Экологическая характеристика липидного состава икры некоторых видов рыб // Биохимия пресноводных рыб Карелии. – Петрозаводск: КФ АН СССР, 1980. – С. 6–15.
111. Лизенко Е.И., Нефедова З.А., Титова В.Ф., Стерлигова О.П. Липидный состав и биологическая роль различных групп липидов в икре и молоках

- пресноводных рыб. // Сравнительная биохимия водных животных. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. – С. 28–34.
112. Лопухин Ю.М., Арчаков А.И., Владимиров Ю.А., Коган Э.М. Холестериноз. – М.: Медицина, 1985. – 350 с.
113. Лось Д.А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. – 2001. – Т. 41. – С. 163–198.
114. Макарова И.И., Головкин М.Ю. Асимметрия источника вторичных мессенджеров – фосфатидилинозита коры головного мозга крыс при усилении геомагнитной активности // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии: Матер. конф. 13-14 дек. – М, 2001. – С. 103–104.
115. Мак-Мюррей У. Обмен веществ у человека. – М.: Мир, 1980. – 368 с.
116. Маркевич Л.Н., Коломийцева И.К. Липиды ядер нейронов и глии неокортекса при ЦНС-синдроме у крыс // Радиационная биология. Радиозэкология. – 2014. – Т. 54, N 6. – С. 582–588.
117. Махров А.А. Генетическая дифференциация популяций кумжи *Salmo trutta* L. бассейна Белого моря: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Махров Александр Анатольевич. – М, 1999. – 124 с.
118. Махров А.А. Кумжа (*Salmo trutta* L.) на северо-восточном краю ареала // Принципы экологии. – 2013. – Т. 2, N 1. – С. 5–20.
119. Мацук В.Е. Изучение некоторых физиолого-биохимических особенностей ранних периодов жизни микижи *Parasalmo mykiss*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1975. – 21 с.
120. Мельянцева В.Г. Форели водоемов Карело-Финской ССР. – Петрозаводск, 1952. – 88 с.
121. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. – Петрозаводск: Ин-т биол. КНЦ АН СССР, 1989. – 42 с.
122. Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А., Микулин Д.Е., Пьнова С.В., Полуэктова О.Т. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. – М.: Изд-во ВНИРО, 2009. – 112 с.
123. Михеев В.Н., Павлов Д.С. Поведение рыб и трофические отношения в пресноводных экосистемах // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к

- 10-летию Г.В. Никольского). Сборник статей. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – С. 178–201.
124. Мишин А.В., Евсеенко С.А., Евдокимов Ю.В. О видовом составе и распределении летнего ихтиопланктона губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, N 6. – С. 844–850.
125. Моисеенко Т.И. Водная экотоксикология. – М.: Наука, 2009. – 400 с.
126. Мурза И.Г., Христофоров О.Л. Географические особенности структуры популяций кумжи (*Salmo trutta* L.) и некоторые меры по сохранению этого вида // Матер. конфер.: Биоразнообразие Европейского Севера, Петрозаводск, 3–7 сен. 2001 г. – 2001. – С. 119–120.
127. Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinius maculatus* F. северо-западного побережья о. Шпицберген: дис. ... канд. биол. наук: 03.01.04 / Мурзина Светлана Александровна. – Петрозаводск, 2010. – 184 с.
128. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Рипатти П.О., Немова Н.Н., Маркова Л.В. Динамика жирнокислотного состава липидов в процессе эмбрионального развития атлантического лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. – 2012. – Т. 43, N 2. – С. 154–160.
129. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. – 2009. – Т. 40, N 3. – С. 208–214.
130. Мухина Н.В. Видовой состав личинок рыб, дрейфующих в район Шпицбергена. Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. – Мурманск, ПИНРО, 2004. – С. 100–109.
131. Мухина Н.В., Долгов А.В. Состав и структура ихтиоценоза Баренцева моря на ранних стадиях онтогенеза по данным российских ихтиопланктонных съемок 1959-1993 годов // Вестник Мурманского государственного университета. – 2012. – С. 818–826.
132. Мухомедьяров Ф.Б. Миграционные пути мелких беломорских сельдей на основе их мечения // Биология беломорской сельди. – СПб.: Наука, 1975. – С. 109–125.

133. Наймарк Е.Б. Исследования динамики популяций наваги и сельди Белого моря: дисс. канд. биол. наук: 03.00.10 / Наймарк Елена Борисовна. – М. ИЭМЭЖ РАН, 1992. – 182 с.
134. Немова Н.Н. Биохимические эффекты накопления ртути у рыб. – Москва, 2005. – 135 с.
135. Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. – М.: Наука, 2004. – 215 с.
136. Немова Н.Н., Мурзина С.А., Мещерякова О.В., Лысенко Л.А., Чурова М.В., Ефремов Д.А., Веселов А.Е. Эколого-биохимические механизмы раннего развития атлантического лосося *Salmo salar* из разных биотопов р. Варзуга (бассейн Белого моря) // В сборнике: Морские биологические исследования: достижения и перспективы сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции: в 3 томах. – 2016. – С. 440–443.
137. Немова Н.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Мартынова Д.М., Пеккоева С.Н., Рипатти П.О. Липидный статус двух массовых видов веслоногих рачков рода *Calanus* архипелага Земля Франца-Иосифа // Сборник статей «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации». 2014. С. 1-10.
138. Немова Н.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Рипатти П.О. Липидный статус молодежи и взрослых особей беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) // Доклады академии наук. Сер. Биохимия, биофизика, молекулярная биология. – 2015. – Т. 460, N 4. – С. 475–479.
139. Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А. Оценка динамики липидов в раннем развитии атлантического лосося *Salmo salar* // Труды Карельского научного центра РАН. – 2014. – N 5. – С. 44–52.
140. Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Павлов Д.С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молодежи атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. – 2015. – N 3. – С. 206–211.

141. Нетюхайло Л.Г., Тарасенко Л.М. Особенности липидного состава плазматических мембран тканей легких при остром эмоционально-болевым стрессе у крыс // Укр. биохим. ж. – 2001. – Т. 73, N 1. – С. 115–117.
142. Нефедова З.А. Липидный статус лосося на ранних этапах онтогенеза: автореф дис. ... канд. биол. наук: 03.01.04 / Нефедова Зинаида Анатольевна. – Харьков, 1989. – 16 с.
143. Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журнал. – 2014. – Т. 21, N 4. – С. 639–645.
144. Нефедова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Немова Н.Н. Сравнительная характеристика жирнокислотного профиля смолтов кумжи (*Salmo trutta* L.) и атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в период смолтификации (река Индера, Бассейн Белого моря) // Известия РАН. Сер. биол. – 2018. – N 2. – С. 144–149.
145. Нефедова З.А., Мурзина С.А., Руоколайнен Т.Р., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Липидный состав разных порций текучей икры атлантического лосося *Salmo salar* L. // В сборнике: Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов сборник научных статей. Российская академия наук, Отделение биол. наук РАН и др.; редкол.: Н. Н. Немова и др. – Петрозаводск, 2010. – С. 215–218.
146. Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н., Веселов А.Е. Физиолого-биохимические эффекты повышения содержания лизофосфатидилхолина в суммарных липидах личинок лосося при воздействии электрошоком // Научные труды I съезда физиологов СНГ, Сочи, Дагомыс, 19-23 сентября, 2005 г. – 2005. – Т. 1. – С. 15.
147. Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н., Кашулин Н.А. Некоторые показатели липидного обмена самок разновозрастной ряпушки *Coregonus albula* в период нагула из оз. Сямозеро (Карелия) и оз. Ковдор (Мурманская область) // Вопр. ихтиологии. – 2005. – Т. 45, N 5. – С. 689–694.
148. Николлс Дж.Г., Мартин А.Р., Валлас Б.Дж., Фукс П.А. От нейрона к мозгу. – М.: ЛКИ, 2008. – 671 с.

149. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. 2-е изд. – М.: Пищ. пром-сть, 1974. – 447 с.
150. Новиков Г.Г. Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе. – М.: Эдиториал УРСС, 2000. – 296 с.
151. Ньюсхолм Э., Старт К. Регуляция метаболизма. – Москва: Издательство «Мир», 1977. – 407 с.
152. Озернюк Н.Д. Онтогенетические температурные адаптации ферментов пойкилотермных животных // Успехи современной биологии. – 2004. – Т. 124, N 6. – С. 534–541.
153. Озернюк Н.Д. Разнообразие онтогенезов: иерархия механизмов // Онтогенез. – 2010. – Т. 41, N 5. – С. 323–324.
154. Озернюк Н.Д. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. – М., Наука, 1985. – 175 с.
155. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые) / под общ. ред. С.Я. Цалолихина. – СПб.: Наука, 2001. – 836 с.
156. Орлова А.С. Структура популяций и особенности распределения в Баренцевом и Карском морях в 2009-2011 гг. *Themisto libellula* и *T. Abyssorum* // Материалы четвертой научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы рыбохозяйственного комплекса». – М.: ВНИРО, 2013. – С. 30–35.
157. Осипов А.Г. К вопросу о происхождении современного ареала кумжи *Salmo trutta* L. (*Salmonidae*): Данные по биохимическим маркерам генов // Вопросы ихтиологии. – 1984. – Т. 24, Вып.1. – С. 11–24.
158. Павлов Д.А. Стратегия размножения рыб и динамики популяций // Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 10-летию Г.В. Никольского). Сборник статей. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – С. 217–241.
159. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Покатная миграция молоди лососевых рыб и круглоротых в бассейне реки Утхолок // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2006. – С. 112–115.

160. Павлов Д.С., Лупандин А.И., Костин В.В. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. – М.: Наука, 2007. – 213 с.
161. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллова Е.А., Кириллов П.И., Нефедова З.А., Мурзина С.А. Содержание липидов у сеголетков нерки *Oncorhynchus nerka* в период нагульной миграции (р. Озерная, Камчатка) // Доклады АН. – 2012. – Т. 445, № 1. – С. 114–117.
162. Павлов Д.С., Немова Н.Н., Нефёдова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. Липидный статус сеголеток микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. – 2010. – Т. 50, N 1. – С. 120–129.
163. Павлов Д.С., Нефедова З.А., Веселов А.Е., Немова Н.Н., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Рипатти П.О. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных микробиотопов реки Варзуга // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, N 5. – С. 679–685.
164. Павлов Д.С., Савваитова К.А. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососевых рыб (Salmonidae) // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, N 6. – С. 810–824.
165. Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. – М.: Науч. мир, 2001. – 200 с.
166. Пеккоева С.Н. Изменение липидного состава мышц и липидного мешка представителя арктической ихтиофауны люмпена пятнистого *Leptoclonus maculatus* в постэмбриональном развитии: дис. ... канд. биол. наук: 03.01.04 / Пеккоева Светлана Николаевна. – СПб, 2018. – 164 стр.
167. Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Иешко Е.П., Нефедова З.А., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н.Н. Экологические группы арктическо-бореального вида люмпена пятнистого *Leptoclonus maculatus* (Fries, 1838) в процессах роста и раннего развития // Экология. – 2018. – N 3. – С. 225–233.
168. Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Рипатти П.О., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н.Н. Экологическая роль липидов и жирных кислот в раннем постэмбриональном развитии люмпена пятнистого *Leptoclonus maculatus*

- (Fries, 1838) из Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) в зимний период // Экология. – 2017а. – N 3. – С. 186–191.
169. Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Falk-Petersen S., Berge J., Lønne O.J., Немова Н.Н. Роль фосфолипидов в развитии молоди арктическо-бореального вида *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae) // Вопросы ихтиологии. – 2017б. – Т. 57, N 4. – С. 467–471.
170. Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Липидный статус беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg Двинского залива Белого моря в осенний сезон // Труды Карельского научного центра РАН. Экспериментальная биология. – 2014. – N 5. – С. 86–94.
171. Перевозчиков А.П. Стероиды и их транспорт в развитии животных // Онтогенез. – 2008. – Т. 39, N 3. – С. 165–189.
172. Перцова Н.М., Пантюлин А.Н. Связь фауны веслоногих рачков (Copepoda, Calanoida) Белого и Баренцева морей и механизмы независимости беломорских популяций // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84, N 8. – С. 948–956.
173. Покровский А.А. Биохимические методы исследования в клинике. – М.: Медицина. 1969. – 287 с.
174. Полякова Э.Д. Регуляция содержания холестерина в клетке // Биохимия липидов и их роль в обмене веществ. – М.: Наука, 1981. – С. 120–127.
175. Полянский Ю.И. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря // Тр. ЗИН АН СССР. – 1955. – Т. 19. – С. 5–170.
176. Примаков И.М. Механизмы формирования пространственно-временной организации сообществ мезозoopланктона Белого моря: монография. – Санкт-Петербург: ЗИН, 2012. – 134 с.
177. Примаков И.М., Бергер В.Я. Продукция планктонных ракообразных в Белом море // Биология моря. – 2007. – Т. 33, N 5. – С. 356–360.
178. Примаков И.М., Кузнецова Е.А. Пространственное распределение летнего зоопланктона Белого и юго-восточной части Баренцева моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы XI Всероссийской конференции с международным участием. – СПб.: ЗИН РАН, 2010. – С. 142–143.

