

*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

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва

2019

Работа выполнена в Институте биологии – обособленном подразделении Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (ИБ КарНЦ РАН), г. Петрозаводск

**Научный консультант: Нина Николаевна Немова,**

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Российской академии наук, руководитель научного направления Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (КарНЦ РАН), главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН, г. Петрозаводск

**Официальные оппоненты:**

**Карамушко Лариса Ивановна,**

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории ихтиологии и физиологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Мурманского морского биологического института Кольского научного центра Российской академии наук (ММБИ КНЦ РАН), г. Мурманск

**Аврова Наталья Федоровна,**

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории молекулярной эндокринологии и нейробиологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук (ИЭФБ РАН), г. Санкт-Петербург

**Герасимов Юрий Викторович,**

доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб, заместитель директора по научной работе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН), пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, г. Севастополь

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2019 г. в \_\_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН) по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: <http://www.sev-in.ru> и на сайте высшей аттестационной комиссии при Министерстве науки и высшего образования Российской Федерации по адресу: [vak.minobrnauki.gov.ru](http://vak.minobrnauki.gov.ru)

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2019 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 (Андряшев, 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 работы:**

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 лептокллина *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 лептокллина 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); Международный Съезд общества экспериментальных биологов SEB-2018 (Гетеборг, Швеция, 2017); 68<sup>th</sup> 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 «39<sup>th</sup> 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 «49<sup>th</sup> ICBL» (Маастрихт, Нидерланды, 2008).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 52 научные работы, 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.

**Список сокращений.** ОЛ – общие липиды; ФЛ – фосфолипиды; ФИ – фосфатидилинозитол; ФС – фосфатидилсерин; ФХ – фосфатидилхолин; ФЭА – фосфатидилэтаноламин; СФМ – сфингомиелин; ЛФХ – лизофосфатидилхолин; ДАГ – диацилглицерины, ТАГ – триацилглицерины; ХС – холестерин; ЭХС – эфиры холестерина; ЖК – жирные кислоты; СЖК – свободные жирные кислоты; НЖК – насыщенные ЖК; МНЖК – мононенасыщенные ЖК; ПНЖК – полиненасыщенные ЖК; АРА – арахидоновая кислота; ЭПК – эйкозапентаеновая кислота; ДПК – докозапентаеновая кислота; ДГК – докозагексаеновая кислота.

**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 молодого пятнистого лептоклена. 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: Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации»; Грантами Президента РФ для гос. поддержки научных исследований, проводимых ведущими научными школами РФ: НШ-3731.2010.4, НШ-1642.2012.4, НШ-1410.2014.4; Грантом Президента РФ для гос. поддержки молодых российских ученых – кандидатов наук, проект: МК-666.2011.4; Проектами РФФИ № 11-04-00167-а, № 14-04-00473, № 17-04-00466; Грантом Российского научного фонда № 14-24-00102, 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»).

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава I. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

Представлен анализ сведений литературы более чем за 50-летний период. В первой части обзора приведена информация о многообразии липидов, к числу основных функций которых относят структурную, энергетическую и регуляторную, в которой липиды выступают как биоэффекторы. С регуляторной функцией тесно связана информационная функция, а также транспортная (с участием липопротеинов) (Крепс, 1981; Болдырев, 1985; Дятловицкая, Безуглов, 1998; Сергеева, Варфоломеева, 2006; El Balibi et al., 1996; Samraio et al., 2011; Kim et al., 2013; Antonny et al., 2015). Отдельные классы липидов в организме выполняют несколько функций, каждая из которых, например у рыб, имеет определяющее значение в конкретной эколого-физиологической ситуации (Крепс, 1981; Павлов и др., 2007, 2012; Немова и др., 2016; Нор et al., 1995; Weatherby et al., 2000; Jutfelt et al., 2007; Kattner et al., 2007; Voissonnot et al., 2016). Дана детальная характеристика энергетических липидов (ТАГ, восков и ЭХС) как основных форм запасаения энергии у водных организмов. Для гидробионтов северных широт накопление большого количества липидов, 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. Приводятся основные сведения о структуре, свойствах, функциях и специфике, биологических эффектов ФЛ (основных компонентов клеточных мембран) и их отдельных классов, их значению в обеспечении функциональной устойчивости и поддержании метаболического гомеостаза рыб северных морей и некоторых объектов их питания на разных этапах жизненного цикла. Проведен анализ литературы об изменении физико-химических свойств мембран, при действии факторов среды за счет вариаций соотношений отдельных ФЛ. В разделе дана информация о структуре, специфике и некоторых функциях ЖК, компонентов липидных молекул, находящихся в организме в основном в связанном состоянии и которые сравнительно быстро включаются в адаптивные реакции. Совокупность разнообразных ЖК обеспечивает организму как в обычных, так и в экстремальных условиях возможность избирать альтернативные пути реагирования: регуляцию жидкостности биомембран, синтез биологически активных веществ типа простагландинов, лейкотриенов, источником которых являются ПНЖК и др. (Coutteau et al., 1997; Ernst et al., 2016). Рассмотрена концепция трофических

биомаркеров, основанная на анализе общих и специфических метаболических изменений липидного обмена и синтеза специфических ЖК различными таксономическим и экологическим группами гидробионтов. Обсуждены дальнейшие пути перемещения этих ЖК, их трансформации, накопления и расходования в пищевых цепях морских и пресноводных экосистем. Второй раздел обзора литературы включает анализ имеющейся мировой литературы по таксономии, эволюции, биологии и некоторым аспектам экологии исследованных в работе видов рыб северных морей – пятнистого лептокллина, люмпена Фабриция, беломорской сельди, трехиглой колюшки, атлантического лосося и кумжи.

## Глава II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Разделе 2.1. приведена информация о материале исследований, сбор и анализ которого проводился в период с 2007 по 2018 гг. Краткая информация об этом представлена в таблице 1. 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. Дано описание районов исследования для каждого вида.

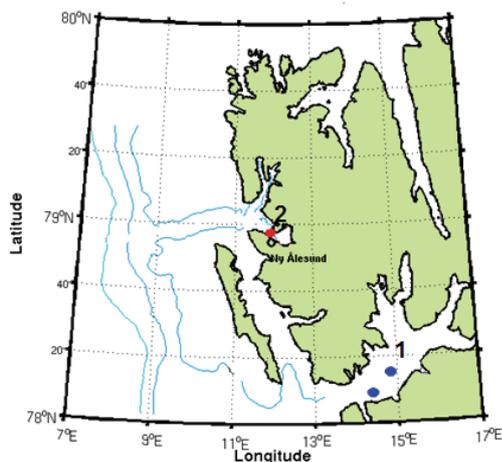
Таблица 1. Объекты исследования и их краткая характеристика, районы сбора материала.

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

## Продолжение таблицы 1

	Акватория о. Западный Шпицберген: залив Конгс-фьорд	Лето (июль-авг.), зима (январь), весна (апрель)	личинки и разновозрастная молодь	Пелагический
<u>Семейство Лососевые (Salmonidae):</u> 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	Речной период жизненного цикла.  Молодь лососевых ведет демерсальный образ жизни
<u>Семейство Лососевые (Salmonidae):</u> Кумжа ( <i>Salmo trutta</i> )	Водотоки басс. Белого моря: р. Индера, р. Ольховка; водотоки басс. Онежского озера: р. Орзег и бас. Ладожского озера, р. Улмасен-йоки	Лето (июнь-август)	Эмбриогенез: этап пигментации глаз, предличинки, личинки с желточным мешком; сеголетки, пестрятки, смолты	

Сбор проб пелагической молоди и придонных особей пятнистого лептоклина



проводили с использованием пелагического и донного тралов в акватории заливов Конгс-фьорд и Ис-фьорд (рисунок 1) на борту научного судна R/V Helmer Hanssen (Арктический Университет Норвегии, UiT) в ходе серии международных научно-исследовательских экспедиций. Гидрологические характеристики мест сбора проб приведены в таблице 2.

Рисунок 1. Станции сбора проб пятнистого лептоклина в заливах Ис-фьорд (1), Конгс-фьорд (2) о. Западный Шпицберген.

Таблица 2. Гидрологические характеристики мест сбора проб пятнистого лептоклина для биохимического анализа в заливах Ис-фьорд и Конгс-фьорд о. Западный Шпицберген.

Залив Характеристика	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

В мышцах молоди лептоклина L2, L3, L4, L4\* и L5 стадий развития и липидном мешке рыб L4, L4\* и L5 стадий развития была изучена суточная динамика липидного профиля в зимний период. В остальных исследованиях проанализирована тканевая специфика липидов только для молоди L3 стадии.

Дополнительно для паразитологического анализа пробы молоди и взрослых особей люмпена были собраны в ходе двух рейсов летом и осенью 2015 г. в акваториях Билле-фьорда (78°36' с.ш., 16°32' в.д.), Конгс-фьорда (79°01' с.ш., 11°21' в.д.) и в акватории северной станции (N Spitsbergen, 79°41' с.ш., 11°06' в.д.).