179. Проказова Н.В., Звезда Н.Д., Коротаева А.А. Влияние лизофосфатидилхолина на передачу трансмембранного сигнала внутрь клетки // Биохимия. – 1998. – Т. 63, Вып. 1. – С. 38–46.
180. Рабинерсон А.И. Материалы по исследованию беломорской сельди // Тр. НИИ по изучению севера. – 1925. – Вып. 25. – С. 34–47.
181. Рабинович А.Л. Температурная зависимость конформационных свойств олигомерных цепей природных липидов: компьютерное моделирование // Биофизика. – 2008. – Т. 53, Вып. 3. – С. 426–433.
182. Рабинович А.Л., Корнилов В.В., Балабаев Н.К., Леермакерс Ф.А.М., Филиппов А.В. Свойства бислоев ненасыщенных фосфолипидов: влияние холестерина // Биологические мембраны. – 2007. – Т. 24, N 6. – С. 490–505.
183. Рабинович А.Л., Рипатти П.О. О конформационных свойствах и функциях докозагексаеновой кислоты // Доклады АН СССР. – 1990. – Т. 314, N 3. – С. 752–756.
184. Рабинович А.Л., Рипатти П.О. Полиненасыщенные углеводородные цепи липидов: структура, свойства, функции // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 114, Вып. 5. – С. 581–594.
185. Радченко В.В., Меркулова М.И., Шуваева Т.М. и др. Функциональная экспрессия и свойства Sec 14 p- подобного белка с молекулярной массой 45 кДа из обонятельного эпителия крысы // Биохимия. – 2005. – Т. 70, Вып.12. – С. 1631–1638.
186. Радченко О.А. Время эволюции бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei (Perciformes) по данным об изменчивости ДНК // Вопросы ихтиологии. – 2016. – Т. 42, N 5. – С. 359–367.
187. Радченко О.А. Систематика и филогения бельдюговидных рыб подотряда Zoarcoidei (Pisces, Perciformes): дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.06; 03.02.07 / Радченко Ольга Аркадьевна. – Москва, 2015. – 435 с.
188. Радченко О.А., Черешнев И.А., Петровская А.В. Генетическая дифференциация видов и таксономическая структура надсемейства Stichaeoidea (Perciformes: Zoarcoidei) // Биология моря. – 2014. – Т. 40, N 6. – С. 481–492.
189. Расторгуев С.М., Недолужко А.В., Груздева Н.М., Булыгина Е.С., Цыганкова С.В., Ощепков Д.Ю., Мазур А.М., Прохорчук Е.Б., Скрыбин К.Г. Изучение генной экспрессии при адаптации к гипотоническим условиям на примере трехиглой

- колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) // Acta Naturae (русскоязычная версия). – 2018. – Vol. 1. – P. 70–78.
190. Регеранд Т.И., Нефедова З.А., Тойвонен Л.В., Дубровина Л.В., Вуори К.-М., Маркова Л.В., Руоколайнен Т.Р. Липидный метаболизм личинок ручейников при низких значениях рН среды // Онтогенез. – 2002. – Т. 33, N 4. – С. 286–292.
191. Репкина Т.Ю., Зарецкая Н.Е., Субетто Д.А. Потахин М.С., Кунгаа М.Ч., Новикова А.В., Леонтьев П.А. Морфодинамика берегов северо-запада Онежского полуострова Белого моря в голоцене. Губа Конюхова // Труды КарНЦ РАН. – 2018. – N 1. – С. 3–22.
192. Решетников Ю.С. Ихтиофауна Арктики // Современные исследования ихтиофауны арктических и южных морей европейской части России. – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2007. – С. 7–33.
193. Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., Цепкий Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Дгебуалзе Ю.Ю., Рубан Г.И., Королев В.В. Атлас пресноводных рыб России. – Т. 1. М.: Наука, 2012. – 379 с.
194. Рипатти П.О., Кауфман Б.З., Руоколайнен Т.Р., Маркова Л.В. Состав фосфолипидов и жирных кислот общих липидов некоторых брюхоногих моллюсков // Межд. конф.: Биоразнообразии Европейского Севера. Тез докл. – Петрозаводск, 2001. – С. 147–148.
195. Ручьев М.А., Ефремов Д.А., Веселов А.Е. Воспроизводство кумжи (*Salmo trutta* L.) и атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в малых реках (бассейн Белого моря) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2018. – N 4. – С. 124–135.
196. Рыбы Белого моря / под ред. К.А. Алтухова и др. – Петрозаводск: Государственное издательство Карельской АССР, 1958. – 162 с.
197. Рыжков Л.П. Морфофизиологические закономерности и трансформации вещества и энергии в раннем онтогенезе пресноводных лососевых рыб. – Петрозаводск: Карелия, 1976. – 288 с.
198. Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Мордасова Н.В. Гидрохимические особенности биопродуктивности и продукционно-деструкционные процессы в Белом море // Система Белого моря. Т. 2. Водная толща и взаимодействующие с

- ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. – М.: Научный мир, 2012. – С. 433–473.
199. Саутин Ю.Ю. Проблема регуляции адаптационных изменений липогенеза, липолиза и транспорта липидов у рыб // Успехи современной биологии. – 1989. – Т. 107, №1. – С. 131–147.
200. Световидов А.Н. Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые (Clupeidae). – Т. 2, Вып. 1. М. – Л.: Наука, 1952. – 331 с.
201. Семенов Д.Ю. Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteiformes, Gasterosteidae) – новый вид в ихтиофауне Куйбышевского водохранилища // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52, N 5. – С. 607–609.
202. Семёнова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Новиков Г.Г. Анализ аллозимной изменчивости у сельдей *Clupea pallasii* Белого и Баренцева морей // Вопросы ихтиологии. – 2009. – Т. 49, N 3. – С. 354–371.
203. Семенова А.В., Карпов А.К., Андреева А.П., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Темпоральная стабильность популяционно-генетической структуры беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* // Генетика. – 2016. – Т. 52, N 12. – С. 1428–1436.
204. Сергеева М.Г., Варфоломеева А.Т. Каскад арахидоновой кислоты. – М.: Народное образование, 2006. – 256 с.
205. Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. – Л.: Наука, 1983. – 240 с.
206. Сидоров В.С., Лизенко Е.И. Сравнительно-эволюционное исследование липидов у пресноводных рыб // В кн.: Эволюционная биохимия и происхождение жизни. Тез. Всесоюз. конф. – Ереван, 1978. – С. 67–68.
207. Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. – Петрозаводск: Карел. Фил. АН СССР, 1972. – Вып.1. – С. 152–163.
208. Скворцова Т.А. Хромосомные комплексы беломорской сельди *Clupea harengus pallasii n. maris-albi* Berg, и салаки *Clupea harengus harengus n. membras* L. // Исследования фауны морей. Т. 16. Биология беломорской сельди. – Л.: Наука, 1975. – С. 15–18.

209. Смирнов Ю.А. Географическое распространение озерного лосося *Salmo Salar L. morpha sebago* (Girard) // Лососевые (Salmonidae) Карелии, Вып. 1. – Петрозаводск, 1972. – С. 5–19.
210. Смирнов Ю.А. Пресноводный лосось. Экология, воспроизводство, использование. – Л.: Наука, 1979. – 154 с.
211. Смирнов Ю.А., Шустов Ю.А., Хренников В.В. Характеристика поведения и питания молоди онежского лосося *Salmo salar L. morpha sebago* (Girard) в зимний период // Вопросы ихтиологии. – Т. 16, Вып. 3. – С. 557–559.
212. Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы залива Петра Великого – Владивосток: Дальнаука, 2009. – 376 с.
213. Стасенков В.А. Сельдь. Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование. Исследования фауны морей. – Т. 69 (77). – СПб.: ЗИН РАН, 2012. – С. 159–164.
214. Сущик Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журнал общей биологии. – 2008. – Т. 69, N 4. – С. 299–316.
215. Тагизадэ В. Особенности морфо-генетической изменчивости молоди кумжи из рек Ирана: дис...канд. биол. наук: 03.00.10 / Тагизадэ Вахид. – Москва, 2007. – 148 с.
216. Тойвонен Л.В., Нефедова З.А., Сидоров В.С., Рипатти П.О. Изменение липидного состава печени и хрусталиков глаз семги при катаракте // Прикладная биохимия и микробиология. – 1995. – Т. 31, N 5. – С. 571–575.
217. Трошков В.А., Македонская И.Ю., Отченаш Н.Г. Сезонная и многолетняя изменчивость биопродуктивности пелагиали Онежского залива Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: сб. материалов XII Междунар. конф. с элементами шк. для молодых ученых и аспирантов. – Петрозаводск, 2013. – С. 300–303.
218. Финагин Л.К. Обмен холестерина и его регуляции. – Киев, 1980. – С. 11–16.
219. Флеминг Я. Размножение атлантического лосося // В кн.: Атлантический лосось. Глава 2. Онтогенез атлантического лосося. – СПб.: Наука, 1998. – С. 117–142.

220. Флинт М.В. Биоресурсы арктических морей России: влияние природных изменений и антропогенных воздействий, научные основы и перспективы охраны // Научно-технические проблемы освоения Арктики. – М.: Наука, 2014. – С. 48–59.
221. Фролов С.Б. Состояние запасов и перспективы использования беломорской сельди // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции: в 3 томах. – Издательство: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. – С. 468–470.
222. Хотимченко Ю.С., Ковалев В.В., Савченко О.В., Зиганшина О.А. Физико-химические свойства, физиологическая активность и применение альгинатов - полисахаридов бурых водорослей // Биология моря. – 2001. – Т. 27, № 3. – С. 151–162.
223. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. – М.: Мир, 1988. – 568 с.
224. Хренников В.В. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые реки Онежского озера. Биологический режим, использование. – Л.: Наука, 1978. – С. 41–50.
225. Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабор. Дело. – 1971. – N 8. – С. 490–493.
226. Чертопруд М.В. Структурная изменчивость литореофильных сообществ макробентоса // Журнал общей биологии. – Т. 68, N 6. – С. 424–434.
227. Шатских Е.В., Лайус Д.Л., Иванова Т.С. Биотопическая приуроченность молоди трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. в естественных и экспериментальных условиях // Вестник СПбГУ. – Вып. 4, N 3. – СПб, 2010. – С. 61–70.
228. Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. – М.: Наука, 1980. – 283 с.
229. Шатуновский М.И., Рубан Г.И. Изменчивость репродуктивных стратегий у атлантической трески *Gadus morhua* L // Успехи современной биологии. – 2013. – Т. 133, N 4. – С. 367–377.
230. Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря. – М., Л.: изд-во АН СССР, 1950. – 370 с.

231. Шталь Э. Хроматография в тонких слоях. – М.: Мир, 1965. – 508 с.
232. Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. – М.: Изд-во «Пищевая промышленность», 1972. – С. 368.
233. Шульман Г.Е. Экологическая физиология и биохимия черноморских гидробионтов в начале XXI века // Экология моря. – 2001. – Т. 57. – С. 68–74.
234. Шульман Г.Е., Юнева Т.В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб (обзор) // Экологическая физиология и биохимия водных животных. – 1990. – Т. 26, N 4. – С. 43–51.
235. Шульман Г.Е., Яковлева К.К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, N 4. – С. 529–540.
236. Шустов Ю.А. Особенности роста молоди кумжи *Salmo trutta* L. в водоемах европейского севера России // Труды Карельского научного центра РАН. – 2012. – С. 94–101.
237. Шустов Ю.А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. – СПб.: Наука, 1995. – 161 с.
238. Шустов Ю.А. Экология молоди атлантического лосося. – Петрозаводск: Карелия, 1983. – 152 с.
239. Шустов Ю.А., Барышев И.А., Белякова Е.И. Особенности питания атлантического лосося *Salmo salar* L. в субарктической реке Варзуга и ее малых притоках (Кольский полуостров) // Биология внутренних вод. – 2012. – N 3. – С. 66–70.
240. Шустов Ю.А., Белякова Е.Н., Веселов А.Е. Сезонные особенности питания рыб в кумжевой реке Большая Уя (бас. Онежского озера) // Принципы экологии. – 2013. – № 4. – С. 57–69.
241. Шустов Ю.А., Веселов А.Е. Питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. *morpha lacustris* в водоемах национального парка Паанаярви // Труды Карельского научного центра РАН. Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Выпуск 11.– 2007. – С. 142–146.
242. Шустов Ю.А., Веселов А.Е. Современное состояние и пути сохранения озерной кумжи *Salmo trutta m. Lacustris* L. в водоемах Карелии // Лососевидные рыбы Восточной Феноскандии. – Петрозаводск, 2005. – С. 198–210.

243. Шустов Ю.А., Хренников В.В. К характеристике питания и взаимоотношений молоди лосося *Salmo salar morpha* Sebago (Girald) с кормовой базой рек // Лососевые (Salmonidae) Карелии. – Петрозаводск, 1976. – С. 150–158.
244. Щепкина А.М., Трусевич В.В., Павловская Т.Я. Особенности липидного состава у некоторых представителей массовых видов тропического зоопланктона из Атлантического и Индийского океанов // Экология моря. – 1991. – Т. 38. – С. 84–88.
245. Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря / Под общ. ред. Немовой Н.Н. – Петрозаводск: РИО КарНЦ РАН, 2016. – 205 с.
246. Юнева Т.В., Забелинский С.А., Дацык Н.А., Щепкина А.М., Никольский В.Н., Шульман Г.Е. Влияние качественного состава пищи на содержание липидов и незаменимых жирных кислот в теле черноморского шпрота *Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) // Вопросы ихтиологии. – 2016. – Т. 56, N 3. – С. 304–313.
247. Юнёва Т.В., Забелинский С.А., Никольский В.Н., Щепкина А.М., Бат Л., Кая Я., Сейхан К., Шульман Г.Е. Идентификация азовской и черноморской хамсы в Черном море у берегов Украины и Турции в промысловый период 2006–2012 гг. на основе содержания в фосфолипидах докозагексаеновой кислоты // Морской экологический журнал. – 2014. – Т. 13, N 2. – С. 82–89.
248. Юнева Т.В., Никольский В.Н., Забелинский С.А., Щепкина А.М., Булли Л.И., Шульман Г.Е. Межгодовая изменчивость содержания липидов и жирных кислот у азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* (Engraulidae) в период современного осолонения Азовского моря // Вопросы ихтиологии. – 2019. – Т. 59, N 1. – С. 94–102.
249. Юнева Т.В., Шульман Г.Е., Чебанов Н.А., Щепкина А.М. Содержание докозагексаеновой кислоты в липидах самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период нереста // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1987. – Т. 23, N 6. – С. 707.
250. Aarsman A.J., van den Bosch H. Does de novo synthesis of lysophosphatidylcholine occur in rat lung microsome? // Biochim. Biophys. Acta. – 1980. – Vol. 620, N 3. – P. 410–417.

251. Abollo E., Gestal C., López A., González A.F., Guerra A., Pascual S. Squid as trophic bridges for parasite flow within marine ecosystems: the case of *Anisakis simplex* (Nematoda: Anisakidae), or when the wrong way can be right // Afr J Mar Sci. – 1998. – Vol. 20. – P. 223–232.
252. Ackman R.G. Nutritional composition of fats in seafoods // Progr. Food Nutr. Sci. – 1989. – N 13. – P. 161–241.
253. Adams C.E., Huntingford F.A. Growth, maturation and reproductive investment in Arctic charr // Journal of Fish Biology. – 1997. – Vol. 51(4). – P. 750–759.
254. Albers C.S., Kattner G., Hagen W. The compositions of wax esters, triacylglycerols and phospholipids in Arctic and Antarctic copepods: evidence of energetic adaptations // Mar. Chem. – 1996. – Vol. 55. – P. 347–358.
255. Almáida-Pagan P.F., Sanchez A.L., Tocher D.R. Changes in mitochondrial membrane composition and oxidative status during rapid growth, maturation and aging in zebrafish, *Danio rerio* // Biochimica et Biophysica Acta. – 2014. – Vol. 1841, N 7. – P. 1003–1011.
256. Anderson H.A., Hiltbold E.M., Roche P.A. Concentration of MHC class II molecules in lipid rafts facilitates antigen presentation // Nat. Immunol. – 2000. – Vol. 1. – P. 156–162.
257. Antonny B. Mechanisms of membrane curvature sensing // Annual review of biochemistry. – 2011. – Vol. 80. – P. 101–123.
258. Antonny B., Vanni S., Shindou H., Ferreira T. From zero to six double bonds: phospholipid unsaturation and organelle function // Trends in Cell Biology. – 2015. – Vol. 25, N 7. – P. 427–436.
259. Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarroni A.F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. – 1996. – Vol. 37. – P. 684–689.
260. Arnkværn G., Daase M., Eiane K. Dynamics of coexisting *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* populations in a high-Arctic fjord // Polar Biol. – 2005. – Vol. 28. – P. 528–538.
261. Arts M.T., Ackman R.G., Holub B.J. “Essential fatty acids” in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2001. – Vol. 58. – P. 122–137.