Сбор трехиглой колюшки, беломорской сельди и люмпена Фабриция проводили в различных биотопах Белого моря. Трехиглую колюшку вылавливали летом (июнь) с помощью малькового невода длиной 7,5 м и высотой 1,5 м в 30-метровой прибрежной полосе Кандалакшского залива на трех нерестилищах, различающихся гидробиологическими условиями: лагуне Колюшковой прол. Сухая Салма (66°31'32.62" с.ш., 33°64'59.53" в.д.), которая является мелководной, полуизолированной от моря и хорошо прогреваемой акваторией с умеренной плотностью колюшки, губе Сельдяной (66°33'80.66" с.ш., 33°62'25.16" в.д.), открытом заливе с интенсивным водообменом и плотными зарослями zostеры, плотность колюшек максимальная в виду крайне благоприятных условий нерестилища, губе Конюхова (66°33'80.66" с.ш., 33°62'25.16" в.д.), относительно открытая и мелководная акватория с зарослями фукуса и отсутствием zostеры. Пробы молоди колюшки были собраны в середине августа в губе Сельдяная и лагуне Колюшковой. Общая длина тела молоди составляла 22,1±0,6 мм и 21,7±0,5 мм, а численность – 210 экз./м<sup>2</sup> и 40 экз./м<sup>2</sup> соответственно.

Пробы взрослых особей беломорской сельди (самки) 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), а личинки (возраст: 52 дн.) – из Кандалакшского и Онежского заливов. Данные о местах вылова сельди представлены в таблице 3.

Таблица 3. Характеристика мест сбора проб беломорской сельди.

Место сбора	Двинский залив	Двинский залив	Кандалакшский залив	Терский берег Белого моря (устье р. Варзуга)	Онежский залив
Год сбора проб	2010	2012	2010	2010	2010
Координаты	64°57' с.ш. 38°23' в.д.	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	13,0	25,0	38,0	38,0
Температура воды, °С	6,5	8,4	2,9	5,9	6,7
Соленость, ‰	26,5	18,8	27,1	27,0	26,4

Половозрелые особи люмпена Фабриция выловлены в акватории Онежского залива и в районе устья р. Варзуга с помощью донного трала (таблица 4).

Таблица 4. Характеристики мест сбора проб люмпена Фабриция в Белом море.

Место сбора проб (октябрь 2010 г.)	Терский берег Белого моря (устье р. Варзуга)	Онежский залив
Географические координаты	66°05' с.ш. 37°38' в.д.	64°59' с.ш. 36°37' в.д.
Глубина, м	38	38
Температура, °С	5,9	6,7
Соленость, ‰	27,0	26,4

В Главе II также приведена характеристика пресноводных нерестово-выростных водотоков басс. Белого моря (Кольский полуостров) и басс. Онежского оз., населенных молодь лосося и кумжи. После отлова с помощью аппарата электролова (ФА-2, Норвегия) мальков выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля (Нефедова и др., 2005). *Сравнительное исследование липидного профиля развивающейся икры кумжи и атлантического лосося.* Икру лосося собирали на р. Сума (басс. Белого моря, октябрь, температура воды 8,6°С), оплодотворяли, перевозили на рыбное хозяйство «Янисъярви», помещали в заводской инкубационной лоток с естественной проточностью из р. Улмасен-йоки и продолжали фиксировать пробы для анализа по градусо-дням, на разных этапах эмбриогенеза: этап 5 – пигментация глаз (287 г.д.), этап 6 – предличинка (перед вылулпением) (331 г.д.), этап 7 – личинка с желточным мешком (331 г.д.). Икра кумжи была получена из маточного стада оз. Янисъярви (басс. Ладожского оз.) при температуре воды 9,6°С. Развитие оплодотворенной икры кумжи проходило в тех же условиях, что и лосося. Пробы для анализа отбирали по градусо-дням, на разных стадиях эмбриогенеза: этап 5 – пигментация глаз (267 г.д.), этап 6 – предличинка (перед вылулпением) (312 г.д.), этап 7 – личинка с желточным мешком (312 г.д.). Весной 2018 г., на этапе пигментации глаз икру делили на 2 части: одна развивалась в заводских лотках (температура воды 0,4°С), другая – в реке в искусственных гнездах-инкубаторах (температура воды 0,3°С).

*Исследование липидного профиля разновозрастной молоди лосося порога Собачий (р. Варзуга):* молодь возраста 0+, 1+ и 2+ отлавливали в октябре.

*Разнокачественность сеголеток атлантического лосося при расселении в разные биотопы р. Варзуга:* сеголеток (0+) отлавливали в главном русле р. Варзуга и ее притоках первого порядка – Пятка, Фалалей, Ареньга после завершения их

расселения из нерестовых гнезд (июнь, июль). Часть мальков из нерестовых гнезд расселялась в устье притоков, а другая в прибрежные участки главного русла.

*Исследование сеголеток атлантического лосося, населяющих один водоток:* отлов сеголеток (0+) проводили с нерестово-выростных площадей микробиотопов р. Ареньга в период образования устойчивых группировок. Перед отловом проводили подводные наблюдения за интенсивностью питания мальков обеих группировок.

*Разнокачественность разновозрастной молоди кумжи пресноводных водотоков басс. Белого моря; смолты атлантического лосося и кумжи:* молодь кумжи (возраста 0+, 1+, 2+) отлавливали в р. Ольховка, р. Индера. Смолтов кумжи и лосося отлавливали 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.

*Разнокачественность разновозрастной молоди кумжи пресноводного водотока басс. Онежского озера:* молодь лосося разных возрастных групп (0+, 1+ и 2+) отлавливали в летний сезон (июнь) в р. Орзega.

*Кормовые объекты макрозообентоса кумжевых и лососевых пресноводных водотоков (басс. Онежского оз.):* сбор водных беспозвоночных проводили на типичных нерестово-выростных участках пяти лососевых и кумжевых рек басс. Онежского оз.: Большая Уя, Орзega, Суна, Чебинка, Лижма (исток оз. Кедрозеро) и Лижма (устье) в летний период (июль). При отборе проб использовали гидробиологическую рамку (Методические рекомендации по изучению..., 1989). Организмы выбирали из проб вручную до навесок 0,98–1,72 г. Определяли видовой состав макрозообентоса (Определитель пресноводных беспозвоночных..., 2001).

В разделе 2.2. Главы II дается описание методик биохимического, паразитологического и гистологического анализа. Используемое современное оборудование лаборатории экологической биохимии, на базе которой проводились исследования, соответствует задачам работы. Отдельные разделы исследования выполнены с использованием оборудования ЦКП КарНЦ РАН.

Экстракция липидов и анализ отдельных классов липидов. В полевых условиях каждая из проб (ткани, органы, тушки рыб, макрозообентос) фиксировалась этиловым спиртом (96%) с добавлением 0,001% антиоксиданта ионола, тщательно измельчалась, хранились до анализа на холоде (-4°C) (Кейтс, 1975; Lucas, Ridout, 1970; Zahler, Niggli, 1977; Christie, 1993; Lundberg et al., 2006; Lee et al., 2006). Экстракцию липидов проводили по методу Дж. Фолча (Folch, 1957). Разделение ОЛ на классы проводили методом тонкослойной хроматографии в системе растворителей: петролейный эфир:серный эфир:уксусная кислота (90:10:1, по объему). Количественное определение общих ФЛ, ДАГ, ТАГ, ЭХС и восков проводили гидроксаматным методом (Walsh et al., 1965). Количественное определение ХС проводили по методу Ф. Энгельбрехта (Engelbrecht et al., 1974).

Состав фосфолипидов. Определение количественного состава отдельных классов ФЛ осуществляли на жидкостном хроматографе «Стайер» (ООО «Аквилон», Россия). Для идентификации использовали стандартные ФЛ (Sigma-Aldrich, США). Элюентом являлась система органических растворителей ацетонитрил:метанол:гексан:фосфорная кислота (918:30:30:17,5, по объему). Детектирование анализируемых компонентов проводили на спектрофотометре по поглощению в УФ-свете при длине волны 206 нм (Arduini et al., 1996).

Состав жирных кислот. Определение ЖК-профиля липидов проводили методом газожидкостной хроматографии. Выделенные липиды подвергали прямому

метанолизу (Цыганов, 1971). Полученные метиловые эфиры ЖК разделяли на хроматографе «Хроматэк-Кристалл-5000.2» с ДАЖ-2М (дозатор автоматический жидкостный) (ЗАО «Хроматэк», Россия). Идентификацию ЖК осуществляли сравнением хроматографических подвижностей, имеющих на хроматограмме пиков (времени удерживания и логарифмических индексов) с таковыми для стандартных метиловых эфиров ЖК (Sigma Aldrich, США).

Расчеты количества вещества в пробе и статистическая обработка данных. Расчеты количества вещества в пробе проводили с использованием формул, согласно данным калибровочных кривых, для построения которых использовали стандарты веществ. Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgraphics 2.5 для Windows.

Гистологический анализ. Ткани извлекались из свежего материала, закладывались в гистологические кассеты и помещались в контейнер с 10% забуференным раствором формальдегида. Проводку и пропитку парафином осуществляли через автоматическую систему карусельного типа – модель STP-120 (Thermo Scientific, США). Парафиновые блоки изготавливали с использованием заливочного комплекса EC-350 (Thermo Scientific, США), их резку осуществляли на санном микротоме HM-440 (Thermo Scientific, США) 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, Германия). В работе использованы методические рекомендации Е.В. Микодиной с соавт. (2009). Дополнительно гистоморфологические исследования липидного мешка молоди L2, L3, L4, L4\* и L5 стадий развития были проведены при участии Е.А. Кондаковой на базе РЦ РМиКТ СПбГУ. Материал был отмыт от фиксатора в PBS, обезвожен в спиртах восходящей концентрации и залит в Paraplast по стандартной методике. Серийные срезы толщиной 6-7 мкм получены при помощи санного микротомы Leica (Leica, Германия). Поперечные срезы получены из изолированных органов брюшной полости молоди L4 стадии развития. Остальные образцы изучали в сагиттальной плоскости. Окраска препаратов проводилась гематоксилином Карацци с эозином (Biovitrum, Россия). Съемка препаратов осуществлялось с помощью микроскопа Leica DMI6000 (Leica, Германия).