262. Arts M.T., Brett M.T., Kainz M.J. Lipids in aquatic ecosystems. – New York: Springer, 2009. – 377 p.
263. Arts M.T., Kohler C.C. Health and conditions in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response // Lipids in Aquatic ecosystems (Arts, M.T., Brett, M.T., Kainz, M.J., Eds.) – Dordrecht; Heidelberg; London, New York, USA: Springer, 2009. – P. 237–257.
264. Auel H., Hagen W. Mesozooplankton community structure, abundance and biomass in the central Arctic ocean // Mar. Biol. – 2002. – Vol. 140. – P. 1013–1021.
265. Austreng E., Skrede A., Eldegard A. Digestibility of fat and fatty acids in rainbow trout and mink // Aquaculture. – 1980. – Vol. 19. – P. 93–95.
266. Bailey R.G. Observations in the nature and importance of organic drift in a Devon river // Hydrobiol. – 1966. – Vol. 27, N 3-4. – P. 353–367.
267. Baker J.A., Wund M.A., Heins D.C., King R.W., Reyes M.L., Foster S.A. Life history plasticity in female threespine stickleback // Heredity. – 2015. – Vol. 115, N 4. – P. 322–334.
268. Bakes M.J., Elliott N.G., Green G.J., Nichols P.D. Variation in lipid composition of some deep-sea fish (Teleostei: Oreosomatidae and Trachichthyidae) // Comp. Biochem. Physiol. – 1995. – Vol. 111B, N 4. – P. 633–642.
269. Bakhvalova A.E., Ivanova T.S., Ivanov M.V., Demchuk A.S., Movchan E.A., Lajus D.L. Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. – 2016. – N 3. – P. 317–334.
270. Balasubramanian K.A., Nalini S., Manohar M. Nonesterified fatty acids and lipid peroxidation // Mol. Cell. Biochem. – 1992. – Vol. 111. – P. 131–135.
271. Balla T., Szentpetery Z., Kim Y.J. Phosphoinositide Signaling: New Tools and Insights // Physiology. – 2009. – Vol. 24. – P. 231–244.
272. Banaimoon S.A. Fatty acids in marine macroalgae from Southern Yemen (Hadramout) including occurrence of eicosatetraenoic (20:4) and eicosapentaenoic (20:5) acids // Bot Mar. – 1992. – Vol. 35. – P. 165–168.
273. Barak S., Fischer G., Rivney B. On the mechanism of sphingomyelin interaction with solubilized membrane proteins // Membrane Biochem. – 1998. – Vol. 7, № 3. – P. 153–173.

274. Bell J.G., Sargent J.R. Arachidonic acid in aquaculture feeds: Current status and future opportunities // *Aquaculture*. – 2003. – Vol. 218. – P. 491–499.
275. Bell J.G., Tocher D.R., Henderson R.J., Dick J.R., Crampton V.O. Altered Fatty Acid Compositions in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Fed Diets Containing Linseed and Rapeseed Oils Can Be Partially Restored by a Subsequent Fish Oil Finishing Diet // *J. Nutr.* – 2003. – Vol. 133. – P. 2793–2801.
276. Bell J.G., Tocher D.R., MacDonald F.M., Sargent J.R. Effect of diets rich in linoleic (18:2n-6) and α -linolenic (18:3n-3) acids on the growth, lipid class and fatty acid composition and eicosanoid production in juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 1994. – Vol. 13, N 2. – P. 105–118.
277. Bell M., Batty R., Dick J.R., Fretwell K., Navarro J.C., Sargent J.R. Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs vision at low light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.) // *Lipids*. – 1995. – Vol. 30. – P. 443–449.
278. Bell M.V. Molecular species analysis of phosphoglycerides from the ripe roes of cod (*Gadus morhua*) // *Lipids*. – 1989. – Vol. 24. – P. 585–588.
279. Bell M.V., Dick J.R., Buda Cs. Molecular specialization of fish sperm phospholipids: large amounts of dipolyunsaturated phosphatidylserine // *Lipids*. – 1997. – Vol. 32, N 10. – P. 1085–1091.
280. Bell M.V., Dick J.R., Porter A.E. Biosynthesis and tissue deposition of docosahexaenoic acid (22:6(n-3)) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // *Lipids*. – 2001. – Vol. 36, N 10. – P. 1153–1159.
281. Bell M.V., Sargent J.R. Lipid nutrition and fish recruitment // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1996. – Vol. 134. – P. 315–316.
282. Bell M.V., Tocher D.R. Molecular species composition of the major phosphoglycerides in brain and retina from trout: Occurrence of high levels of di-(n-3) polyunsaturated fatty acid species // *Biochem. J.* – 1989. – Vol. 264. – P. 909–914.
283. Benistant C., Achard F., Ben Slama S., Lagarde M. Docosapentaenoic acid (22:5n-3): metabolism and effect on prostacyclin production in endothelial cells // *Prost Leukotr Essent Fatty Acids*. – 1996. – Vol. 55, Iss. 4. – P. 287–292.
284. Beppu F., Yasuda K., Okada A., Hirosaki Y., Okazaki M., Gotoh N. Comparison of the distribution of unsaturated fatty acids at the sn-2 position of phospholipids and

- triacylglycerols in marine fishes and mammals // *Journal of Oleo science*. – 2017. – Vol. 66, Issue 11. – P. 1217-1227.
285. Berge J., Renaud P.E., Darnis G., Cottier F., Last K.S., Gabrielsen T.M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski J.M., Leu E., Moline M.A., Nahrgang J., Søreide J.E., Varpe Ø., Lønne O.J., Daase M., Falk-Petersen S. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night. *Progress in Oceanography*. – 2015. – Vol. 139. – P. 258–271.
286. Berge J., Varpe O., Moline M.A., Wold A., Renaud P.E., Daase M., Falk-Petersen S. Retention of ice-associated amphipods: possible consequences for an ice-free Arctic Ocean // *Biology Letters*. – 2012. – Vol. 8. – P. 1012–1015.
287. Berge J-P., Barnathan G. Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects // *Adv. Biochem. Engin. Biotechnol.* – 2005. – Vol. 96. – P. 49–125.
288. Berridge M.J. Inositol Triphosphate and Diacylglycerol: Two Interacting Second Messengers // *Ann. Rev. Biochem.* – 1987. – Vol. 56. – P. 159–193.
289. Bjerkeng B., Storebakken T., Wathne E. Cholesterol and short-chain fatty acids in diets for Atlantic salmon *Salmo salar* (L.): effects on growth, organ indices, macronutrient digestibility, and fatty acid composition // *Aquacul Nutr.* – 1999. – Vol. 5. – P. 181–191.
290. Björnsson B.T., Stefansson S.O., McCormick S.D. Environmental endocrinology of salmon smoltification // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 2011. – Vol. 170. – P. 290–298.
291. Blend C.K., Dronen N.O. A review of the genus *Helicometra* Odhner, 1902 (Digenea: Opecoelidae: Plagioporinae) with a key to species including *Helicometra overstreeti* n. sp. from the cusk-eel *Luciobrotula corethromycter* Cohen, 1964 (Ophidiiformes: Ophidiidae) from the Gulf of Mexico // *Mar Biodivers.* – 2015. – Vol. 45. – P. 183–270.
292. Boissonnot L., Niehoff B., Hagen W., Søreide J.E., Graeve M. Lipid turnover reflects life-cycle strategies of small-sized Arctic copepods // *Journal of Plankton Research*. – 2016. – Vol. 38, N 6. – P. 1420–1432.
293. Boschker H.T.S., Middelburg J.J. Stable isotopes and biomarkers in microbial ecology // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2002. – Vol. 40, Iss. 2. – P. 85–95.

294. Bradbury J. Docosahexaenoic Acid (DHA): An Ancient Nutrient for the Modern Human Brain // *Nutrients*. – 2011. – Vol. 3, N 5. – P. 529–554.
295. Bray R.A., Gibson D.I. The Acanthocolpidae (Digenea) of fishes from the north-east Atlantic: the status of *Neophasis* Stafford, 1904 (Digenea) and a study of North Atlantic form. // *Syst Parasitol.* – 1991. – Vol. 19. – P. 95–117.
296. Brett M.T., Muller-Navarra D.C. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes // *Freshwater Biology*. – 2003. – <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00220.x>
297. Brooks S., Clark G.T., Wright S.M., Trueman T.J., Postle A.D., Cossins A.R., Maclean N.M. Electrospray ionization mass spectrometric analysis of lipid restructuring in the carp (*Cyprinus carpio* L.) during cold acclimation // *Journal of Experimental Biology*. – 2002. – Vol. 205. – P. 3989–3997.
298. Brooks S.P.J., Storey K.B. Protein kinase C from rainbow trout brain: identification and characterization of three isozymes // *Biochemistry and Molecular Biology International*. – 1998. – Vol. 44, N 2. – P. 259–267.
299. Budge S.M., Parrish C.C. Lipid biogeochemistry of plankton, settling matter and sediments, in Trinity Bay, Newfoundland. II. Fatty acids // *Org. Geochem.* – 1998. – Vol. 29. – P. 1547–1559.
300. Busch A.K., Gurisik E., Cordery D.V., Sudlow M., Denyer G.S., Laybutt D.R., Hughes W.E., Biden T.J. Increased fatty acid desaturation and enhanced expression of stearoyl coenzyme A desaturase protects pancreatic b-cells from lipoapoptosis // *Diabetes*. – 2005. – Vol. 54. – P. 2917–2924.
301. Bush A.D., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis, revised // *J Parasitol.* – 1997. – Vol. 84. – P. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
302. Buzzi M., Henderson R.J., Sargent J.R. The desaturation and Elongation of Linolenic Acid and Eicosapentaenoic acid by Hepatocytes and Liver Microsomes from Rainbow Trowt (*Oncorhynchus mykiss*) Fed Diets Containing Fish Oil or Olive Oil // *Biochim Biphys Acta*. – 1996. – Vol. 1299. – P. 235–244.
303. Byelashov O.A., Sinclair A.J., Kaur G. Dietary sources, current intakes, and nutritional role of omega-3 docosapentaenoic acid // *Lipid technology*. – 2015. – Vol. 27, Iss. 4. – P. 79–82.

304. Byrkjedal I, Høyne Å. Distribution of demersal fish in the south-western Barents // *Sea. Pol Res.* – 2007. – Vol. 26. – P. 135–151.
305. Cahu C., Infante J.Z., Takeuchi T. Nutritional components affecting skeletal development in fish larvae // *Aquaculture.* – 2003. – Vol. 227, Iss. 1–4. – P. 245–258.
306. Carta G., Angioni E., Murru E., Melis M.P., Spada S., Banni S. Modulation of lipid metabolism and vitamin A by conjugated linoleic acid // *Prostaglandins Leukot Essent Fatty Acids.* – 2002. – Vol. 67(2-3). – P. 187–191.
307. Cartes J.E., Sorbe J.C. Aspects of population structure and feeding ecology of the deep-sea mysid *Boreomysis arctica*, a dominant species in western Mediterranean slope assemblages // *Journal of plankton research.* – 1998. – Vol. 10. – P. 2273–2290.
308. Chapelle S., Chantraine J.M., Pequeux A. Gill phospholipids of mitochondria in euryhaline crustaceans as related to changes in environmental salinity // *Biochemical systematic ecology.* – 1982. – Vol. 10. – P. 65–70.
309. Churova M.V., Murzina S.A., Meshcheryakova O.V., Nemova N.N. Metabolic enzymes activity and histomorphology in the liver of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and pike (*Esox lucius* L.) inhabiting a mineral contaminated lake // *Environmental Science and Pollution Research.* – 2014. – Vol. 21, N 23. – C. 13342–13352.
310. Chyb S., Raghu P., Hardle R.C. Polyunsaturated fatty acids activate the *Drosophyla* light-sensitive channels TRP and TRPL // *Nature.* – 1999. – Vol. 397. – P. 255–259.
311. Clark G.F., Stark J.S., Johnston E.L., Runcie J.W., Goldsworthy P.M., Raymond B., Riddle M.J. Light-driven points in polar ecosystems // *Global Change Biology.* – 2013. – Vol. 19. – P. 3749–3761.
312. Clarke A., Doherty N., DeVries A.L., Eastman J.T. Lipid content and composition of three species of Antarctic fish in relation to buoyancy // *Polar Biology.* – 1984. – Vol. 3, Iss. 2. – P. 77–83.
313. Collett R. Meddelelser Om Norges Fiske i Aarene 1875-78 // *Forh. Vidensk. Selsk. Krist.* – 1880. – Vol. 1. – P. 1–107.
314. Connelly T.L., Deibel D., Parrish C.C. Trophic interactions in the benthic boundary layer of the Beaufort Sea shelf, Arctic Ocean: Combining bulk stable isotope and fatty acid signatures // *Progress in Oceanography.* – 2014. – Vol. 120. – P. 79–92.

315. Copeman L.A., Parrich C.C., Brown J.A., Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment // *Aquaculture*. – 2002. – Vol. 210. – P. 285–304.
316. Copeman L.A., Parrish C.C. Marine lipids in cold coastal ecosystem: Gilbert Bay, Labrador. *Mar. Biol.* – 2003. – Vol. 143. – P. 1213–1227.
317. COSEWIC (Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada) (2003) COSEWIC Assessment and update status report on the pighead prickleback (*Acantholumpenus mackayi*) in Canada. <http://dsp-psd.pwgsc.gc.ca/Collection/CW69-14-356-2004E.pdf>
318. Cossins A.R., Prosser C.L. Evolutionary adaptation of membranes to temperature // *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*. – 1978. – Vol. 75(4). – P. 2040–2043.
319. Coutteau P., Geurden I., Camara M.R., Bergot P., Sorgeloos P. Review on the dietary effects of phospholipids in fish and crustacean larviculture // *Aquaculture*. – 1997. – N 155. – P. 149–164.
320. Cowey C.B., Bell J. G., Knox D., Fraser A., Youngson A. Lipids and lipid antioxidant systems in developing eggs of salmon (*Salmo salar*) // *Lipids*. – 1985. – Vol. 20, N 9. – P. 567–572.
321. Crockett E.L. Cholesterol Function in Plasma Membranes from Ectotherms: Membrane-Specific Roles in Adaptation to Temperature // *Integrative and Comparative Biology*. – 1998. – Vol. 38, Issue 2. – P. 291–304.
322. Crook T.H., Tinklenberg J., Yesavage J., Petrie, W., Nunzi, M. G., Massari, D. C. Effects of phosphatidylserine in age-associated memory impairment // *Neurol.* – 1991. – Vol. 41. – P. 644–649.
323. Crozier L.G., Hutchings J.A. Plastic and evolutionary responses to climate change in fish // *Evolutionary applications*. – 2014. – Vol. 7(1). – P. 68–87.
324. Dahl T.M., Falk-Petersen S., Gabrielsen G.W. Lipids and stable isotopes in common eider, black-legged kittiwake and northern fulmar: A trophic study from an Arctic fjord // *Marine Ecology Progress Series*. – 2003. – Vol. 256. – P. 257–269. DOI: 10.3354/meps256257

325. Daikoku T., Yano I., Masuf M. Lipid and fatty acid composition and their changes in the different organs and tissues of guppy *Poecilia reticulata* on sea water adaptation // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1982. – Vol. 73A, N 2. – P. 167–174.
326. Daleke D.L. Regulation of transbilayer plasma membrane phospholipid asymmetry // *J. Lipid Res.* – 2003. – Vol. 44, N 2. – P. 233–242.
327. Dalsgaard J., St John M., Kattner G., Muller-Navarra D., Hagen W. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // *Advances in Marine Biology.* – 2003. – Vol. 46. – P. 225–340.
328. Daum G. Lipids of Mitochondria // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1985. – Vol. 822. – P. 1–42.
329. Davis A.D., Weatherby T., Hartline D., Lenz P. Myelin-like sheaths in copepod axons // *Nature.* – 1999. – Vol. 398(6728):571 DOI: 10.1038/19212
330. Dawidowicz E.A. Dynamics of Membrane Lipid Metabolism and Turnover // *Ann. Rev. Biochim.* – 1987. – Vol. 56. – P. 43–61.
331. Delyamure S.L., Skrjabin A.S., Serdukov A.M. Diphyllbothriata—flatworm parasites of man, mammals and birds // *Essentials of Cestodology*, Vol. XI. – Moscow: Nauka, 1985.
332. Demchuk A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Polaykova N.V., Mas-Marti E., Lajus D.L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* – 2015. – Vol. 95, N 8. – P. 1635–1643.
333. Denoux C., Martin-Creuzburg D., Koussoroplis A-M., Perriere F., Desvillettes C., Bourdier G., Bec A. Phospholipid-bound eicosapentaenoic acid (EPA) supports higher fecundity than free EPA in *Daphnia magna* // *Journal of Plankton Research.* – 2017. – Vol. 39, Issue 5. – P. 843–848.
334. Descroix A., Desvillettes C., Bec A., Martin P., Bourdier G. Impact of macroinvertebrate diet on growth and fatty acid profiles of restocked 0+ Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from a large European river (the Allier) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences.* – 2010. – Vol. 67, N 4. – P. 659–672.
335. Desvillettes C., Bourdier G., Breton J.C. Changes in lipid class and fatty acid composition during development in pike (*Esox lucius* L.) eggs and larvae // *Fish Physiol. Biochem.* – 1997. – N 16. – P. 381–393.

336. DeVries A.L., Eastman J.T. Lipid sacs as a buoyancy adaptation in an Antarctic fishes // *Nature*. – 1978. – Vol. 271. – P. 352–353.
337. Di Prisco G., Verde C. Adaptation and evolution in marine environments, Vol. 1: The impacts of global change on Biodeversity. – Springer Science and Bussines, Media, 2012. – 224 p.
338. Dogiel V.A. Ecology of the parasites of freshwater fishes // In: Dogiel V.A., Petrushevski G.K., Polyanski Yu.I. (eds) *Parasitology of Fishes*. – Edinburgh and London: Oliver and Boyd Ltd, 1961. – P. 384.
339. Dolgov A.V. Some aspects of biology of non-target fish species in the Barents Sea. ICES C.M. – 1994. – Vol. 12. – P. 23.
340. Dosdat A., Metailler R., Desbruyeres E., Huelvan C. Comparison of brown trout (*Salmo trutta*) reared in fresh water and sea water to freshwater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): I. Growth and nitrogen balance // *Aquat. Living Resour.* – 1997. – Vol. 10. – P. 157–167.
341. Downer R.G.H. Lipid metabolism // *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology (Biochemistry)*. – 1985. – Vol. 10. – P. 77–113.
342. Dunstan G.A., Volkman J.K., Barret S.M., Leroi J., Jeffrey S.W. Essential polyunsaturated fatty acids from 14 species of diatom // *Phytochemistry*. – 1994. – Vol. 35. – P. 155–161.
343. Eastman J.T. Lipid storage systems and the biology of two neutrally buoyant Antarctic Notothenioid fishes // *Comparative biochemistry and physiology*. – 1988. – Vol. 90B. – P. 529–537.
344. Eastman J.T., DeVries A.L. Buoyancy adaptations in a swimbladderless Antarctic fish // *J. Morphol.* – 1981. – N 167. – P. 91–10.
345. Eastman J.T., DeVries A.L. Ultrastructure of the Lipid Sac Wall in the Antarctic Notothenioid Fish *Pleurogramma antarcticum* // *Polar Biol.* – 1989. – N 9. – P. 333–335.
346. El Balibi M., Brichon G., Zwingelstein G. Sphingomyelin metabolism is linked to salt transport in the gills of euryhaline fish // *Lipids*. – 1996. – Vol. 31, N 4. – P. 385–392.
347. Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // *S.A. Med. J.* – 1974. – Vol. 48, N 7. – P. 250–356.

348. Engström-Öst J., Lehtiniemi M., Jónasdóttir S.H., Viitasalo M. Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity // Ecology of Freshwater Fish. – 2005. – Vol. 14. – P. 385–393.
349. Ernst R., Ejsing C.S., Antonny B. Homeoviscous adaptation and the regulation of membrane lipids // JMB. – 2016. – Vol. 428, Is. 24. – P. 4776–4791. doi: 10.1016/j.jmb.2016.08.013.
350. Fahl K., Kattner G. Lipid content and fatty acid composition of algal communities in sea-ice and water from the Weddell Sea (Antarctica) // Polar Biol. – 1993. – Vol. 13. – P. 405–409.
351. Falk-Petersen S., Falk-Petersen I-B., Sargent J.R. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish *Lumpenus maculatus* Fries, 1838 // Sarsia. – 1986. – N 71. – P. 1–6.
352. Falk-Petersen S., Hagen W., Kattner G., Clarke A., Sargent J.R. Lipids, trophic relationships, and biodiversity in Arctic and Antarctic krill // Can. J. Fish. Aqu. Sci. – 2000. – Vol. 57. – P. 178–191.
353. Falk-Petersen S., Hopkins C.E., Sargent J.R. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Trophic relationships in the Marine Environment. Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium. – Aberdeen University Press: Aberdeen, 1990. – P. 315–333.
354. Falk-Petersen S., Leu E., Berge J., Kwasniewski S., Nygard H., Rostad A., Keskinen E., Thormar J., von Quillfeldt C, Wold A., Gulliksen B. Vertical migration in high Arctic waters during autumn 2004 // Deep-Sea Research. Part II. – 2008. – Vol. 55, N 20–21. – P. 2275–2285.
355. Falk-Petersen S., Sargent J.R., Henderson J., Hagseth E.N., Hop H., Okolodkov Y.B. Lipids and fatty acids in ice algae and phytoplankton from the Marginal Ice Zone in the Barents Sea // Polar. Biol. – 1998. – Vol. 20. – P. 41–47.
356. Falk-Petersen S., Sargent J.R., Tande K.S. Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-arctic food web // Polar Biol. – 1987. – N 8. – P. 5–120.
357. Fausch K. D Experimental analysis of salmonid microhabitat selection in streams. Develop. Ecol. Perspect. 21st Cent.: Abstr. 5th Intern. Congr. Ecol. – Yokohama. 1990. – P. 35.

358. Ferreira C.R., Saraiva S.A., Catharino R.R., Garcia J.S., Gozzo F.C., Sanvido G.B., Santos L.F., Lo Turco E.G., Pontes J.H., Basso A.C., Bertolla R.P., Sartori R., Guardieiro M.M., Perecin F., Meirelles F.V., Sangalli J.R., Eberlin M.N. Single embryo and oocyte lipid fingerprinting by mass spectrometry // *J. Lipid. Res.* – 2010. – Vol. 51. – P. 1218–1227.
359. Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // *J. Biol. Chem.* – 1957. – Vol. 226. – P. 497–509.
360. Fraser A.J., Sargent J.R., Gamble J.C., Seaton D.D. Formation and transfer of fatty acids in an enclosed marine food chain comprising phytoplankton, zooplankton, and herring (*Clupea harengus* L.) larvae // *Marine Chemistry.* – 1989. – Vol. 27. – P. 1–18.
361. Fremont L., Riazi A. Biochemical analysis of vitellogenin from rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Fatty acid composition of phospholipids // *Reproduction Nutrition Development.* – 1988. – Vol. 28(4A). – P. 939–952.
362. Fuiman L.A., Faulk C.K. Batch spawning facilitates transfer of an essential nutrient from diet to eggs in a marine fish // *Biology letters. Physiology.* – 2013. – Vol. 9, Iss. 5. – P. 20130593. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0593>.
363. Furuita H., Takeuchi T., Watanabe T., Fujimoto H., Sekiya S., Imaizumi K. Requirements of larval yellowtail for eicosapentaenoic acid, docosahexaenoic acid and n-3 highly unsaturated fatty acids // *Fish Sci.* – 1996. – Vol. 62. – P. 372–379.
364. German D.P., Horn M.H., Gawlicka A. Digestive Enzyme Activities in Herbivorous and Carnivorous Prickleback Fishes (Teleostei: Stichaeidae): Ontogenetic, Dietary, and Phylogenetic Effects // *Physiological and Biochemical Zoology. Ecological and Evolutionary Approaches.* – 2004. – Vol. 77, N 5. – P. 789-804.
365. German D.P., Sung A., Jhavery P., Agnihotri R. More than one way to be an herbivore: convergent evolution of herbivory using different digestive strategies in prickleback fishes (Stichaeidae) // *Zoology (Jena).* 2015. – Vol. 118(3). – P. 161–70.
366. Geringer M.E., Drazen J.C., Yancey P.H. Metabolic enzyme activities of abyssal and hadal fishes: pressure effects and a re-evaluation of depth-related changes // *Deep-Sea Research. Part 1.* – 2017. – Vol. 125. – P. 135–146.

367. Gershanovich A.D. Lipid mobilization during early development of turgeons. In: Proc. First International Symposium Sturgeon. Bordeaux (Gironde, France), Oct. 1989. – 1991. – P. 41–52.
368. Gibson D.I. Trematoda // In: Margolis L, Kabata Z (eds.) Guide to the parasites of fishes of Canada. – Vol. 4. – Ottawa: NRC Research Press, 1996. – P. 373.
369. Giraldo C., Choy E.M., Stasko A.D., Rosenberg B. Trophic variability of Arctic fishes in the Canadian Beaufort Sea: a fatty acids and stable isotopes approach // Polar Biol. – 2015. DOI:10.1007/s00300-015-1851-4.
370. Glomset J.A. Physiological role of lecithin-cholesterol acyltransferase // Am J Clin Nutr. – 1970. – Vol. 23(8). – P. 1129–1136.
371. Gnyubkina V.P., Markevich A.L. Reproduction and Development of *Pholis picta* (Perciformes: Pholidae) and *Opisthocentrus zonope* (Stichaeidae) // Journal of ichthyology. – 2008. – Vol. 48, N 7. – P. 525–532.
372. Golet G.H., Kuletz K.J., Roby D.D., Irons D.B. Adult prey choice affects chick growth and reproductive success in pigeon guillemots // The Auk. – 2000. – Vol. 117, N 1. – P. 82–91.
373. Gordon J.D.M., Duncan J.A.R. Some notes on the biology of the snake blenny, *Lumpenus lamprettaeformis* on the west coast of Scotland // J. Mar. Biol. Assoc. UK. – 1979. – Vol. 59. – P. 413–419.
374. Grade M., Letcher B. H. Diet and seasonal variation in food habits of Atlantic salmon parr in a small stream // J. Freshwater Ecol. – 2001. – Vol. 21, N 3. – P. 503–517.
375. Graeve M. Introduction into lipid biochemistry II - Foodweb relationships revealed by fatty acid trophic markers, Special Seminar, University of Córdoba, 29.11.04, Córdoba, Argentina, 2004.
376. Graeve M., Alberts C., Kattner G. Assimilation and biosynthesis of lipids in Arctic Calanus species based on feeding experiments with a ¹³C labelled diatom // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2005. – Vol. 317. – P. 109–125.
377. Graeve M., Dauby P., Scailteur Y. Combined lipid, fatty acid and digestive tract content analyses: a penetrating approach to estimate feeding model of Antarctic amphipods // Polar Biol. – 2001. – Vol. 24. – P. 853–862.

378. Graeve M., Kattner G., Hagen W. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1994. – Vol. 182. – P. 97–110.
379. Graeve M., Kattner G., Piepenburg D. Lipids in Arctic benthos: does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? // Polar Biol. – 1997. – Vol. 18. – P. 53–61.
380. Graeve M., Kattner G., Wiencke C., Karsten U. Fatty acid composition of Arctic and Antarctic macroalgae: indicator of phylogenetic and trophic relationships // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2002. – Vol. 231. – P. 67–74.
381. Graeve M., Lundberg M., Boer M., Kattner G., Hop H., Falk-Petersen S. The fate of dietary lipids in the Arctic ctenophore *Mertensia ovum* (Fabricius, 1780) // Marine Biology. – 2008. – N 153. – P. 643–651.
382. Gregori M., Roura Á., Abollo E., González Á.F., Pascuala S. *Anisakis simplex* complex (Nematoda: Anisakidae) in zooplankton communities from temperate NE Atlantic waters // J Nat Hist. – 2015. – Vol. 49(13–14). – P. 755–773.
383. Guderley H. Locomotor performance and muscle metabolic capacities: impact of temperature and energetic status // Comp. Biochim. Physiol. B. – 2004. – Vol. 139, N 3. – P. 371–382.
384. Hagen W., Auel H. Seasonal adaptations and the role of lipids in oceanic zooplankton // Zoology. – 2001. – N 104. – P. 313–326.
385. Hanna V.S., Hafez E.A.A. Synopsis of arachidonic acid metabolism: a review // Journal of advanced research. – 2018. – Vol. 11. – P. 23–32.
386. Hansen D.V., Lui J.H., Parker P.R., Kriegstein A.R. Neurogenic radial glia in the outer subventricular zone of human neocortex // Nature. – 2010. – Vol. 464. – P. 554–561.
387. Hanson J.M., Chouinard G.A. Diet of Atlantic cod in the southern Gulf of St Lawrence as an index of ecosystem change, 1959–2000 // J Fish Biol. – 2002. – Vol. 60. – P. 902–922.
388. Harrington G.W., Beach D.H., Holz G.G. The polyunsaturated fatty acids of marine dinoflagellates // The Journal of protozoology. – 1970. – DOI:10.1111/j.1550-7408.1970.tb02359.x

389. Haubert D., Pollierer M.M., Scheu S. Fatty acid patterns as bio-marker for trophic interactions: changes after dietary switch and starvation // *Soil Biol Biochem.* – 2011. – Vol. 43. – P. 490–494.
390. Haviv H., Habeck M., Kanai R., Toyoshima C., Karlisch S.J. Neutral phospholipids stimulate Na,K-ATPase activity: a specific lipid-protein interaction // *J. Biol. Chem.* – 2013. – Vol. 288. – P. 10073–10081.
391. Hazel J.R., Carpenter R. Rapid changes in the phospholipid composition of gill membranes during thermal acclimation of the rainbow trout, *Salmo gairdneri* // *J. Comp. Physiol.* – 1985. – Vol. 155. – P. 597–602.
392. Hazel J.R., Williams E.E. The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environmental // *Prog. Lipid Res.* – 1990. – Vol. 26. – P. 281–347.
393. Hegseth E.N., Tvelberg V. Effect of Atlantic water inflow on timing of the phytoplankton spring bloom in a high Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard) // *Journal of Marine Systems.* – 2013. – Vol. 113–114. – P. 94–105
394. Hellgren L. Occurrence of bioactive sphingolipids in meat and fish products // *Eur. J. Lipid Sci. technol.* – 2001. – Vol. 103. – P. 661–667.
395. Henderson R.J., Tocher D.R. The lipid composition and biochemistry of fresh water fish // *Progr. Lipid Res.* – 1987. – Vol. 26, N 4. – P. 281–347.
396. Hirche H.J. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea // *Mar. Biol.* – 1997. – Vol. 128, N. 4. – P. 607–618.
397. Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research // *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* – 1914. – Vol. 20. – P. 1–228.
398. Hjort J. Fluctuations in the year classes of important food fishes // *J. du Conseil Intern. pour l'Explor. De la Mer.* – 1926. – Vol. 1. – P. 1–38.
399. Hla T., Dannenberg A.J. Sphingolipid signaling in metabolic disorders // *Cell metabolism.* – 2012. – Vol.16. – P. 420–434.
400. Hochachka P.W., Somero G.N. *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution.* – N.Y.: Oxford University Press, 2002. – 466 p.