Паразитологический анализ. Отловленную рыбу помещали в 4% раствор формальдегида. 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).

### **ГЛАВА III. ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ И СТРАТЕГИЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ПЯТНИСТОГО ЛЕПТОКЛИНА *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) В АРКТИКЕ**

В разделе 3.1. представлены результаты по сезонной динамике липидов в мышцах, печени и гонадах самок пятнистого лептоклина, обитающего в акватории фьордов Конгс-фьорд (в летний и зимний сезоны) и Ис-фьорд (в осенний период).

Установлено, что в летний период на стадии вителлогенеза у лептоклина из залива Конгс-фьорд высокое содержание ОЛ в печени обеспечивается за счет ТАГ, ХС и ФЛ (21,2; 8,40 и 7,63% сухой массы), в гонадах – за счет ХС и ТАГ (20,7 и 8,7% сухой массы), что указывает на активное питание рыб, создание энергетических резервов (депонирующая функция печени), необходимых для роста гонад в летний, наиболее продуктивный период, и для последующей зимовки. Высокое содержание ХС в гонадах может быть связано с активацией его синтеза в печени и поступления в растущие ооциты. В гонадах лептоклина также установлено повышенное содержание ЭХС и восков (6,71% сухой массы) по сравнению с таковыми в мышцах и печени (1,03 и 0,53% сухой массы). Известно, что ЭХС являются более универсальными по сравнению с ТАГ запасными веществами, так как в их молекулах в нейтральной для организма форме сохраняются запасы как структурных, так и энергетических веществ (ХС и ЖК). У рыб они также могут участвовать в энергетическом обмене, однако гидролиз восков и ЭХС происходит значительно медленнее, чем ТАГ (Лапин, Шатуновский, 1981). В мышцах рыб установлен пониженный уровень ОЛ, в том числе, ТАГ (1,66% сухой массы). 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). Минорные ФЛ (ФИ, ФС, СФМ и ЛФХ) в изученных органах рыб были в пределах 0,22-6,67% суммы ФЛ, среди которых сравнительно высоко содержание ФИ, особенно в гонадах (6,67%). Ранее было показано, что как ФХ, так и минорный ФИ, а также их определенное соотношение влияют на процессы роста и полноценное физиологическое развитие молоди, повышая выживаемость, а также способствуя нормальному развитию скелета (Kanazawa, 1993, 1995; Cahu et al., 2003; Hansen et al., 2010). ФИ – один из сигнальных липидов в клетках различных типов и его роль особенно важна в развитии нервной системы и в снижении риска деформации костей на ранних стадиях развития молоди (Coutteau et al., 1997; Sandel et al., 2010).

При сравнении спектра липидов органов половозрелых особей лептоклина из Конгс-фьорда в летний и зимний период выявлено, что зимой в гонадах рыб содержание ОЛ вдвое выше по сравнению с таковым летом (до 72,9% сухой массы), в основном за счет ФЛ (до 50,81% сухой массы), а именно – за счет ФЭА, ФС, ЛФХ. При этом в гонадах сохраняется высокое содержание ФХ (до 71,5% суммы ФЛ). ФЛ и ТАГ доминировали в гонадах, печени и мышцах, причем значительная их доля (50,8 и 14,3% сухой массы соответственно) запасается в гонадах до начала нереста. Зимой в гонадах, отмечено заметно снижение содержания ХС (в 3,8 раза) и ЭХС и восков (в 2,9 раза), что, вероятно, указывает на их специфическое использование для синтеза ТАГ и ФЛ. Содержание ОЛ в печени рыб в Конгс-фьорде зимой не изменилось, но отмечены некоторые вариации в содержании отдельных классов липидов и их соотношений: увеличилось содержание ФЛ (в 1,9 раза, за счет ЛФХ и СФМ, при снижении ФЭА и ФИ), а также ЭХС и восков (в 7,1 раз) и снижение ТАГ (в 1,7 раза). В зимний период показано заметное снижение содержания ХС в гонадах (в 3,8 раза) и мышцах рыб. Вариации уровня ХС в клеточных мембранах рассматриваются как один из биохимических механизмов регуляции проницаемости липидного бислоя в условиях низких температур, направленного на поддержание оптимального физико-химического состояния мембраны (Crockett, 1998; Mitra et al., 2004).

Исследования липидов половозрелых самок лептоклина из залива Ис-фьорд в осенний сезон представляют интерес в связи с тем, что особи в этом биотопе в

октябре уже имели зрелые гонады. Содержание ОЛ в печени и гонадах рыб в октябре сходно (33,7 и 39,4% сухой массы соответственно), а в мышцах их уровень значительно ниже – 11,6%. Высокое содержание ОЛ обеспечивается за счет запасных липидов в форме ТАГ, которые наиболее вариабельны по отношению к факторам среды и имеют определяющее значение для дальнейшего развития икры и личинки. Уровень других запасных липидов (восков и ЭХС) был выше в гонадах (6,4% сухой массы) по сравнению с таковым в печени и мышцах (1,2 и 0,6%).

Результаты исследования липидного спектра гонад самок лептоклина в разные сезоны и гистоморфологические данные о состоянии гонад свидетельствуют о том, что для икрометания самки выбирают водные слои с наиболее благоприятным сочетанием экологических факторов (температура, соленость, глубина). Наши данные указывают на то, что лептоклин в акватории исследованных заливов о. Западный Шпицберген нерестится в зимний период (ноябрь-декабрь). Мейер Оттесен К. с соавторами (Meyer Ottesen et al., 2018) обнаружили, что наибольшие значения гонадосоматического и гепатосоматического индексов показаны для самок осенью и зимой, а для самцов зимой. При этом, самки становятся половозрелыми в возрасте около семи лет при длине 125 мм. П. Питон (Pethon, 2005) показал, что период икрометания лептоклина в акватории Северной Атлантики приходится на зиму. В районе южной части акватории Баренцева моря самки с крупными яйцами (диаметр 1,5 мм) были выловлены уже в октябре (Dolgov, 1994).

Готовность к нересту, нерестовое состояние у рыб, а также качество ооцитов во многом обусловлены экологическими факторами среды, особенно температурой и трофическими условиями в период нагула, что связано с необходимостью должного жиронакопления в гонадах, обеспечивающего последующее развитие эмбриона в условиях зимы (Murzina et al., 2012). Имеется тесная взаимосвязь между сроками нереста, вылуплением личинок (в зимне-весенний период) и весенним цветением фитопланктона. Согласно теории критического периода Йорта (Hjort, 1914, 1926), пополнение годового класса рыб и выживаемость личинок определяются перекрыванием выклева личинки, ее переходом со временем на экзогенное питание и уровнем продукции зоопланктона и первичных продуцентов, 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 может определяться температурой среды (Павлов, 2010). При изучении ЖК состава личинок и молоди лептоклина было установлено, что личинки на ранних стадиях развития являются фитопланктофагами (основные объекты питания – диатомовые и динофитовые водоросли), а по мере роста и развития молоди пищевой тип меняется на зоопланктофагию (кормовые объекты - науплии и копеподиты копепод). Это является ключевым фактором пополнения и поддержания численности арктико-бореального лептоклина в условиях Арктики. Высокий уровень (n-3) ПНЖК в ФЛ лептоклина (особенно у молоди в постэмбриональный период развития) отражает адаптивную специфику раннего развития рыб северных морей. Именно в таком, связанном виде, эти ЖК наиболее полно усваиваются личинками и молодь рыб, способствуя их росту и развитию (Sargent et al., 1989; Izquierdo et al., 2000; Moraes et al., 2007).

В разделе 3.2. представлены результаты исследования ЖК-спектра ОЛ тканей и органов половозрелого лептоклина в разные сезоны года, обитающего в Конгсфьорде и Ис-фьорде. Снижение содержания незаменимых ПНЖК в ОЛ в гонадах

лептоклина зимой (по сравнению с летом) может способствовать снижению качества оплодотворения и жизнеспособности потомства, однако повышение при этом индекса  $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$  ПНЖК, а также содержания МНЖК и НЖК компенсирует этот эффект. Установленные количественные различия в ЖК-спектрах гонад лептоклина из залива Конгс-фьорд летом и зимой, а также липидный профиль гонад у рыб из залива Ис-фьорд осенью связаны с особенностями температурных и трофических условий среды, влияющих на жиронакопление и качество ооцитов.

Качественный и количественный ЖК-состав липидов мышц лептоклина, характеризуется высоким содержанием эссенциальных ПНЖК. В ФЛ мышц рыб установлено самое высокое содержание 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). Такие же тенденции характерны и для содержания ПНЖК (n-3) семейства ТАГ в мышцах. Высокий уровень ПНЖК (особенно 22:6(n-3)) можно объяснить с одной стороны высокой двигательной активностью рыб, связанной с бросками за кормом, перемещением в толще воды, противостоянием потоку, репродуктивным поведением, а с другой – с участием ПНЖК в процессах осморегуляции клеток в среде с повышенной соленостью (Рипатти и др., 2001; Tocher et al., 1994, 1995).

Можно полагать, что выделенные особенности тканевого содержания липидов и их ЖК-компонентов отдельных классов липидов (ТАГ и ФЛ) у половозрелого лептоклина в ходе годового цикла определяются их участием в эколого-биохимических адаптациях, направленных на активное освоение северных границ ареала (в том числе в изменяющихся климатических условиях среды).

В разделе 3.3. приводятся результаты сравнительного исследования липидного статуса у взрослых особей лептоклина, обитающего в акватории фьорда Ис-фьорд (арх. Шпицберген) и люмпена Фабриция из акватории Онежского залива и района Терского берега (басс. Белого моря) осенью.

Показано практически равное содержание ОЛ у исследуемых видов рыб (в пределах 11,4-11,8% сухой массы), что указывает на генетическую детерминированность липидов (рисунок 2, А).

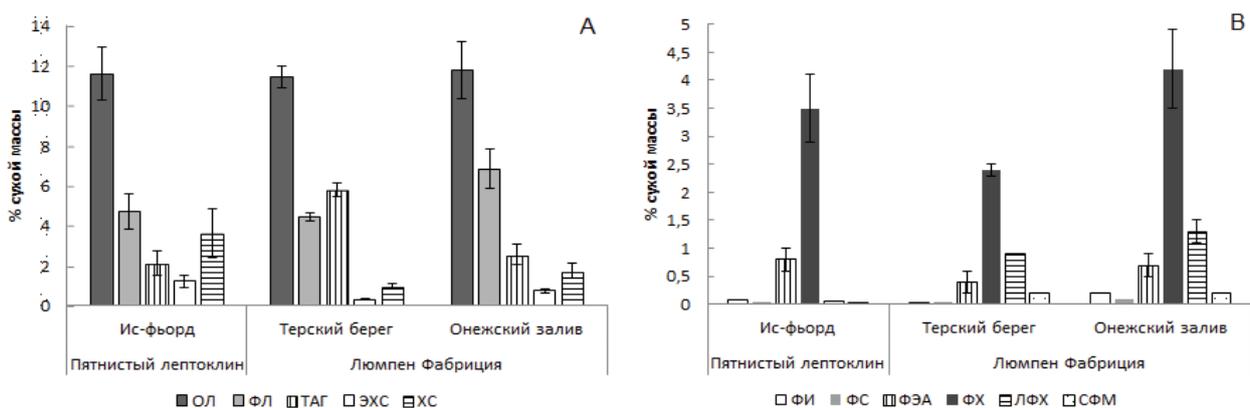


Рисунок 2. Содержание ОЛ и их основных классов (ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС) (А) и содержание ФИ, ФС, ФХ, ФЭА, ЛФХ, СФМ (В) в мышцах пятнистого лептоклина из Ис-фьорда и люмпена Фабриция из акватории Терского берега и Онежского залива Белого моря.

У люмпена Фабриция из Онежского залива Белого моря было обнаружено более высокое содержание суммарных ФЛ (6,8% сухой массы) за счет ФИ, ФС, ЛФХ, по сравнению таковым из района Терского берега Белого моря и лептоклина

из Ис-фьорда (4,4 и 4,7% сухой массы) (рисунок 2, В). Количество основных мембранных ФЛ – ФХ и ФЭА было выше у лептоклина и люмпена из Онежского залива, чем у люмпена из района Терского берега моря. Содержание минорного СФМ и показателя ФХ/ФЭА у люмпена Фабриция из двух мест Белого моря было равным и значительно превосходило таковое у лептоклина из Ис-фьорда. Более низкий уровень этих показателей у последнего можно рассматривать как специфическую особенность формирования эколого-биохимических механизмов адаптации на уровне липидного метаболизма в условиях низких температур (0°C) и повышенной солености. ЖК-спектры ОЛ у исследованных представителей семейства Стихиевые (рисунок 3) существенно не различаются при доминировании МНЖК (от 38,8% до 42,7% от суммы ЖК) за счет 18:1(n-9) и 18:1(n-7) ЖК.

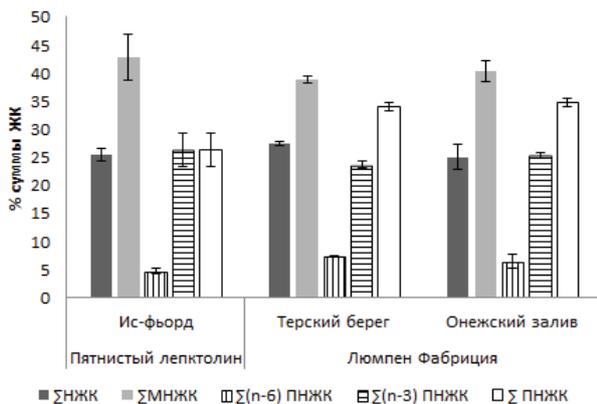


Рисунок 3. Содержание отдельных классов ЖК (НЖК, МНЖК, (n-6) и (n-3) ПНЖК, общих ПНЖК) в мышцах пятнистого лептоклина из Ис-фьорда и люмпена Фабриция из акватории Терского берега и Онежского залива Белого моря.

Высокий уровень МНЖК специфичен для ЖК-состава рыб северных морей, обитающих в условиях низких температур. При этом, широкая вариабельность показателя 18:1(n-9)/18:1(n-7) ЖК у лептоклина и люмпена Фабриция, возможно, связана с различиями в качестве кормовых объектов и в их доступности. 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). В наших исследованиях установлено, что у лептоклина, 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 жидкости биомембраны у арктического лептоклина, по-видимому, достигается одним из основных и общих для многих гидробионтов биохимических механизмов (Юнева и др., 2014) – регуляцией количества МНЖК и НЖК, их соотношения в ответ на флуктуации температуры. Видоспецифичность рыб семейства Стихиевые определяет степень ненасыщенности и качественный состав ПНЖК: в липидах лептоклина установлено пониженное содержание ПНЖК за счет семейства (n-6) – 18:2(n-6) и 20:4(n-6) ЖК. Полученные результаты сходства и различий в уровне тех или иных липидов и ЖК у видов семейства Стихиевые северных морей позволяют рассматривать их в качестве примера как общих эволюционных (генетически детерминированных) адаптаций, так и специфических, обусловленных влиянием факторов среды обитания (температурой, трофикой, соленостью), компенсаторных механизмов биохимических адаптаций.

В разделе 3.4. представлены результаты впервые проведенного паразитологического анализа половозрелых особей пятнистого лептоклина акватории о. Западный Шпицберген. Также приводятся сведения о встречаемости и интенсивности заражения лептоклина некоторыми таксономическими группами паразитов (инфузорий *Scyphidia* sp., половозрелых трематод *Helicometra insolita*, ювенильных анизакидных нематод *Anisakis* sp. и *Pseudoterranova* sp., плероцеркоидов *Diphyllbothriidae* gen. sp.), демонстрирующие особенности экологии и трофических отношений ранних стадий онтогенеза рыб в морских сообществах акватории Шпицбергена. Плероцеркоиды *Diphyllbothriidae* gen. sp. и личинки анизакид *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) ранее были известны для *L. maculatus*, выловленного в Беринговом море (Shults and Frost, 1988) и в северо-западной Атлантике (McClelland and 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; Гибсон, 1996). 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 лептоклина в рационе хищных рыб и морских млекопитающих и указывает на то, что лептоклин является ключевым видом в циркуляции гельминтозов рыб, птиц и морских млекопитающих в полярных морских экосистемах.

В разделе 3.5. приводятся впервые полученные данные о сезонной динамике липидов и их ЖК-компонентов в мышцах и липидном мешке молоди пятнистого лептоклина, обитающего в заливе Конгс-фьорд в летний, зимний и весенний периоды в условиях сезонных вариаций температуры и фотопериода (абиотические факторы), а также трофических условий. Биохимический анализ проведен для типично пелагической L3 стадии развития молоди лептоклина, являющейся преимущественно зоопланктофагом. Для сравнения были использованы данные по липидному профилю L3 стадии развития молоди из залива Конгс-фьорд в зимний период, полученные в соавторстве с Пеккоевой С.Н. (Пеккоева, 2018).

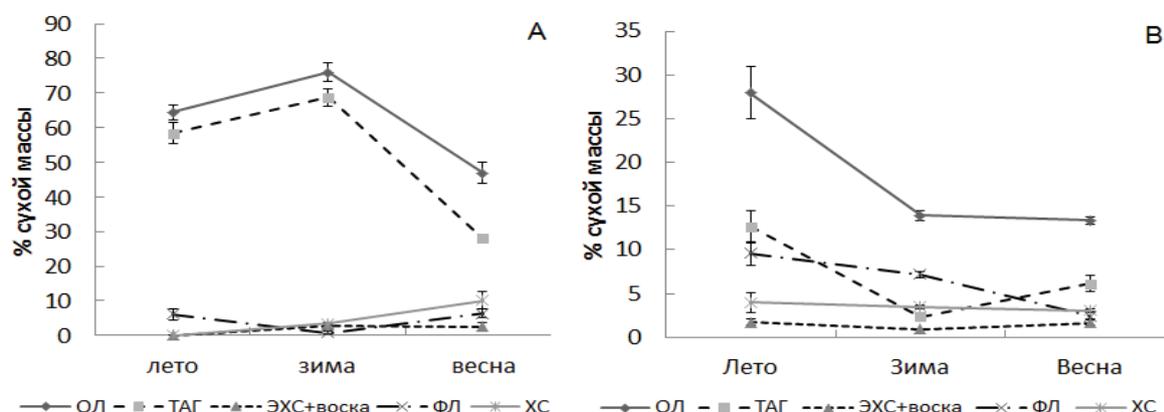


Рисунок 4. Сезонная динамика ОЛ и их отдельных классов (ТАГ, ЭХС+воска, ФЛ, ХС) в липидном мешке (А) и мышцах (В) пелагической молоди пятнистого лептоклина из залива Конгс-фьорд.