401. Hop H., Falk-Petersen S., Svendsen H., Kwasniewski S., Pavlov V., Pavlova O., Soreide J.E. Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden // *Progress in Oceanography*. – 2006. – Vol. 71. – P. 182–231.
402. Hop H., Gjosaeter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // *Marine biology research*. – 2013. – Vol. 9, N 9. – P. 878–894.
403. Hop H., Graham M., Trudeau V.L. Spawning energetics of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in relation to seasonal development of the ovary and plasma sex steroid levels // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* – 1995. – Vol. 52. – P. 541–550.
404. Horrocks L.A., Yeo Y.K. Health benefits of docosahexaenoic acid (DHA) // *Pharmacological Research*. – 1999. – Vol. 40, Iss. 3. – P. 211–225.
405. Houde E.D., Schekter R.C. Oxygen uptake and comparative energetic among eggs and larvae of three subtropical marine fishes // *Mar. Biol.* – 1983. – Vol. 72, N 3. – P. 283–293.
406. Hudson I.R., Pond D.W., Billett D.S.M., Tyler P.A., Lampitt R.S., Wolff G.A. Temporal variations in fatty acid composition of deep-sea holothurians: evidence of benthic-pelagic coupling // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2004. – Vol. 281. – P. 109–120.
407. Hulbert A. J., Faulks S., Buttemer W. A., Else P. L. Acyl composition of muscle membranes varies with body size in birds // *J. Exp. Biol.* – 2002. – Vol. 205. – P. 3561–3569.
408. Hwang D. Fatty acids and immune responses – a new perspective in searching for clues to mechanisms // *Annu. Rev. Nutr.* – 2000. – Vol. 20. – P. 431–456.
409. Imbs A.B., Vologodskaya A.V., Nevshupova N.V., Khotimchenko S.V., Titlyanov E.A. Response of prostaglandin content in the red alga *Gracilaria verrucosa* to season and solar irradiance // *Phytochemistry*. – 2001. – Vol. 58, N 7. – P. 1067–1072.
410. Ishii Y., Fujino T., Weerasooriya M.V. Morphology of anisakine larvae // In: Ishikura H., Namiki M. (eds) *Gastric Anisakiasis in Japan*. – Tokyo: Springer, 1989. – P. 19–29.
411. Ivanova T.S., Ivanov M.V., Golovin P.V., Polyakova N.V., Lajus D.L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // *Evol. Ecol. Res.* – 2016. – Vol. 17, N 3. – P. 301–315.

412. Iverson S.J. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination. In: Arts M.T., Brett M.T., Kainz M. (eds). *Lipids in aquatic ecosystems*. – New York: Springer, 2009. – P. 281–307.
413. Iverson S.J., Frost K.J., Lowry L.L. Fatty acid signatures reveal fine scale structure of foraging distribution of harbor seals and their prey in Prince William Sound, Alaska // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1997. – Vol. 151. – P. 255–271.
414. Izquierdo M.S. Essential fatty acid requirements of cultured marine fish larvae // *Aquaculture Nutrition*. – 1996. – Vol. 2, Issue 4. – P. 183–191.
415. Izquierdo M.S., Socorro J.A., Arantzamendi L., Hernandez-Cruz M.C. Recent advances in lipid nutrition in fish // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2000. – Vol. 22(2). – P. 97–107.
416. Jacobsen J.A., Hansen L.P. Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic // *ICES Journal of Marine Science*. – 2001. – Vol. 58. – P. 916–933. doi:10.1006/jmsc.2001.1084
417. Jaikishan S.J., Slotte P. Stabilization of sphingomyelin interactions by interfacial hydroxyls – A study of phytosphingomyelin properties // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. 2013. – Vol. 1828, Issue 2. – P. 391–397.
418. Jalabert B. Particularities of reproduction and oogenesis in teleost fish compared to mammals // *Reprod Nutr.* – 2005. – Vol. 45. – P. 261–279.
419. Jamieson G.R. GLC-identification techniques for long chain unsaturated fatty acids // *J. Chromatogr. Sci.* – 1975. – Vol. 13, N 10. – P. 491–497.
420. Jin Y., Olsen R.E., Gillard G.B., Ostensen M.-A., Korsvoll S.A., Santi N., Vik J.O., Sandve S.R., Olsen Y. A systemic study of lipid metabolism regulation in salmon fingerlings and early juveniles fed plant oil // *British journal of nutrition*. – 2018. – Vol. 120, Issue 6. – P. 653–664.
421. Jonasdottir S.H. Effects of food quality on the reproductive success of *Acartia tonsa* and *Acartia hydsonica*: laboratory observations // *Mar. Biol.* – 1994. – Vol. 121. – P. 67–81.
422. Jones F.C., Grabherr M.G., Chan Y.F., Russell P., Mauceli E. et al. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks // *Nature*. – 2012. – Vol. 484(7392). – P. 55–61. doi: 10.1038/nature10944.

423. Jurtshuck P., Sekuzu I., Green D.E. The interaction of the D(-) β -hydroxybutyric apoenzyme with lecithin // *Biochemical and biophysical research communications*. – 1961. – Vol. 6, Issue 1. – P. 76-80.
424. Jutfelt F., Olsen R., Erik R. et al. Parr–smolt transformation and dietary vegetable lipids affect intestinal nutrient uptake, barrier function and plasma cortisol levels in Atlantic salmon // *Aquaculture*. – 2007. – Vol. 273. – P. 298–311.
425. Kabeya N., Takeuchi Y., Yamamoto Y., Yazawa R., Haga Y., Satoh S., Yoshizaki G. Modification of the n-3 HUFA biosynthetic pathway by transgenesis in a marine teleost, nibe croaker // *Journal of Biotechnology*. – 2014. – Vol. 172. – P. 46–54.
426. Kagan V.E., Tyurin V.A., Gorbunov N.V., Prilipko L.L., Chelomin V.P. Are changes in the microviscosity and an asymmetrical distribution of phospholipids in the membrane necessary conditions for signal transmission? A comparison of the mechanisms of signal transmission in plasma membranes of brain synaptosomes and photoreceptor membranes of the retina // *J. Evol. Biochem. Physiol.* – 1984. – Vol. 20. – P. 6–11.
427. Kainz M., Arts M.T., Mazumber A. Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels // *Limnol. Oceanogr.* – 2004. – Vol. 49. – P. 1784–1793.
428. Kaitaranta J.K., Linko R.R. Fatty acids in the role lipids of common food fishes // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1984. – T. 79B, N 3. – P. 331–334.
429. Kanazawa A. Effects of docosahexaenoic acid and phospholipids on stress tolerance of fish // *Aquaculture*. – 1997. – N. 155. – P. 129–134.
430. Kanazawa A. Essential phospholipids of fish and crustaceans // *In Fish Nutrition in Practice* [Kaushik S.J., Luquet P., eds]. IVth International Symposium on Fish Nutrition and Feeding Paris, – France: INRA, 1993. – P. 519–530.
431. Kaneda T. Iso- and anteiso- fatty acids in bacteria – biosynthesis, function, and taxonomic significance // *Microbiol. Rev.* – 1991. – Vol. 55. – P. 288–302.
432. Kaplan J.H. Biochemistry of Na⁺/K⁺-ATPase // *Annual Review of Biochemistry*. – 2002. – Vol. 71. – P. 511–535.
433. Kattner G., Hagen W. Lipids in marine copepods: latitudinal characteristics and perspective to global warming // *In: Arts MT, Brett M, Kainz MJ (eds) Lipids in aquatic ecosystems*. – New York, NY: Springer, 2009. – P. 257–280.

434. Kattner G., Hagen W. Polar herbivorous copepods - different pathways in lipid biosynthesis // *J. Mar. Sci.* – 1995. – N 52. – P. 329–335.
435. Kattner G., Hagen W., Falk-Petersen S., Sargent J.R., Henderson R.J. Antarctic krill *Thysanoessa macrura* fills a major gap in marine lipogenic pathway // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1996. – Vol. 134. – P. 295–298.
436. Kattner G., Hagen W., Lee R.F., Cambell R., Deibel D., Falk-Petersen S., Graeve M., Hansen B.W., Hirche H.J., Jónasdóttir S.H., Madsen M.L., Mayzaud P., Müller-Navarra D., Nichols P.D., Paffenhöfer G.-A., Pond D., Stübing D., Virtue P. Perspectives on marine zooplankton lipids // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64. – 2007. – N 64. – P. 1628–1639.
437. Kattner G., Hirche H.J., Krause M. Spatial variability in lipid composition of calanoid copepods from Fram Strait, the Arctic // *Marine Biology.* – 1989. – N 102. – P. 473–480.
438. Kaur G., Cameron-Smith D., Garg M., Sinclair A.J. Docosapentaenoic acid (22:5n-3): a review of its biological effect // *Progress in Lipid Research.* – 2011. – Vol. 50, Iss. 1. – P. 28–34.
439. Keats D.W., Steele D.H., Green J.M., Martel G.M. Diet and population size of the Arctic shanny, *Stichaeus punctatus* (Pisces: Stichaeidae), at sites in eastern Newfoundland and the eastern Arctic // *Environ Biol Fish.* – 1993. – Vol. 37. – P. 173–180.
440. Keenan T.W., Morre D.J. Phospholipid class and fatty acid composition of golgi apparatus isolated from rat liver and comparison with other cell fractions // *Biochemistry.* – 1970. – Vol. 9. – P. 19–25.
441. Kells V.A., Rocha L.A., Allen L.G. A field guide to coastal fishes: from Alaska to California. – JHU Press, 2016. – 366 p.
442. Khelashvili G., Johner N., Zhao J., Harries D., Scott H.L. Molecular origins of bending rigidity in lipids with in isolated and conjugated double bonds: The effect of cholesterol // *Chemistry and Physics of lipids.* – 2014. – Vol. 178. – P. 18–26.
443. Khotimchenko S.V. Fatty acid composition of green algae of the genus *Caulerpa* // *Botanica Marina.* – 1995. – Vol. 38, N 1-6. – P. 509–512.
444. Khotimchenko S.V. Fatty acids of brown algae from the Russian Far East // *Phytochemistry.* – 1998. – Vol. 49, N 8. – P. 2363–2369.

445. Khotimchenko S.V., Vaskovsky V.E. Distribution of C20 polyenoic fatty acids in red macrophytic algae // *Botanica Marina*. – 1990. – Vol. 33, N 6. – P. 525–528.
446. Kim S.-Y., Costa M.M., Esteve-Codina A., Velando A. Transcriptional mechanisms underlying life-history responses to climate change in the three-spined stickleback // *Evol Appl*. – 2017. – Vol. 10(7). – P. 718–730.
447. Kim Y.J., Guzman-Hernandez M.L., Balla T. Inositol lipid regulation of lipid transfer in specialized membrane domains // *Trends in Cell Biology*. – 2013. – Vol. 23, N 6. – P. 270–278.
448. Kimelberg H.K., Papahadjopoluos D. Phospholipid requirements for $(\text{Na}^+\text{+K}^+) - \text{ATPase}$ Activity: Head-Group Specificity and Fatty Acid Fluidity // *Biochim, Biophys. Acta*. – 1972. – Vol. 282. – P. 277–292.
449. Kirsch P.E., Iverson S.J., Bowen W.D. Effect of a low-fat diet on body composition and blubber fatty acids of captive juvenile harp seals (*Phoca groenlandica*) // *Physiol Biochem Zool*. – 2000. – Vol. 73. – P. 45–59.
450. Kishimoto A.Y., Takai Y., Mori T., Kikkawa U., Nishizuka Y. Activation of calcium and phospholipid-dependent protein kinase by diacylglycerol, its possible relation to phosphatidylinositol turnover // *Journal of Biological Chemistry*. – 1980. – Vol. 255, N 6. – P. 2273–2276.
451. Klimpel S., Palm H.W. Anisakid Nematode (Ascaridoidea) life cycles and distribution: increasing zoonotic potential in the time of climate change? // In: Mehlhorn H (ed) *Progress in parasitology. Parasitology research monographs*. – Heidelberg: Springer, 2011. – Vol. 2. – P. 201–222.
452. Knudsen R., Amundsen P.-A., Nilsen R., Kristoffersen R., Klemetsen A. Food borne parasites as indicators of trophic segregation between Arctic charr and brown trout // *Environ Biol Fishes*. – 2008. – Vol. 83. – P. 107–116.
453. Kóie M., Berland B., Burt M. D. B. Development to third-stage larvae occurs in the eggs of *Anisakis simplex* and *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda, Ascaridoides, Anisakidae) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. – 1995. – Vol. 52 (Suppl. 1). – P. 134–139.
454. Kolpakov N.V., Klimkin A.F. Specific features of Biology of Shannies *Stichaeus grigorjewi* and *S. nozawae* (Stichaeidae) in waters of Northern Primorye // *Journal of Ichthyology*. – 2004. – Vol. 44, N 8. – P. 592–599.

455. Komori T. The effects of phosphatidylserine and omega-3 Fatty acid-containing supplement on late life depression // *Ment. Illn.* – 2015. – Vol. 7, N 1. – P. 5647. doi: 10.4081/mi.2015.5647.
456. Kostál V., Simek P. Changes in fatty acid composition of phospholipids and triacylglycerols after cold-acclimation of an aestivating insect prepupa // *J. Comp. Physiol.* – 1998. – Vol. 168. – P. 453–460.
457. Koubbi P., Duhamel G., Hecq J.H., Beans C., Loots C., Pruvost P., Tavenier E., Vacchi M., Vallet C. Ichthyoplankton in the neritic and coastal zone of Antarctica and Subantarctic islands: a review // *J. Mar. Syst.* – 2009. – Vol. 78. – P. 547–556.
458. Koven W.M., Tandler A., Kissil G.W., Sklan D., Friezlander O., Harel M. The effect of dietary (n-3) polyunsaturated fatty acids on growth, survival and swim bladder development in *Sparus aurata* larvae // *Aquaculture.* – 1990. – Vol. 91. – P. 131–141.
459. Kraffe E., Marty Y., Guderley H. Changes in mitochondrial oxidative capacity during thermal acclimation of rainbow trout: roles of membrane proteins, phospholipids and its fatty acide composition // *J. Exper. Biology.* – 2007. – Vol. 210. – P. 149–165.
460. Kraft A., Berge J., Varpe O., Falk-Petersen S. Feeding in Arctic darkness: mid-winter diet of the pelagic amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* // *Marine biology.* – 2012. – Vol. 160(1). – P. 241–248.
461. Laakkonen H.M., Lajus D.L., Strelkov P., Väinölä R. Phylogeography of amphiboreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // *BMC Evolutionary Biology.* – 2013. – Vol. 13. – P. 1–6.
462. Laakkonen H.M., Strelkov P., Lajus D.L., Väinölä R. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C. pallasii*) in the north of Europe // *Marine Biology.* – 2015. – Vol. 162. – P. 39–54.
463. Lands W.E.M., Libert B., Morris A., Kramer N.C., Prewitt T.E., Bowen P., Schmeisser D., Davidson M.H., and Burns J.H. Maintenance of lower proportions of n-6 eicosanoid precursors in phospholipids of human plasma in response to added dietary n-3 fatty acids // *Biochem. Biophys. Acta.* – 1992. – Vol. 1180. – P. 147–162.
464. Last K., Hobbs L., Berge J., Brierley A.S., Cottier F. Moonlight Drives Ocean-Scale Mass Migration of Zooplankton during the Arctic Winter. – 2016. – Vol. 26, Issue 2. – P. 244–251.

465. Lee R., Hagen W., Kattner G. Lipid storage in marine zooplankton // Marine ecology Progress Series. – 2006. – N 307. – P. 273–306.
466. Lee R.F. Lipid composition of the copepod *Calanus hyperboreas* from the Arctic Ocean. Changes with depth and season // Marine biology. – 1974. – Vol. 26, Issue 4. – P. 313–318.
467. Lee R.F., Nevenzel J.C., Paffenhöfer G.-A. Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods // Mar Biol. – 1971. – Vol. 9, N 2. – P. 99–108.
468. Lee R.F., Patton J.S. Alcohol and waxes // In: Ackman RG (ed) Marine biogenic lipids, fats and oils. – CRC Press, Boca Raton, FL, 1989. – P. 73–102.
469. Legeżyńska J., Kędra M., Walkusz W. Identifying trophic relationships within the high Arctic benthic community: how much can fatty acids tell? // Marine Biology. – 2014. – Vol. 161. – P. 821–836.
470. Legezynska J., Kedra M., Walkusz W. When season does not matter: summer and winter trophic ecology of Arctic amphipods // Hydrobiologia. – 2012. – Vol. 684. – P. 189–214.
471. Leiknes Ø., Etter S.A., Tokle N.E., Bergvik M., Vadstein O., Olsen Y. The Effect of Essential Fatty Acids for the Somatic Growth in Nauplii of *Calanus finmarchicus* // Frontiers in Marine Science. – 2016. – Vol. 3. – P. 1–13. doi: 10.3389/fmars.2016.00033
472. Leray G, Chapelia S., Duportail G., Florentz A. Changes in fluidity and 22:6(n-3) content in phospholipids of trout in testinal brush-border membrane as related to environmental salinity // Biochim. et biophys. acta: Biomembranes. – 1984. – Vol. 778(M124), N 2. – P. 233-238.
473. Lichti D.A., Rinchar J., Kimmel D.G. Changes in zooplankton community, and seston and zooplankton fatty acid profiles at the freshwater/saltwater interface of the Chowan River, North Carolina // PeerJ. – 2017. – Vol. 5. – P. e3667.
474. Link J. Does food web theory work for marine ecosystems? // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2002. – Vol. 230. – P. 1–9.
475. Lischka S., Hagen W. Seasonal lipid dynamics of the copepods *Pseudocalanus minutus* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // Mar Biol. – 2007. – Vol. 150. – P. 445–454.

476. Lloret J., Shulman G., Malcolm L.R. Conditions and health indicators of exploited marine fish. – Wiley Blackwell, 2014. – 247 p
477. Lochmann S.E., Maillet G.L., Frank K.T., Taggart C.T. Lipid class composition as a measure of nutritional condition in individual larval Atlantic cod *Gadus morhua* // Canadian journal of aquatic sciences. – Vol. 52. – P. 1294–1306.
478. Loeb V.J., Kellermann A., Koubbi P., North A.W., White M. Antarctic larval fish assemblages: a review // Bull. Mar. Sci. – 1993. – Vol. 53(2). – P. 416–449.
479. Logue J.A., De Vries A.L., Fodor E., Cossins A.R. Lipid compositional correlates of temperature-adaptive interspecific differences in membrane physical structure // J. Exp. Biol. – 2000. – Vol. 203. – P. 2105–2115.
480. Lom J., Ronde K., Dykova I. Studies on protozoan parasites of Australian fishes I. New species of the genera *Coccomyxa* Leger et Hesse, 1907, *Ortholinea* Shulman, 1962 and *Kudoa* Meglitsch, 1947 (Myxozoa, Myxosporea) // Folia Parasitologica. – 1992. – Vol. 39(4). – P. 289-306.
481. Loseto L.L., Stern G.A., Connelly T.L, Deibel D., Gemmill B., Prokopowicz A., Ferguson S.H. Summer diet of beluga whales inferred by fatty acid analysis of the eastern Beaufort Sea food web // Journal of Experimental and Marine Biology and Ecology. – 2009. – Vol. 374. – P. 12–18.
482. Lou Q.-M., Wang Y.-M., Xue C.-H. Lipid and fatty acid composition of two species of abalone *Haliotis discus hannai* Ino and *Haliotis diversicolor* Reeve // Journal of food biochemistry. – 2013. – Vol. 37, N 3. – P. 296–301.
483. Lovern J.A. The lipids of marine organisms // Oceangr. Mar. Biol. Ann. Rev. – 1964. – Vol. 2. – P. 16–19.
484. Lund E.D, Sidell B.D. Neutral lipid compositions of Antarctic fish tissues may reflect use of fatty acyl substrates by catabolic systems // Mar. Biol. – 1992. – N 112. – P. 377–382.
485. Lykidis A. Comparative genomics and evolution of eukaryotic phospholipid biosynthesis // Progress in Lipid Research. – 2007. – Vol. 46. – P. 171–199.
486. Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland // Marine biology. – 2001. – Vol. 139, N 1. – P. 75-93.

487. Makhutova O.N., Sharapova T.A., Kalachova G.S., Shulepina S.P., Gladyshev M.I. Characteristics of fatty acid composition of *Gammarus lacustris* inhabiting lakes with and without fish // *Doklady Bioch. Biophys.* – 2011. – Vol. 466(1). – P. 20–22.
488. Makinen H.S., Cano J.M., Merila J. Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) revealed by macrosatellites // *Molecular ecology.* – Vol. 15(6). – P. 1519–34.
489. March B.E. Essential fatty acids in fish physiology // *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology.* – 1993. – Vol. 71, N 9. – P. 684–689.
490. Mark Brandt, 2011. “Introduction to lipids.” Rose-Hulman.edu. Rose-Hulman Institute of Technology, 2011. Web, 9 June 2012. http://www.rose-hulman.edu/~brandt/Chem330/Lipid_properties.pdf>
491. Markevich A.I. Pattern of night activity in the Prickleback fish *Enrogrammus hexagrammus* II. *Russian journal of marine biology.* – 2004. – Vol. 30, N 3. – P. 204–208.
492. Mayzaud P., Chevallier J., Tavernier E., Moteki M., Koubbi P. Lipid composition of the Antarctic fish *Pleuragramma antarcticum*. Influence of age class // *Polar Science.* 2011. – Vol. 5. – P. 264–271.
493. McClelland G., Martell D.J. Larval seal worm (*Pseudoterranova decipiens*) infection in various fish species from eastern Nova Scotia, the central Scotian Shelf and the northeastern Gulf of Maine // *NAMMCO Sci Publ.* – 2001. – Vol. 3. – P. 57–76.
494. Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // *Marine Biodiversity.* – 2011. – Vol. 41. – P. 109–140.
495. Mecklenburg C.W., Sheiko B.A. Family Stichaeidae Gill 1864 – pricklebacks // *Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes.* – 2004. – Vol. 35. – P. 36.
496. Meinelt T., Schulz C., Wirth M., Kurzinger H., Steinberg C. Dietary fatty acid composition influences the fertilization rate of zebrafish (*Danio rerio* Hamilton-Buchanan) // *Journal of Applied Ichthyology.* – 1999. – Vol. 15. – P. 19–23.
497. Melo T., Alves E., Azevedo V., Martins A.S., Neves B., Domingues P., Calado R., Abreu M.H., Domingues M.R. Lipidomics as a new approach for the bioprospecting of marine macroalgae — Unraveling the polar lipid and fatty acid composition of *Chondrus crispus* // *Algal Research.* – 2015. – Vol. 8. – P. 181–191.

498. Metcalfe N.B., Taylor A.C., Thorpe J.E. Metabolic rate, social status and life history strategies in Atlantic salmon // *Anim. Behav.* – 1995. – Vol. 49. – P. 431–436.
499. Meyer Ottesen C.A., Haakon H., Falk-Petersen S., Christiansen J.S. Growth of daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // *Polar Biology.* – 2014. – Vol. 37. – P. 809–815.
500. Meyer Ottesen C.A., Haakon H., Falk-Petersen S., Christiansen J.S. Reproduction and sexual dimorphism of daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // *Polar Biology.* – 2018. – Vol. 41., Issue 9. – P. 1867–1880.
501. Meyer Ottesen C.A., Haakon H., Schou Christiansen J., Falk-Petersen S. Early life history of the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // *Marine Biodiversity.* – 2011. – Vol. 41, N 3. – P. 383–394.
502. Miki T., Yoshida H., Amaoka K. Rare stichaeid fish, *Pseudoalectrias tarasovi* (Popov), from Japan and its larvae and juveniles // *Bull Fish Sci Hokkaido Univ.* – 1987. – Vol. 38. – P. 1–13.
503. Miller M.R., Nichols P.D., Carter C.G. Replacement of dietary fish oil for Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) with a stearidonic acid containing oil has no effect on omega-3 long chain polyunsaturated fatty acid concentrations // *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* – 2007. – Vol. 146(2). – P. 197–206.
504. Minghetti M., Leaver M.J., Tocher D.R. Transcriptional control mechanisms of genes of lipid and fatty acid metabolism in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) established cell line, SHK-1 // *BBA-Mol. Cel. Biol.* – 2011. – Vol. 1811. – P. 194–202.
505. Mitra K., Ubarretxena-Belandia I., Taguchi T., Warren G., Engelman D.M. Modulation of the bilayer thickness of exocytic pathway membranes by membrane proteins rather than cholesterol // *Proc Natl Acad Sci U S A.* – 2004. – Vol. 101(12). – P. 4083–4088.
506. Møller P. Lipids and stable isotopes in marine food webs in West Greenland. Trophic relations and health implications. PhD thesis. – Tromsø, 2006. – P. 216.
507. Møller P.R., Gravlund P. Phylogeny of the eelpout genus *Lycodes* (Pisces, Zoarcidae) as inferred from mitochondrial cytochrome b and 12S rDNA // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2003. – Vol. 26. – P. 369–388.

508. Montero D., Basurco B., Nengas I., Alexis M., Izquierdo M. Essential fatty acid requirements in Mediterranean fish species // Mediterranean fish nutrition. – Zaragoza: CIHEAM. – 2005. – N 63. – P. 91–102.
509. Morais S., Caballero M. J., Conceição L. E. C., Izquierdo M. S., Dinis M. T. Dietary neutral lipid level and source in Senegalese sole (*Solea senegalesis*) larvae: effect on growth, lipid metabolism and digestive capacity // Comp. Biochem. Physiol. Part B. – 2006. – Vol. 1444. – P. 57–69.
510. Morata N., Michaud E., Włodarska-Kowalczyk M. Impact of early food input on the Arctic benthos activities during the polar night // Polar Biology. – 2013. – Vol. 38, Issue 1. – P. 99–114.
511. Moteki M., Koubbi P., Pruvost P., Tavernier E., Hulley P.A. Spatial distribution of pelagic fish off Adélie and George V Land, East Antarctica in the austral summer 2008 // Polar Science. – 2011. – Vol. 5, Issue 2. – P. 211–224.
512. Mouritsen O.G., Zuckermann M. What special about cholesterol? // Lipids. – 2004. – № 39. – P. 1101–1113.
513. Mozzi R., Goracci G., Buratta S. Metabolism and functions of phosphatidylserine in mammalian brain // Neurochemical research. – 2003. – Vol. 28, N 2. – P. 195–214.
514. Müller-Navarra D.C., Brett M.T., Liston A.M., Goldman C.R. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers // Nature. – 2000. – Vol. 403. – P. 74–77.
515. Münster J., Klimpel S., Fock H.O., MacKenzie K., Kuhn T. Parasites as biological tags to track an ontogenetic shift in the feeding behaviour of *Gadus morhua* off West and East Greenland // Parasitol Res. – 2015. – Vol. 114(7). – P. 2723–2733.
516. Murphy J.M., Mitchell J.F.B. Transient response of the Hadley Centre coupled ocean-atmosphere model to increasing carbon dioxide. Part II: Spatial and temporal structure of response // J. Clim. – 1995. – N 8. – P. 57–80.
517. Murzina A.S., Nefedova Z.A., Falk-Petersen S., Hop H. Lipids in the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // Polar Biology. – 2013. – N 36. – P. 1619–1631.
518. Murzina S.A., Falk-Petersen S., Nemova N.N. Lipids in the arctic fish, *Leptoclinus maculatus* larvae // Chemistry and Physics of Lipids. – 2008. – Vol. 154, N S. – P. S26.

519. Murzina S.A., Meyer Ottesen C.A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N.N., Poluektova O.G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2012. – Vol. 38, N 5. – P. 1393–1407.
520. Murzina S.A., Nefedova Z.A., Veselov A.E., Ripatti P.O., Nemova N.N., Pavlov D.S. Changes in fatty acid composition during embryogenesis and in young age groups (0+) of Atlantic salmon *Salmo salar* L. The role of rheotactic behavior and lipid composition of fry in the formation of phenotypic groups of salmon in large Arctic rivers // *Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance* / P.T.K. Woo, D. J. Noakes. Eds. – N.Y: Nova Science Publishers, 2014. – P. 47–67.
521. Nahrgang J., Storhaug E., Murzina S.A., Delmas O., Nemova N.N., Berge J. Aspects of reproductive biology of wild-caught polar cod (*Boreogadus saida*) from Svalbard waters // *Polar Biol.* – 2016. – doi: 10.1007/s00300-015-1837-2
522. Nahrgang J., Varpe Ø., Korshunova E., Murzina S., Hallanger I.G. et al Gender specific reproductive strategies of an arctic key species (*Boreogadus saida*) and implications of climate change // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9:e98452. doi:10.1371/journal.pone.0098452.s008
523. Navarro J.C., Sargent J.R. Behavioral differences in starving herring *Clupea harengus* L., larvae correlate with body levels of essential fatty acids // *J. Fish Biol.* – 1992. – Vol. 41, N 3. – P. 509–513.
524. Nelson M.M., Mooney B., Nichols J.D., Phleger C.F. Lipids of Antarctic Ocean amphipods: food chain interactions and the occurrence of novel biomarkers // *Mar. Chem.* – 2001. – Vol. 73. – P. 53–64.
525. Nemova N.N., Nefedova Z.A., Murzina S.A., Veselov A.E., Ripatti P.O., Pavlov D.S. The effect of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juveniles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Russian Journal of Ecology*. – 2015. – Vol. 46, N 3. – P. 267–271.
526. Neves A.A., Brindle K.M. Imaging cell death // *J. Nucl. Med.* – 2014. – Vol.55, N 1. – P. 1–4.
527. Newsome G.E., Leduc G. Seasonal changes of fat content in the yellow perch (*Perca flavescens*) of two Laurentian lakes // *Journal of Fisheries Resources Board Canada*. – 1975. – N 32. – P. 2214 – 2221.