Наименьший уровень ОЛ обнаружен в мышцах молоди (рисунок 4, В) 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 выше – 27,95% сухой массы. Динамика содержания энергетических ТАГ в мышцах молоди демонстрирует их использование для поддержания энергоемких метаболических процессов, обеспечивающих надлежащую двигательную активность рыб в разные сезоны с учетом изменяющихся трофо-экологических условий. Повышение содержания ТАГ и минорных энергетических ЭХС и восков в мышцах молоди лептоклина от зимы к весне можно рассматривать как индикатор их активного питания (в значительной степени – зоопланктоном). Динамика уровня общих ФЛ (характеризующих устойчивость биомембран к действию различных факторов) в мышцах молоди осуществляется за счет вариаций как доминирующих ФХ и ФЭА (первый имеет тенденцию к снижению, а второй к повышению от лета к зиме), так и минорных ФИ, ФС и СФМ (их содержание повышается у рыб от зимы к весне). Сезонное изменение температуры в Конгс-фьорде (летом 4,2°C, зимой 1°C и весной 0,5°C) приводит к компенсаторным модификациям липидов. Известно, что при температурной адаптации показатель ФХ/ФЭА снижается, уровень ненасыщенности ФЭА за счет ЖК-компонентов повышается, в результате чего изменяются физико-химические свойства и структура мембраны для поддержания оптимальной работы мембраносвязанных ферментов (Chapelle et al., 1982; Hazel, Carpenter, 1985; Носаhчкa, Somero, 2003). Количественные вариации ФЛ (главным образом, ФЭА, ФС и ФИ) и их ЖК-компонентов также обеспечивают необходимую «жидкость» мембран. Обнаруженные в исследовании вариации классов ФЛ в мышцах молоди лептоклина в разные сезоны свидетельствуют о приспособлении молоди к изменяющимся температурным условиям.

Иной характер изменений ОЛ показан для липидного мешка (рисунок 4, А): достоверное повышение их содержания от лета к зиме – 64,43% и 75,97%, и снижение к весне – до 46,96% сухой массы (рисунок 4). 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 этому является существенное снижение ОЛ в липидном мешке к весне. Типично пелагическая молодь лептоклина L3 стадии является зоопланктофагом, нагуливается летом за счет питания высокоэнергетической пищей – копеподами, наиболее массовыми из которых являются *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*. Эти рачки составляют основную долю кормовых объектов для молоди данной стадии развития (Мурзина, 2010; Пеккоева и др., 2018). Вероятно, что, депонирование определенного количества липидов является «залогом» успешной перезимовки, обеспечивает энергозатратные процессы роста и развития личинок и молоди, включая процессы метаморфоза. Кроме того, накопление ОЛ в липидном мешке лептоклина может обеспечивать плавучесть и «удержание» рыб в пелагиали.

В липидном мешке обнаружено повышение (от лета к зиме) содержания ТАГ (от 58,31% до 68,75% сухой массы) и следовые количества ЭХС и восков. Уровень общих ФЛ снижается к зиме (от 6,08% – летом до 0,84% – зимой), а к весне достигает такого в липидном мешке летом (6,27% и 6,08%). Содержание в нем ХС 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). Сезонная динамика общих ФЛ в липидном мешке, также как и для мышц молоди, характеризуется незначительными, но достоверно значимыми вариациями ФХ и ФЭА, а также

минорных ФИ, ФС и СФМ, особенно в зимний период. Липидный мешок обнаружен только у рыб семейства Стихеевые, в частности у лептоклина он выполняет адаптивную функцию в развитии молоди этого вида рыб в условиях Арктики (Пеккоева и др., 2017, 2018; Falk-Petersen et al., 1986; Meyer Ottesen et al., 2011; Murzina et al., 2012). У молоди лептоклина старших возрастных групп (L4\*–L5 стадии, возраст ~4+), перешедшей к придонному образу жизни, липидный мешок резорбируется, тогда как у личинок, обитающих в пелагиали, он ярко выражен и формируется за счёт накопления липидов при питании высокоэнергетическим зоопланктоном (Пеккоева и др., 2017, 2018; Falk-Petersen et al., 1986; Murzina et al., 2012). Имеющиеся гистологические сведения о структуре липидного мешка (Мурзина, 2010; Falk-Petersen et al., 1986), а также результаты наших, совместных с Кондаковой Е.А. исследований, подтверждают, что он является комплексом липидных капель, который напрямую не соединен с органами пищеварительной системы. При этом, внутренний слой стенок этих полостей представлен многоядерным симпластом, который рассматривается, как ткань провизорных органов, наружный – соединительной тканью. Симпласт с полиплоидными ядрами – один из наиболее распространенных вариантов организации “внезародышевой” системы, выполняющей в т.ч. трофическую функцию (Кондакова и др., 2016, 2017). Симпласт липидного мешка молоди лептоклина – структура, обнаруженная впервые.

Показано, что качественный и количественный состав ЖК-компонентов ОЛ в мышцах и липидном мешке молоди рыб летом отражает трофические условия в данный период (рисунок 5). Зимой уровень ПНЖК в мышцах молоди повысился до 45% от суммы ЖК по сравнению таковым летом за счет (n-3) ПНЖК (37,90% от суммы ЖК), главным образом за счет эссенциальных 20:5(n-3), 22:6(n-3) и 22:5(n-3) (рисунок 6).

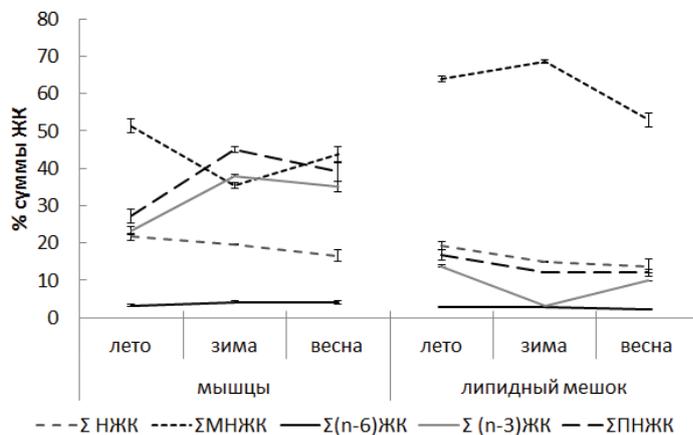


Рисунок 5. Сезонная динамика отдельных классов ЖК (НЖК, МНЖК, (n-6) и (n-3) ПНЖК, общих ПНЖК) в мышцах и липидном мешке пелагической молоди пятнистого лептоклина из Конгс-фьорда.

Для (n-6) ПНЖК также отмечено повышение их содержания до 4,15% от суммы ЖК (за счет 18:2(n-6) и 20:4(n-6)) по сравнению с таковым у рыб летом. Количество МНЖК в мышцах молоди зимой по сравнению с летом снизилось до 35,41% от суммы ЖК в основном за счет пищевых 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК. При этом содержание 16:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК снизилось в мышцах рыб зимой незначительно, но достоверно по сравнению с таковым летом (рисунок 6).

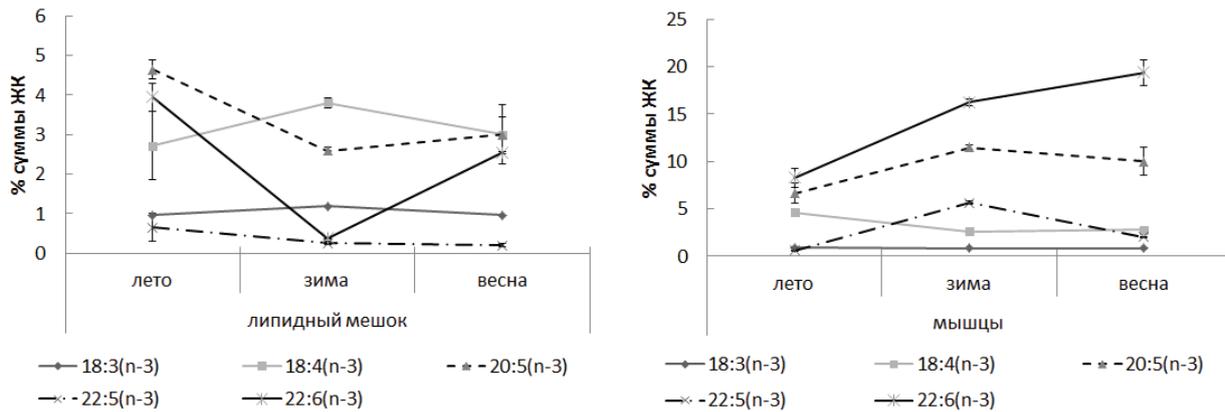


Рисунок 6. Сезонная динамика отдельных ЖК в липидном мешке и мышцах пелагической молоди пятнистого лептоклина из Конгс-фьорда.

Уровень НЖК также был достоверно ниже в мышцах молоди зимой по сравнению с таковым летом. Повышенный уровень ПНЖК в мышцах лептоклина зимой, вероятно, связан с их накоплением в период нагула в условиях низкой температуры (зимой в Конгс-фьорде температура составила  $1^{\circ}\text{C}$ ), а также с участием в поддержании общей структуры мембраны совместно с основополагающей МНЖК в структуре ФЛ – 18:1(n-9) ЖК. Весной в ЖК-спектре мышц молоди доминировали МНЖК, но их содержание было достоверно ниже по сравнению с таковым у рыб летом (43,85% против 51,30% от суммы ЖК). Весной в ЖК-спектре мышц пелагической молоди показан достоверно низкий уровень ПНЖК по сравнению с таковым летом и зимой. Вариации ПНЖК и их отдельных ЖК коррелируют с изменениями содержания отдельных минорных классов ФЛ (ФИ и ФС), что влияет на активность ферментов биомембран (часто имеющих определённую специфику) за счет модификации их липидного окружения. Кроме того, ЖК-компоненты в стрессовых условиях среды (нестабильным метеорологическим и гидрологическим условиям в биотопе) выполняют функцию липидных медиаторов, включаясь в структуру их молекул.

Повышенный уровень МНЖК (68,55% от суммы ЖК, за счет пищевых 20:1(n-9) и 22:1(n-11)) в ЖК липидного мешка молоди лептоклина зимой подтверждает его ключевую роль в запасании энергии и аккумуляции липидов в нагульный период (рисунок 5). Выявленные количественные вариации ЖК, прежде всего МНЖК и ПНЖК, подтверждают высказанное выше положение о роли ЖК состава липидов органов в обеспечении как общей адаптации молоди рыб к перезимовке, так и в обеспечении специфических компенсаторных реакций, направленных на их приспособление к сезонной динамике изменения факторов среды в Арктике.

В разделе 3.6. обсуждаются результаты сравнительного изучения суточной динамики липидного и ЖК-профиля у молоди лептоклина L2, L3, L4, L4\*, L5 стадий развития и являющихся звеньями пелагической (молодь L2, L3, L4 стадий) и бентосной (L4, L4\*, L5 стадий) пищевой цепи Конгс-фьорда 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.

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

К настоящему времени биохимические исследования трехиглой колюшки, обитающей в Белом море, практически отсутствуют. В разделе 4.1. приведены данные о липидном статусе печени и гонад половозрелых самок трехиглой колюшки из трех нерестилищ Белого моря (губа Седьяная и лагуна Колюшковая (Кандалакшский залив) и губа Конюхова (Онежский залив)), позволяющие оценить роль липидных компонентов в физиолого-биохимических адаптациях рыб к различным условиям среды. Результаты исследований свидетельствуют об экологической значимости липидов и их ЖК-компонентов в индикации качества гонад, готовности рыб к нересту и успешному икреметанию. Установлен высокий уровень ОЛ в гонадах (от 14,25 до 20,05% сухой массы), при этом различия в количестве ОЛ, а также основных липидных классов могут достоверно указывать на разную интенсивность нереста колюшки в разных биотопах. Обнаружен разный уровень структурных ФЛ, но в большей степени, запасных ТАГ в гонадах, в том числе их компонентов в форме двух эссенциальных ПНЖК – 22:6(n-3) и 20:5(n-3) ЖК, а также МНЖК – 16:1(n-7) ЖК. В гонадах рыб из губы Конюхова отмечен наиболее высокий уровень запасных ТАГ и 16:1(n-9) ЖК, что может положительно повлиять на массу тела будущих зародышей. Повышенное содержание 22:6(n-3) и 20:5(n-3) ПНЖК в гонадах самок колюшки на данном этапе репродуктивного цикла может быть связано с потребностью будущих эмбрионов в этих ЖК. Несмотря на то, что образование гонад и, во многом, «определение» сроков нерестового хода у самок имеет место еще в зимние месяцы, окончательное созревание ооцитов, готовых к оплодотворению происходит именно на последних этапах их преднерестового развития (в период нагула), в условиях (прежде всего, трофических) (рисунок 7), сложившихся в тех или иных нерестилищах.

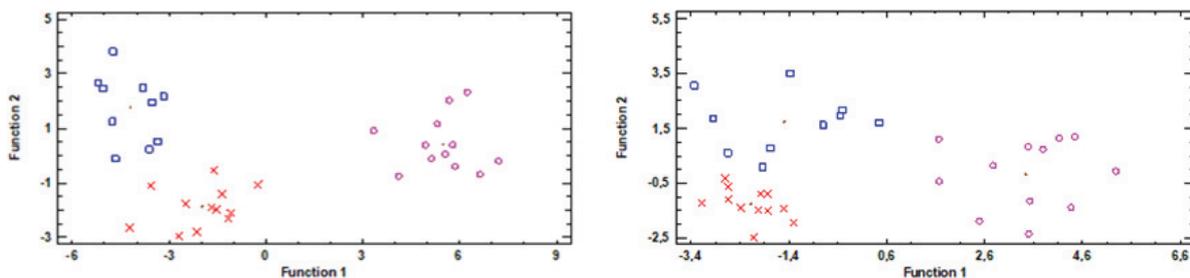


Рисунок 7. Распределение особей трехиглой колюшки из трех выборок в координатах дискриминантных функций, рассчитанных на базе отдельных ЖК: 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-9), 16:1(n-7), 18:1(n-9), 20:1(n-9), 22:1(n-11), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 20:5(n-3), 22:5(n-3), 22:6(n-3), гонады (слева) и печень (справа). Условные обозначения – «квадрат» – губа Конюхова, «крест» – лагуна Колюшковая, «круг» – губа Седьяная.

Обнаруженный относительно высокий уровень ОЛ в гонадах рыб может косвенно указывать на то, что развитие ооцитов происходит достаточно быстро и при высоких скоростях метаболизма, определяющего синтез и накопление желтка, и, в конечном счете, формирование метаболически активной икры. Результаты гистоморфологического анализа гонад самок в преднерестовый (рыбы, пришедшие с открытой части моря на нерест в прибрежье) и нерестовый периоды

свидетельствуют о гетерогенности самок по качеству гонад, что связано скорее всего с трофо-экологическим условиями нерестилищ.

В разделе 4.2. приведены результаты изучения липидного и ЖК-спектра молоди трехиглой колюшки из двух нерестово-выростных участков Белого моря. Молодь из Сельдяной губы по сравнению с таковой из Сухой лагуны характеризуется более высоким содержанием ПНЖК (44,08 и 34,10% от суммы ЖК) с преобладанием ПНЖК (n-3) семейства, в основном за счет ДГК 22:6(n-3) (23,30 и 13,03% от суммы ЖК), а также ЭПК 20:5(n-3) (8,03 и 5,30%). У этой молоди установлен и более высокий индекс  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  ПНЖК (7,92 и 4,65), при этом доля эссенциальной  $\alpha$ -линоленовой 18:3(n-3) ЖК (0,74 и 2,29% от суммы ЖК) и индекс отношения эссенциальных 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК были ниже, что указывает на пониженное содержание этих ЖК в кормовых организмах. Однако, несмотря на низкий уровень пищевой 18:3(n-3) ЖК у молоди из Сельдяной губы, содержание ее метаболического продукта 22:6(n-3) ЖК было в 1,8 раза выше, чем у таковых из Сухой лагуны. Повышенный уровень 22:6(n-3), возможно, связан с потреблением ими планктонных простейших (инфузорий, составляющих первые звенья детритной пищевой цепи и обладающих способностью 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). Более высокий индекс  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  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, 2015; Ріскова, 1998). Можно полагать, что биохимическая регуляция жизненных функций молоди трехиглой колюшки в различных по экологическим условиям биотопах в Белом море, обеспечивается в том числе структурными перестройками липидных систем организма, что является следствием изменения соотношений отдельных классов липидов и ЖК. Следует отметить, что генетические различия колюшки из исследованных районов практически исключены. Наиболее вероятным фактором установленных различий у молоди колюшки, по-видимому, является специфика липидного и ЖК-состава доминирующих видов кормовых объектов в каждом из биотопов.

В разделе 4.3. приведены результаты оценки качественного и количественного содержания ЖК в ОЛ мышц, печени и гонад взрослых особей трехиглой колюшки Белого моря (прибрежная полоса губы Сельдяной, Кандалакшский залив) в летний период для оценки потенциальной возможности использования этого вида рыб как источника биологически активных веществ липидной природы. Во всех органах колюшки доминировали МНЖК (18:1(n-9) и 16:1(n-7)), больше всего их в мышцах (46,57% от суммы ЖК). Второе место по содержанию ЖК в органах колюшки занимали ПНЖК. Их уровень был наиболее высоким в гонадах (43,36% от суммы ЖК). Количество ПНЖК в мышцах колюшки, которые составляют основную массу тела рыб, составляло 23,75% от суммы ЖК. Среди ПНЖК в основном присутствовали длинноцепочечные ЖК (n-3) семейства, которые включали незаменимые для человека ЭПК и ДГК. Во всех изученных органах колюшки, особенно в гонадах, было повышено содержание АРА. Содержание другой ПНЖК – ДПК, 22:5(n-3), в гонадах и печени колюшки относительно высоко (в пределах 3,09-4,28% от суммы ЖК). ДПК является одной из самым обсуждаемых в последнее время ЖК среди (n-3) ПНЖК (Kaur et al., 2011). Повышенный интерес к ДПК связан с тем биологическим эффектом, который она проявляет (совместно с ЭПК) при

заживлении ран. ДПК эффективно ингибирует агрегацию тромбоцитов и оказывает значительное влияние на миграцию эндотелиальных клеток (Kaur et al., 2011; Benistant et al., 1996). Содержание ДПК в гонадах и печени колюшки варьировало в пределах от 3,09 до 4,28% от суммы ЖК, что является достаточно значимым количеством, поскольку у других рыб ее уровень обычно варьирует от 1 до 3%. Последние клинические исследования, показали, что поступление ДПК в организм взрослого человека способствует улучшению нервно-психического состояния, поэтому в настоящее время продолжают разрабатывать и исследовать препараты содержащих ДПК (Byelashov, Kaur, 2015). Таким образом, эти результаты и сведения о содержании ЖК в органах и тканях других рыб северных морей, могут быть использованы при разработке методических подходов к созданию пищевых ингредиентов липидной основы из морских гидробионтов северных морей. Это в полной мере относится к трехиглой колюшке Белого моря, которая, несмотря на значительные запасы, пока не находит промыслового применения.