528. Nilssen K.T., Haug T., Potelov V., Timoshenko Y.K. Food habits and food availability of harp seal (*Phoca groenlandica*) during early summer and autumn in the northern Barents Sea // *Polar biology*. – Vol. 15. – P. 485–493.
529. Norambuena F., Morais S., Emery J.A., Turchini G.M. Arachidonic Acid and Eicosapentaenoic Acid Metabolism in Juvenile Atlantic Salmon as Affected by Water Temperature // *PLoS ONE*. – 2015. – Vol. 10(11). – P. e0143622. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143622>
530. Norrbin M.F. Gonad maturation as an indication of seasonal cycles for several species of small copepods in the Barents Sea // In: *Proceedings of the Pro mare symposium on polar marine ecology*. Sakshaug E., Oritsland N.A. [eds.]. – 1990. – Vol. 10. – P. 421–432.
531. Noyon M., Narcy F., Gasparini S., Mayzard P. growth and lipid class composition of the Arctic pelagic amphipod *Themisto libellula* // *marine Biology*. – 2011. – Vol. 158, N 4. – P. 883–892.
532. O'Brien K., Crockett E. The promise and perils of Antarctic fishes // *EMBO Rep*. – 2013. – Vol. 14(1). – P. 17–24. doi: 10.1038/embor.2012.203
533. Ochiai T., Fuji A. Energy Transformations by a Blenny (*Opisthocentrus ocellatus*) Population of Usu Bay, Southern Hokkaido // *Bulletin of the faculty of fisheries Hokkaido University*. – 1980. – Vol. 31, N 4. – P. 314–326.
534. Oda E., Hatada K., Katoh K., Kodama M., Nakamura Y., Aizawa Y.A. casecontrol pilot study on n-3 polyunsaturated fatty acid as a negative risk factor for myocardial infarction // *Int. Heart J*. – 2005. – Vol. 46 (4). – P. 583–591.
535. Odhner T. Die Trematoden des arktischen Gebietes. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktor würdemit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Sektion der weitberühmten Philosophischen Fakultätzu Upsala zuröffentlichen Beurteilung. Gustav Fischer, Jena, 1905
536. Olsvi P.A., Kristensen T., Waagbo R., Rosseland B.O., Tollefsen K.E., Baeverfjord G., Berntssen M.H. mRNA expression of antioxidant enzymes (SOD, CAT and GSH-Px) and lipid peroxidative stress in liver of Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to hyperoxic water during smoltification // *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol*. – 2005. – Vol. 141(3). – P. 314–323.

537. Park W.-J., Park J.-W., Merrill A.H., Storch J., Pewzner-Jung Y., Futerman A.H. Hepatic fatty acid uptake is regulated by the sphingolipid acyl chain length // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids*. – 2014. – Vol. 1841, Issue 12. – P. 1754–1766.
538. Parrish C.C. Essential fatty acids in aquatic food webs. In: Arts M.T., Brett M.T., Kainz M.J. (eds) *Lipids in aquatic ecosystems*. – Berlin: Springer, 2009. – P. 309–326.
539. Pavlov D.S., Kostin V.V., Nechaev I.V. et al. Hormonal status in different phenotypic forms of Black Sea trout *Salmo trutta labrax* // *Journal of Ichthyology*. – 2010. – Vol. 50, N 11. – P. 985–996.
540. Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E., Nemova N.N., Ruokolainen T.R., Vasil'eva O.B., Ripatti P.O. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga River // *Journal of Ichthyology*. – 2009. – Vol. 49, N 11. – P. 1073–1080.
541. Peng J., Larondelle Y., Pham D., Ackman R.G., Rollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry // *Comp. Biochem. Phys. Part B*. – 2003. – Vol. 134. – P. 335–348.
542. Perry G.J., Volkman J.K., Johns R.B., Bavor Jr H.J. Fatty acids of bacterial origin in contemporary marine sediments // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 1979. – Vol. 43, Issue 11. – P. 1715–1725.
543. Pethon P. *Aschehougs store fiskebok*, 5th edn. – Aschehoug, Oslo, 2005. – P. 362–363.
544. Petursdottir H., Gislason A., Falk-Petersen S. Lipid classes and fatty acid compositions of muscle, liver and skull oil in deep-sea redfish *Sebastes mentella* over the Reykjanes Ridge // *Fish Biol.* – 2008. – N 73. – P. 2485–2496.
545. Phleger C. F., Nelson M. M., Groce A. K. et al. Lipids, fatty acid and sterol composition of the deep sea hydrothermal vent polychaete annelids – *Alvinella pompejana*, *A. caudate*, *Paralvinella grasslei* and *Hesiolyra bergii* // *Deep sea Res. PT I*. – 2005. – Vol. 52. – P. 2333–2352.
546. Pickova J., Kiessling A., Petterson A., Dutta P.C. Comparison of fatty acid composition and astaxanthin content in healthy and by M74 affected salmon eggs from

- three Swedish river stocks // *Comp. Biochem. Physiol. B.* – 1998. – Vol. 120, N 2. – P. 265–271.
547. Pineau L., Colas J., Dupont S., Beney L., Fleurat-Lessard P., Benjeaud J.M., Berges T., Ferreira T. Lipid-induced ER stress: synergistic effects of sterols and saturated fatty acids // *Traffic.* – 2009. – Vol. 10, N 6. – P. 673–690.
548. Piquet A.M.-T., Bolhuis H., Meredith M.P., Buma A.G.J. Shifts in coastal Antarctic marine microbial communities during and after melt water-related surface stratification // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2011. – Vol. 76. – P. 413–427.
549. Piquet A.M.-T., van de Poll W.H., Visser R.J.W., Wiencke C., Bolhuis H., Buma A.G.J. Springtime phytoplankton dynamics in Arctic Krossfjorden and Kongsfjorden (Spitsbergen) as a function of glacier proximity // *Biogeosciences.* – 2014. – Vol. 11. – P. 2263–2279.
550. Pond C.M. *The fats of life.* – Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1998.
551. Pond D., Harris R., Head R., Harbour D. Environmental and nutritional factors determining seasonal variability in the fecundity and egg viability of *Calanus helgolandicus* in coastal waters off Plymouth, UK // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1996. – Vol. 143. – P. 45–63.
552. Pond D., Harris R., Head R., Harbour D. Environmental and nutritional factors determining seasonal variability in the fecundity and egg viability of *Calanus helgolandicus* in coastal waters off Plymouth, UK // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1996. – Vol. 143. – P. 45–63.
553. Pond D.W., Tarling G.A., Ward P., Mayor D.J. Wax ester composition influences the diapause patterns in the copepod *Calanoides acutus* // *Limnol. Oceanogr.* – 2012. – Vol. 56. – P. 1310.
554. Prato E., Danieli A., Maffia M., Biandolino F. Lipid Contents and Fatty Acid Compositions of *Idotea baltica* and *Sphaeroma serratum* (Crustacea: Isopoda) as Indicators of Food Sources // *Zoological Studies.* – 2012. – Vol. 51, N 1. – P. 38–50.
555. Puskas L.G., Bereczki E., Santha M., Vigh L., Spener F., Ferdinandy P., Onochy A., Kitajka K. Cholesterol and cholesterol plus DHA diet-induced gene expression and fatty acid changes in mouse eye and brain // *Biochimie.* – 2004. – Vol. 86, N 11. – P. 817–824.

556. Rabinovich A.L., Ripatti P.O., Balabaev N.K, Leermakers F.A.M. Molecular dynamics simulations of hydrated unsaturated lipid bilayers in the liquid-crystal phase and comparison to self-consistent field modeling // *Physical Review. E.* – 2003. – Vol. 67, N. 1. – P. 011909_1 - 011909_14.
557. Rainuzzo J.R. Fatty acid and lipid composition of fish egg and larvae // *Fish Farming Technology. Proceedings of the First International Conference on Fish Farming Technology, Trondheim, Norway, 9-12 August 1993.* – Rotterdam (Netherlands): Balkema, 1993. – P. 43–49.
558. Rainuzzo J.R., Reitan K.I., Olsen Y. The significance of lipids at early stages of marine fish: a review // *Aquaculture.* – 1997. – Vol. 155. – P. 103–115.
559. Reading B.J., Sullivan C.V. Chapter 257: Vitellogenesis in fishes // In: F.P. Ferrell [ed], *Encyclopedia of fish physiology: from genome to environment. The reproductive organs and processes.* – Missouri: Elsevier, 2011. – P. 635–646.
560. Reinhardt S.B., VanVleet E.S. Lipid composition of twenty-two species of Antarctic midwater zooplankton and fish // *Marine Biology.* – 1986. – Vol. 91, Issue 2. – P. 149–159.
561. Reiser R., Stevenson B., Kayama M., Choudhury R.B.R., Hood D.W. The influence of dietary fatty acid and environmental temperature on the fatty acid composition of teleost fish // *Journal of the American Oil Chemists' Society.* – 1963. – Vo. 40. – P. 507–513.
562. Renaud P.E., Carroll M.L., Ambrose Jr W.G. Effects of global warming on Arctic sea-floor communities and its consequences for higher trophic levels. In: Duarte C.M. (Ed) *Impacts of global warming on polar ecosystems* // *Fundacion BBVA (Banco Bilbao Vizcaya Argentaria).* – 2008. – P. 139–177.
563. Renaud P.E., Tessmann M., Evenset A., Christensen G.N. Benthic food-web structure of an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard) // *Marine Biology Research.* – 2011. – Vol. 7. – P. 13–26.
564. Renaud P.E., Tessmann M., Evenset A., Christensen G.N. Benthic food-web structure of an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard) // *Marine Biology Research.* – 2011. – Vol. 7. – P. 13–26.

565. Richoux N.B., Froneman P.W. Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligo - trophic South African estuary: a fatty acid approach // *Mar Ecol Prog Ser.* – 2008. – Vol. 357. – P. 121–137.
566. Rollin X., Peng J., Pham D. et al. The effects of dietary lipid and strain difference on polyunsaturated fatty acid composition and conversion in anadromous and landlocked salmon (*Salmo salar* L.) parr // *Comp. Biochem. Physiol. Part B.* – 2003. – Vol. 134. – P. 349–366.
567. Rose G.A. On distributional responses of North Atlantic fish to climate change // *ICES J. of Marine Sci.* – 2005. – Vol. 62. – P. 1360–1374.
568. Rosenlund, G., Torstensen, B.E., Stubhaug, I., Usman, N., Sissener, N.H. Atlantic salmon require long-chain n-3 fatty acids for optimal growth throughout the seawater period // *J. Nutr. Sci.* – 2016. – Vol. 5 (e19). – P. 1–13.
569. Russo R., Riccia A., di Prisco G., Verde C., Giordano V. Molecular adaptations in Antarctic fish and bacteria // *Polar Science.* – 2010. – Vol. 4, Issue 2. – P. 245–256.
570. Ruyter B., Thomassen M.S. Metabolism of n-3 and n-6 fatty acids in Atlantic salmon liver: stimulation by essential fatty acid deficiency // *Lipids.* – 1999. – Vol. 34. – P. 1167–1176.
571. Rybkina E.V., Demchuk A.S., Lajus D.L., Ivanova T.S., Ivanov M.V. Galaktionov K.V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Evol. Ecol. Res.* – 2016. – Vol. 17, N 3. – P. 335–354.
572. Rybkina E.V., Ivanova T.S., Ivanov M.V., Kucheryavyi A.V., Lajus D.L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass // *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* – 2017. – Vol. 97, N 7. – P. 1437–1445.
573. Saha N.R., Usami T., Suzuki Y. A double staining flow cytometric assay for the detection of steroid induced apoptotic leucocytes in common carp (*Cyprinus carpio*) // *Development and comparative immunology.* – 2003. – Vol. 27, N 5. – P. 351–363.
574. Salem M., Nath J., Rexroad C.E. Identification and molecular characterization of the rainbow trout calpains (Capn1 and Capn2): their expression in muscle wasting during starvation // *Comp. Biochem. Physiol.* – 2005. – Vol. 140, N 1. – P. 63–71.

575. Sampaio J.L., Gerl M.J., Klose C., Ejsing C.S., Beug H., Simons K., Shevchenko A. Membrane lipidome of an epithelial cell line // *Proc Natl Acad Sci U S A.* – 2011. – Vol. 108(5). – P. 1903-7. doi: 10.1073/pnas.1019267108.
576. Sandel E., Nixon O., Lutzky S., Ginsbourg B., Tandler A., Uni Z. et al. The effect of dietary phosphatidylcholine/phosphatidylinositol ratio on malformation in larvae and juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // *Aquaculture.* – 2010. – Vol. 304. – P. 42–48.
577. Sargent J., Mc Evoy L., Estevez A., Bell G., Bell M., Henderson J., Tocher D. Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions // *Aquaculture.* – 1999. – Vol. 179. – P. 217–229.
578. Sargent J.R. Marine wax esters // *Sci. Progr.* 1978. – Vol. 65. – P. 437–458.
579. Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V., Henderson R.J., Tocher D.R. Dietary origins and functions of long chain (n–3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // *Journal of Marine Biotechnology.* – 1995. – Vol. 3. – P. 26–28.
580. Sargent J.R., Falk-Petersen S. Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway: lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschii* and *T. inermis* during mid-water // *Marine Biology.* – 1981. – N 62. – P. 131–137.
581. Sargent J.R., Falk-Petersen S. The lipid biochemistry of calanoid copepods // *Hydrobiologia.* – 1988. – Vol. 167/168. – P. 101–114.
582. Sargent J.R., Henderson J.R., Tocher D.R. The Lipids (Ed. J. E. Halver) // *Fish Nutrition.* – NY.: Acad. Press, 1989. – P. 154–218.
583. Sargent J.R., Henderson R.J. Lipids // In: E.D.S. Corner and S. O'Hara [eds], *Biological Chemistry of Marine Copepods.* – Oxford: Oxford University Press, 1986. – P. 59–108.
584. Sargent J.R., McEvoy L.A., Estevez A., Bell G., Bell M., Henderson J., Tocher D. Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds // *Aquaculture.* – 1987. – Vol. 155. – P. 117–127.
585. Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. The Lipids // Ed. J. E. Halver and Hardy R.W. (eds.). *Fish Nutrition*, 3rd edition. – San Diego: Academic Press, 2002. – P. 181–257.

586. Sawyer N., Cauchon E., Chateauneuf A., Cruz R.P., Nicholson D.W., Metters K.M., et al. Molecular pharmacology of the human prostaglandin D2 receptor, CRTH2 // *Br J Pharmacol.* – 2002. – Vol. 137(8). – P. 1163–72.
587. Schuurmans Stekhoven F., Bonting S.L. Transport adenosine triphosphatases // *Reviews in Physiol.* – 1981. – N 61. – P. 1–76.
588. Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S. et al. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters // *Marine ecology Progress Series.* – 2002. – Vol. 235. – P. 127–134.
589. Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R. Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard // *Polar Biol.* – 2000. – Vol. 23. – P. 510–516.
590. Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters // *Marine ecology Progress Series.* – 2002. – Vol. 235. – P. 127–134.
591. Scott W.B., Scott M.G. *Atlantic Fishes of Canada.* – Toronto: University of Toronto Press, 1988. – P. 731.
592. Sheridan M.A. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // *Aquaculture.* – 1989. – Vol. 82(1-4). – P. 191–204.
593. Shiogaki M. Notes on the Life History of the Stichaeid Fish *Opisthocentrus tenuis* // *Jpn. J. Ichthyol.* – 1981. – Vol. 28, N 3. – P. 319–328.
594. Shulman G.E., Love R.M. *The Biochemical Ecology of Marine Fishes, Advances in Marine Biology.* – San Diego: Acad. Press, 1999. – Vol. 36. – 351 pp.
595. Shults L.M., Frost K.J. Helminth parasites of ribbon seals, *Phoca fasciata*, in the Bering Sea and their intermediate hosts // *Proceedings of the Helminthological Society of Washington.* – 1988. – Vol. 55. – P. 68–73.
596. Sidell B.D., Crockett E.L., Driezdic W.R. Antarctic fish tissues preferably catabolise monoenoic fatty acids // *J. Exp.Zool.* – 1995. – Vol. 271. – P. 73–81.
597. Smith C., Wootton R.J. Parental energy expenditure of the male three-spined stickleback // *J. Fish Biology.* – 1999. – Vol. 54. – P. 1132–1136.