#### **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 липидного и ЖК-профиля молоди и половозрелых особей беломорской сельди, обитающей в разных по экологическим условиям биотопах (заливах моря), позволяют рассмотреть роль липидов в биохимических адаптациях сельди в Белом море, а также, в определенной степени, прояснить факторы и причины разнокачественности этого вида. В разделе 5.1. приводятся данные, полученные впервые, о биохимической разнокачественности по липидному и ЖК-статусу беломорской сельди из разных биотопов (Двинского, Кандалакшского и Онежского заливов и р. Варзуга – Терский берег Белого моря) в осенний период. Установлено, что сельдь, выловленная в Кандалакшском заливе, отличалась от таковой из других биотопов более высоким содержанием ОЛ (41,7%; 34,5%; 31,8% и 34,7% сухой массы, соответственно). У рыб из Кандалакшского и Онежского заливов доминировали запасные ТАГ (19,4% и 15,5% сухой массы), а у сельди из Двинского залива и р. Варзуга – структурные ФЛ (19,1% и 17,2%). Известно, что гидрологические условия Кандалакшского залива способствуют интенсивному развитию планктона, 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 является ценным кормовым объектом для сельди, что и обеспечивает высокий уровень ТАГ. Разнообразием экологических условий, по-видимому, обусловлено наличие двух подгрупп сельди в этом заливе, отличающихся (по данным дискриминантного анализа) уровнем ОЛ, ТАГ и ХС. По две подгруппы сельди также выявлены в Двинском и Онежском заливах, различающихся содержанием ОЛ и ФЛ. В ЖК-спектре ОЛ у группировок рыб из всех мест вылова доминировали МНЖК (от 38,8 до 42,1% от суммы ЖК), среди которых преобладали 18:1(n-9) и 16:1(n-7) ЖК. Рыбы из Кандалакшского залива имели повышенное содержание 18:1(n-9) ЖК по сравнению с таковым из р. Вазуга и Онежского залива. При этом, сельдь из Онежского залива отличалась низким уровнем 16:1(n-7) ЖК. В составе ОЛ беломорской сельди всех группировок высока доля НЖК (от 35,2 до 37,2% от суммы ЖК), в основном, за счет 16:0 и 14:0 ЖК, уровень которых был в пределах 20,4-21,7% и 10,5-12,4% от суммы ЖК,

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

Данные дискриминантного анализа 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) у беломорской сельди, обитающей в разных местах Белого моря, позволили по первой дискриминантной функции 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. Эти ЖК вносят наибольший вклад в формирование первой дискриминантной функции (рисунок 8). Более того, рыбы из Онежского залива выделяются среди других вариациями отдельных ЖК: с 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).

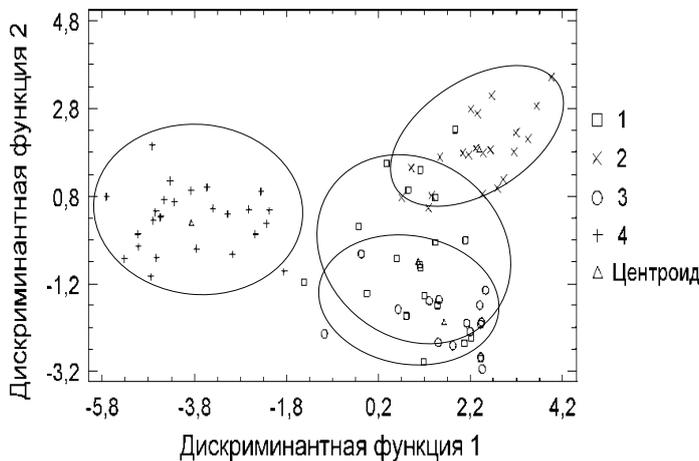


Рисунок 8. Дискриминантный анализ беломорской сельди, обитающей в разных акваториях Белого моря, по содержанию 14:0, 16:0, 18:0, 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-7), 20:1(n-9), 18:2(n-6), 20:4(n-6), 18:3(n-3), 22:6(n-3) ЖК в пространстве главных дискриминантных функций. Условные обозначения: 1 – сельдь из Двинского залива, 2 – сельдь из Кандалакшского залива, 3 – сельдь из района Терского берега Белого моря (устье реки Варзуга), 4 – сельдь из Онежского залива.

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 которого 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 мест обитаний. 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.

Методами биохимического и дискриминантного анализов показана внутривидовая разнокачественность группировок и подгрупп беломорской сельди из сравниваемых заливов Белого моря по ОЛ 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 количественной и качественной стратегий биохимических адаптаций, направленных на поддержание оптимального существования сельди в разных экологических условиях обитания в Белом море

В разделе 5.2. приведены результаты исследований двух группировок беломорской сельди Двинского залива, одна из которых обитала в пелагиали на глубине 13 м при температуре 8,4°C и солености 18,8‰, а другая – на глубине 50 м и температуре воды 6,5°C и солености 26,5‰. Высокое и относительно стабильное содержание ТАГ, а также ЭХС (минорного класса энергетических липидов) у исследованных группировок сельди Двинского залива свидетельствуют об обеспеченности рыб пищей и создании энергетических резервов на период зимовки. 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 в более поздний срок. Крайне интересными являются результаты по ЖК-профилю ТАГ и ФЛ у группировки сельди, обитающей на меньших глубинах, с пониженной соленостью и повышенной температурой. Так, у этих рыб в ЖК-профиле ФЛ доминировали НЖК (71,97% от суммы ЖК), вторую позицию по количеству занимали ПНЖК (20,32%) и затем МНЖК (7,71%). ЖК-профиль ТАГ кардинально отличался от такового для ФЛ: 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 несколько неоднозначно и может указывать на включение одного из специфических механизмов адаптации у рыб в ответ на действие сложившихся экологических факторов. Этот механизм заключается в модификациях за счет отдельных НЖК и МНЖК (но не за счет ПНЖК) как структурных ФЛ, так и энергетических ТАГ, необходимых в данных условиях среды для сохранения свойств биомембран клеток и субклеточных структур и накопления энергозапасующих липидов. 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 не следует забывать, что состав ТАГ определяется в первую очередь потребностями самого организма и спецификой его обмена веществ, а в данном случае речь идет об особях сельди, которые готовятся к перезимовке.

В разделе 5.3. обсуждаются результаты ЖК-спектра личинок беломорской сельди из Кандалакшского и Онежского заливов показана экологическая значимость количественных вариаций отдельных ЖК (НЖК и МНЖК, включая минорные) в раннем онтогенезе у личинок сельди в специфических экологических условиях, прежде всего абиотического характера, а также трофических условий в период их пассивно-активного расселения и освоения акватории заливов.

Таким образом, вариации интенсивности и направления ключевых реакций липидного обмена у беломорской сельди обеспечивают поддержание ее энергетического гомеостаза, выбор стратегии эффективного расходования запасных

ресурсов, необходимый синтез структурных и запасных веществ и определяют возможности адаптации группировок рыб к гидрологическим, экологическим и кормовым условиям 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.

#### 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

В разделе 6.1. обсуждаются результаты сравнительного исследования липидного профиля развивающейся икры кумжи и атлантического лосося в эмбриогенезе (этапы пигментации глаз, предличинки перед выклевом, личинки с желточным мешком), а также у сеголеток (0+). Показано достоверно равное содержание ОЛ (в пределах 17,92-23,63% сухой массы), в том числе доминирующих запасных ТАГ (11,23 и 9,1%), а также структурных ФЛ (3,84 и 3,62% соответственно), в том числе ФЛ классов (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ, СФМ) и ХС у развивающихся в заводских условиях икры кумжи и лосося на этапах пигментации глаз и у предличинки. При этом у кумжи по сравнению с лососем доля ЭХС была ниже, а доля СЖК, ДАГ и значений индексов ТАГ/ФЛ, ХС/ФЛ – выше. Значимыми показателями успешного эмбрионального и постэмбрионального развития рыб являются соотношения структурных и запасных липидов. У кумжи по сравнению с лососем как на этапе 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 активации физиологических процессов (Coweу, Sargent, 1977). У личинок лосося с желточным мешком (после выклева), отмечено повышение индексов ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ, значения которых сравнивались с таковыми личинок кумжи. Вариации уровня ДАГ у лосося (повышение у предличинок в 1,9 раза и снижение у личинок с желточным мешком в 1,7 раз), коррелируют с изменением содержания минорных ФС и ЛФХ (рисунок 9), что свидетельствует об активном участии ДАГ в обменных процессах минорных ФЛ, связанных с физиологическим состоянием организма.

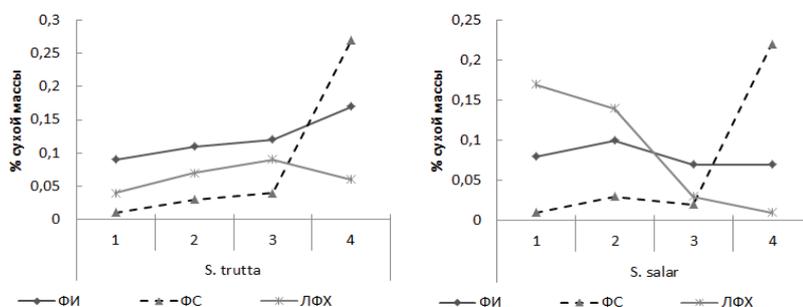


Рисунок 9. Динамика содержания ФИ, ФС, ЛФХ в развивающейся икре на этапах пигментации глаз (1), предличинки (2), личинки с желточным мешком (3) и сеголетка (4) у кумжи и атлантического лосося.