598. Smith R.J., Hobson K.A., Koopman H.N., Lavigne D.M. Distinguishing between populations of fresh- and salt- water harbour seals (*Phoca vitulina*) using stable isotope ratios and fatty acid profiles // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1996. – Vol. 53. – P. 272–279.
599. Smith S. Early development and hatching // *The physiology of fishes.* – N.Y.: Acad. Press, 1957. – Vol. 1. – P. 323–359.
600. Smyntek P.M., Teece M.A., Schulz K.L., Storch A.J. Taxonomic differences in the essential fatty acid composition of groups of freshwater zooplankton relate to reproductive demands and generation time // *Freshwater Biology.* – 2008. – Vol. 53. – P. 1768–1782.
601. Somero G.N. Adaptation to high hydrostatic pressure // *Annu. Rev. Physiol.* – 1992. – Vol. 54. – P. 557–577.
602. Somero G.N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu // *Comparative biochemistry and physiology B: Biochem Mol Biol.* – 2003. – Vol. 136(4). – P. 577–91.
603. Somero G.N., Childress J.J. Scaling of ATP-supplying enzymes, myofibrillar proteins and buffering capacity in fish muscle: relationship to locomotory habit // *J. Exp. Biol.* – 1990. – Vol. 149. – P. 319–333.
604. Song W., Wilbert N. Faunistic studies on marine ciliates from the Antarctic benthic area, including descriptions of one epizoic form, 6 new species and, 2 new genera (Protozoa: Ciliophora) // *Acta Protozoologica.* – 2002. – Vol. 41. – P. 23–61.
605. Soreide J.E., Falk-Petersen S., Hegseth E.N., Hop H., Carroll M.L., Hobson K.A., Blachowiak-Samolyk K. Seasonal feeding strategies of *Calanus* in the high-Arctic Svalbard region // *Deep-Sea Research II.* – 2008. – Vol. 55. – P. 2225–2244.
606. Stefansson S.O., Björnsson B.T., Ebbesson L.O.E., McCormick S.D. Smoltification // In: *Fish Larval Physiology.* R. N. Finn, B. G. Kapoor (eds). – Enfield: NH: USA: Science Publishers, 2008. – P. 639–681.
607. Stowasser G., McAllen R., Pierce G.J., Collin M.A., Moffat C.F., Priede I.G., Pond D.W. Trophic position of deep-sea fish – Assessment through fatty acid and stable isotope analyses // *Deep-Sea Research. Part 1.* – 2009. – Vol. 56. – P. 812–826.
608. Stübing D., Hagen W. Fatty acid biomarker ratios—suitable trophic indicators in Antarctic euphausiids? // *Polar Biol.* – 2003. – Vol. 26. – P. 774–782.

609. Suhr S.B., Pond D.W., Gooday A.J., Smith C.R. Selective feeding by benthic foraminifera on phytodetritus on the western Antarctic Peninsula shelf: evidence from fatty acid biomarker analysis // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2003. – Vol. 262. – P. 153–162.
610. Sullivan K.M., Somero G.N. Enzyme activities of fish skeletal muscle and brain as influenced by depth of occurrence and habits of feeding and locomotion // *Marine Biology.* – 1980. – Vol. 60. – P. 91–99.
611. Sundell K.S., Sundh H. Intestinal fluid absorption in anadromous salmonids: importance of tight junctions and aquaporins // *Front Physiol.* – 2012. – Vol. 3. – P. 388. doi: 10.3389/fphys.2012.00388
612. Takama K., Suzuki T., Yoshida K., Arai H., Anma H. Lipid Content and Fatty Acid Composition of Phospholipids in White-Flesh Fish Species // *Fisheries Science.* – 1994. – Vol. 60, N 2. – P. 177–184.
613. Takeuchi T. Essential fatty acids requirements of aquatic animals with emphasis on fish larvae and fingerlings // *Reviews in Fisheries Science* 1997. – Vol. 5. – P. 1–25.
614. Takeuchi T., Kang S-J. Effects of environmental salinity on lipid classes and fatty acid composition in gills of Atlantic salmon // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* – 1989. – Vol. 55, N 8. – P.1395–1405.
615. Takeuchi T., Watanabe T. Requirement of carp for essential fatty acids // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* – 1977. – Vol. 43. – P. 541–551.
616. Tande K.S. Aspects of developmental and mortality rates in *Calanus finmarchicus* related to equiproportional development // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1988. – Vol. 44. – P. 51–55.
617. Thorpe J.E. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon under artificial rearing conditions // *J. Fish Biol.* – 1977. – Vol. 11. – P. 175–184.
618. Tipsmark C.K., Sørensen K.J., Madsen S.S. Aquaporin expression dynamics in osmoregulatory tissues of Atlantic salmon during smoltification and seawater acclimation // *J. Exp. Biol.* – 2010. – Vol. 213. – P. 368–379.
619. Tocher D.R., Bendiksen E., Campbell P., Bell J. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of Teleost fish // *Aquaculture.* – 2008. – Vol. 280. – P. 21–34.
620. Tocher D.R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish // *Aquaculture Research.* – 2008. – Vol. 41, Issue 5. – <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2109.2008.02150.x>

621. Tocher D.R. Glycerophospholipid metabolism. In: Hochachka, P.W., Mommsen, T.P. (Eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes. Metabolic and Adaptational Biochemistry*, vol. 4. – Elsevier Press, Amsterdam, 1995. – P. 119–157.
622. Tocher D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Reviews in Fisheries Science*. – 2003. – N 11. – P. 107–184.
623. Tocher D.R., Bell J.G., Dick J.R. et al. Polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation and the effects of dietary linseed and rapeseed oils // *Fish Physiology and Biochemistry*. – 2000. – Vol. 23, N. 1. – P. 59–73.
624. Tocher D.R., Fonseca-Madrigal J., Bell J.G., Dick J.R., Henderson R.J., Sargent J.R. Effect of diets containing linseed oil on fatty acid desaturation and oxidation in hepatocytes and intestinal enterocytes in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Fish Physiol. Biochem.* – 2002. – Vol. 26. – P. 157–170.
625. Tocher D.R., Fraser A.J., Sargent J.R., Gamble J.C. Lipid class composition during embryonic and early larval development in Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) // *Lipids*. – 1985. – Vol. 20. – P. 84–89.
626. Tocher D.R., Leaver M.J., Hodgson P.A. Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturases // *Prog. Lipid Res.* – 1998. – Vol. 37. – P. 73–117.
627. Torres J.J., Somero G.N. Metabolism, enzymic activities and cold adaptation in Antarctic mesopelagic fishes // *Marine Biology*. – 1988. – Vol. 98, Issue 2. – P. 169–180.
628. Torstensen B.E., Lie Ø., Frøyland L. Lipid metabolism and tissue composition in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) – Effects of capeli oil, palm oil, and oleic acid-enriched sunflower oil as dietary lipid sources // *Lipids*. – 2000. – Vol. 3. – P. 653–664.
629. Turchini G.M., Francis D.S. Fatty acid metabolism (desaturation, elongation and *b*-oxidation) in rainbow trout fed fish oil- or linseed oil-based diets // *British Journal of Nutrition*. – 2009. – Vol. 102. – P. 69–81.
630. Turchini G.M., Mentasti T., Caprino F., Giani I., Panseri S., Bellagamba F., Moretti V.M., Valfré F. The relative absorption of fatty acids in brown trout (*Salmo trutta*) fed a commercial extruded pellet coated with different lipid sources // *Italian Journal of Animal Science*. – 2005. – Is.3. – Vol. 4. – P. 241–252.

631. Tyler C.R., Sumpter J.P. Oocytes growth and development in teleosts // Rev. Fish Biol. Fisher. – 1996. – Vol. 6. – P. 287–318.
632. Valentini K.J., Pickens C.A., Wiesinger J.A., Fenton J.I. The effect of fish oil supplementation on brain DHA and EPA content and fatty acid profile in mice // International journal of food sciences and nutrition. – 2017. – Vol. 69, N 6. – P. 1-13.
633. Van Dooremalen C., Koekkoek J., Ellers J. Temperature-induced plasticity in membrane and storage lipid composition: thermal reaction norms across five different temperatures // Journal of Insect Physiology. – 2011. – Vol. 57. – P. 285–291.
634. Velansky P.V., Kostetsky E.Ya. Lipids of marine cold-water fishes // Russian journal of marine biology. – 2008. – Vol. 34, N 1. – P. 51–56.
635. Verma S.K., Leikina E., Melikov K., Gebert C., Kram V., Young M.F., Uygur B., Chernomordik L.V. Cell-surface phosphatidylserine regulates osteoclast precursor fusion // JBC. – 2017. – P. 254–270. doi:10.1074/jbc.M117.809681.
636. Veselov A.Je., Kazakov R.V., Sysoyeva M.I., Bahmet I.N. Ontogenesis of reotactic and optomotor responses of juvenile Atlantic salmon // Aquaculture. – 1998. – Vol. 168. – P. 17–26.
637. Viga A., Grahl-Nielsen O. Genotypic and phenotypic fatty acid composition in the tissues of salmon, *Salmo salar* // Comparative physiology and biochemistry. Part B. – 1990. – Vol. 96. – P. 721–727.
638. Viherluoto M., Kuosa H., Flinkman J., Viitasalo, M. Food utilization of pelagic mysids, *Mysis mixta* and *M. relicta*, during their growing season in the northern Baltic Sea // Mar. Biol., 2000. – Vol. 136. – P. 553–559.
639. Viljoen S., van As J.G. Sessile peritrichs (Ciliophora: Peritricha) from freshwater fish in the Transvaal, South Africa // South African Journal of Zoology. – 1985. – Vol. 20. – P. 79–96.
640. Viron C., Saunois A., Andre P., Perly B., Laffose M. Isolation and identification of unsaturated fatty acid methyl esters from marine micro-algae // Analytica Chimica Acta. – 2000. – Vol. 409. – P. 257–266.
641. Viso A.C., Marty J.C. Fatty acids from 28 marine microalgae // Phytochemistry. – 1993. – Vol. 34, N 6. – P. 1521–1533.

642. Walch D.E., Banasik O.J., Gilles K.A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids // *Chromatography*. – 1965. – Vol. 17, N 2. – P. 78–85.
643. Wall R., Ross R.P., Fitzgerald G.F., Stanton C. Fatty acids from fish: the anti-inflammatory potential of long-chain omega-3 fatty acids // *Nutrition Reviews*. – 2010. – Vol. 68, N 5. – P. 280–289.
644. Wang Q., Xue C-H., Li Z-J., Xu J. Phosphatidylcholine levels and their fatty acid compositions in squid egg: a comparison study with pollack roe and sturgeon caviar // *Journal of Food Lipids*. – 2008. – Vol. 15. – P. 222–230.
645. Wang W., Pan S.J., Dahlmeier D., Xiao X. Recursive neural conditional random fields for aspect-based sentiment analysis. In *EMNLP*. – 2016.
646. Watanabe T., Takeuchi T., Ogina C. Effect of dietary methyl linoleate and linolenate on growth of carp // II. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*. – 1975. – Vol. 41. – P. 263–269.
647. Weatherby T.M., Davis A.D., Hartline D.K., Lenz P.H. The need for speed. II. Myelin in calanoid copepods // *J. Comp. Physiol. A*. – 2000. – Vol. 186. – P. 347–357.
648. Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids // *Marine Fisheries Review*. – 1980. – Vol. 42. – P. 1–14.
649. Werner I., Auel H. Seasonal variability in abundance, respiration and lipid composition of Arctic under-ice amphipods // *Marine Ecology Progress Series*. – 2005. – Vol. 292. – P. 251–262.
650. Wessels H., Karsten U., Wiencke C., Hagen W. On the potential of fatty acids as trophic markers in Arctic grazers: feeding experiments with sea urchins and amphipods fed nine diets of macroalgae // *Polar Biol*. – 2012. – Vol. 35. – P. 555–565.
651. White C.R., Alton L.A., Frappell P.B. Metabolic cold adaptation in fishes occurs at the level of whole animal, mitochondria and enzyme // *Proc. Biol. Sci*. – 2012. – Vol. 279. – P. 1740–1747.
652. Williams H.H., MacKenzie K., McCarthy A.M. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. – 1992. – Vol. 2(2). – P. 144–176.

653. Wold A., Leu E., Walkusz W., Falk-Petersen S. Lipids in copepodite stages of *Calanus glacialis* // Polar biology. – 2007. – Vol. 30. – N 5. – P. 655–658.
654. Wootton R.J. The Darwinian stickleback *Gasterosteus aculeatus*: a history of evolutionary studies // Journal of fish Biology. – 2009. – <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02412.x>
655. Yanes-Roca C., Rhody N., Nystrom M., Main K. L. Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*) // Aquaculture. – 2009. – N 287. – P. 335–340.
656. Yang Z.H., Emma-Okon B., Remaley A.T. Dietary marine-derived long-chain monounsaturated fatty acids and cardiovascular disease risk: a mini review // Lipids in health and disease. – 2016. – Vol. 15(1). – P. 201. doi:10.1186/s12944-016-0366-5
657. Youdim K.A., Martin A., Joseph J.A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications // J. Dev. Neurosci. – 2000. – Vol. 18. – P. 383–399.
658. Yu T.C., Sinnhuber R., Hendricks J. D. Reproduction and survival of rainbow trout (*Salmo gairdner* L) fed linolenic acid as the only source of essential fatty acids // Lipids. – 1979. – Vol. 14. – P. 572–575.
659. Zaboukas N., Miliou H., Megalofonou P., Moraitou-Apostolopoulou M. Biochemical composition of the Atlantic bonito *Sarda sarda* the Aegean Sea (eastern Mediterranean Sea) in different stages of sexual maturity // J. Fish Biol. – 2006. – Vol. 69. – P. 347–362.
660. Zambonino Infante J.L., Cahu C.L. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae // Comparative Biochemistry and Physiology. – 2001. – Vol. 130. – P. 477–487.
661. Zengin H., Akpınar M.A. Fatty acid composition of *Oncorhynchus mykiss* during embryogenesis and other developmental stages // J. Biologia, Bratislava. – 2006. – Vol. 61, N 3. – P. 305–311.
662. Zhukova N.V., Aizdaicher N.A. Fatty acid composition of 15 species of marine microalgae // Phytochemistry. – 1995. – Vol. 39. – P. 351–356.