Известно (Болдырев и др., 2006; Schuurmans Stekhoven, Bonting, 1981; Kaplan et al., 2002), что ФС необходим для активации ключевого фермента

осморегуляции –  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -АТФ-азы. На исследуемых этапах эмбриогенеза кумжа и лосось 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 22:6(n-3) ЖК и 20:5(n-3) ЖК. Содержание (n-6) ПНЖК у кумжи выше за счет пищевой линолевой 18:2(n-6) ЖК (в пределах 10,3-10,4% и 1,6-1,7% от суммы ЖК). Известна важная роль 18:2(n-6) в метаболизме превращения через элонгацию/десатурацию в 20:4(n-6) ЖК – источник активных регуляторов различных физиологических процессов в организме (Yanes-Roca et al., 2009). Состав ПНЖК, его специфичность в липидах в значительной степени определяется рационом питания и формируется в период нагула взрослых рыб.

Значения индекса  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  ПНЖК в период изученных стадий развития у лосося были значительно выше (10,05-10,92), чем у кумжи (1,26-1,27), что является одной из видовых особенностей рыб и значения этого индекса достоверно не изменялись в период их эмбриогенеза (рисунок 10).

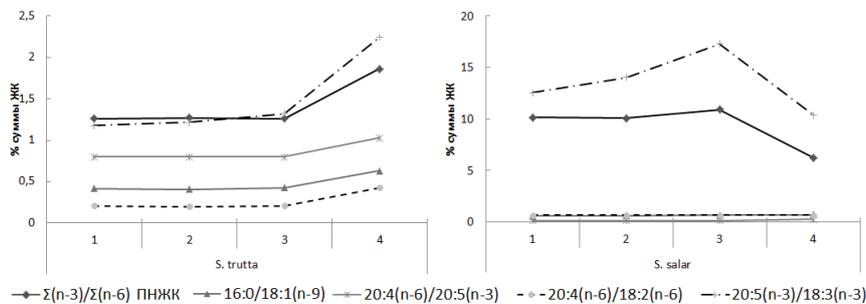


Рисунок 10. Динамика показателей соотношений отдельных ЖК в развивающейся икре на этапе пигментации глаз (1), предличинки (2), личинки с желточным мешком (3) и сеготка (4) у кумжи и атлантического лосося.

Известно, что ЖК-состав ФЛ находится под генетическим контролем, а факторы окружающей среды определяют соотношение концентраций ЖК линоленового и линолевого типа  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  (Pickova et al., 1999; Peng et al., 2003). Разнокачественность в содержании отдельных ПНЖК и их соотношений может закладываться в ходе формирования половых продуктов у рыб (Новиков, 2000). На видоспецифичность липогенеза в эмбриогенезе лосося и кумжи указывают индексы 20:4(n-6)/18:2(n-6) (Pickova et al., 1999; Peng et al., 2003) и 20:4(n-6)/20:5(n-3) (Bell, Sargent, 2003). Первый индекс для зародышей лосося от этапа пигментации глаз до выклюнувшейся личинки с желточным мешком был в пределах 0,63-0,64, для кумжи – 0,20-0,21, второй индекс для лосося – 0,11-0,12, для кумжи – 0,77-0,80. Уровень определенных ЖК липидов, таких как 20:4(n-6), 20:5(n-3) и 22:6(n-3) наиболее детерминировано избирательным содержанием и они могут рассматриваться в качестве отличительных особенностей разных популяций некоторых видов рыб (Viga, Grahl-Nielsen, 1990). Этот оптимальный ЖК-состав характерен для каждого вида или рода, так называемый «генотипический состав» (Viga, Grahl-Nielsen, 1990).

Помимо ПНЖК в ОЛ развивающихся эмбрионов и личинок кумжи и лосося высока доля МНЖК (в пределах 39,07-40,07% у кумжи и достоверно ниже у лосося 33,47-35,02% от суммы ЖК) с доминированием олеиновой 18:1(n-9) ЖК (в пределах 28,65-28,91% у кумжи и достоверно пониженной у лосося 20,55-22,32% от суммы ЖК). Их небольшое снижение отмечено только у выклюнувшейся личинки лосося за счет 18:1(n-9) ЖК и минорной 16:1(n-9) ЖК. Высокое содержание 18:1(n-9) ЖК в развивающихся эмбрионах и личинках кумжи и лосося и незначительное использование

(только у лосося) свидетельствует о ее важной роли как энергетического источника при использовании их на более поздних стадиях развития. Показана более высокая интенсивность обмена ЖК в процессе развития у эмбрионов и личинок лосося по сравнению с кумжей, определяемая по соотношению концентраций 16:0/18:1(n-9) (в пределах 0,57-0,64 у лосося против 0,41-0,43 у кумжи).

Таким образом, кумжа и лосось на исследуемых стадиях эмбриогенеза различались уровнем ПНЖК семейств (n-3) и (n-6), индексом  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  ПНЖК, (у лосося – выше), а также индексом 16:0/18:1(n-9), который характеризует интенсивность обмена липидов, и его значение было выше у лосося.

Часть икры лосося и кумжи на этапе пигментации глаз перенесли из заводских лотков в гнезда-инкубаторы в р. Улмасен-йоки (басс. Ладожского оз.), в которых она развивалась до сеголеток. Липидный спектр (содержание ОЛ, ФЛ, ФИ, ФЭА, ФХ, ХС, ТАГ и ЭХС, индексы ХС/ФЛ и ТАГ/ФЛ, содержание НЖК, отдельных МНЖК и ПНЖК, индексы 16:0/18:1(n-9), 20:4(n-6)/20:5(n-3), 20:4(n-6)/18:2(n-6)) сеголеток (0+) лосося и кумжи различался, как это было показано и в эмбриогенезе в заводских условиях. Следует отметить, что практически все обнаруженные различия липидного статуса (за исключением содержания ЭХС) сохранились у мальков кумжи и лосося и в последующем развитии в гнездах-инкубаторах в речных условиях.

Раздел 6.2. включает результаты оценки возрастных отличий и дифференциации по липидному статусу молоди (0+, 1+, 2+) атлантического лосося, населяющей единый биотоп (Собачий порог р. Варзуга) в осенний период (октябрь). Установлено, что сеголетки 0+ имеют более высокий (по сравнению с молодью возраста 1+ и 2+) липидный статус с повышенным содержанием ФЛ и ТАГ. С возрастом у рыб из Собачьего порога повышаются индексы ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС, характеризующие интенсивность метаболизма запасных липидов, что свидетельствует об увеличении энергетических возможностей (потенциала) в процессе их роста. Показано, что количественный уровень ТАГ у 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. Достоверные вариации доли другой формы запасных липидов – ЭХС (снижение у особей 1+ и повышение у особей 2+), возможно, связаны с некоторым различием в питании разновозрастной молоди (видового состава кормовых объектов, содержащих разное количество запасных ЭХС). В естественном корме рыб содержание ЭХС весьма значительно (Гершанович и др., 1991).

Показан высокий уровень суммарных ПНЖК, среди которых доминировали (n-3) ПНЖК с меньшей долей у сеголеток 0+ и повышенной – у пестряток 1+. Преобладающими ПНЖК у исследованной молоди были 18:3(n-3), 20:5(n-3) и 22:6(n-3). У рыб рост уровня длинноцепочечных ПНЖК 20:5(n-3) и 22:6(n-3) с возрастом коррелирует со снижением их метаболического предшественника 18:3(n-3) ЖК и повышением в 2 раза индекса 22:6(n-3)/18:3(n-3) ЖК. Уровень суммарных (n-6) ПНЖК в процессе роста молоди почти не изменился, а содержание (n-3) ПНЖК повышается от 23,96% до 29,69% от суммы ЖК.

У молоди лосося обнаружено высокое содержание МНЖК, в которых доминируют 16:1(n-7), 18:1(n-7) и 18:1(n-9) ЖК. В процессе роста молоди отмечены достоверные вариации в уровне суммарных МНЖК (в основном, за счет 18:1(n-9) ЖК) – снижение их у пестряток 1+ и повышение у 2+. У разновозрастной

молоди НЖК были в пределах 28,91-33,18% с доминированием 16:0 и 18:0 ЖК. 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+.

У пресноводных рыб по сравнению с морскими пищевые 18:3(n-3) ЖК в большей степени превращаются в более длинноцепочечные (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. Это установлено уже у пестряток в возрасте 1+, что, возможно, связано с началом модификации ЖК-состава с пресноводного типа на морской, как было установлено нами для пестряток 2+ и смолтов 3+ из других биотопов р. Варзуга (Pavlov et al., 2009; Nemova et al., 2015). Изменение спектров ЖК 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). Данные о содержании 20:4(n-6) ЖК и ее метаболитического предшественника 18:2(n-6) ЖК у молодежи лосося разного возраста могут 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 значения индекса 20:4(n-6)/18:2(n-6), указывающие на степень интенсивности метаболитических превращений ЖК линолевой серии (n-6) ПНЖК, свидетельствуют в целом о вариациях в пределах вида (на что указывает индекс 20:4(n-6)/20:5(n-3)). Эффективность этого биосинтеза зависит от количества линолевой ЖК и от активности ферментов, участвующих в десатурации и элонгации (Holman, 1986; Norambuena et al., 2014). Учитывая роль 20:4(n-6) ЖК для синтеза важных для организма медиаторов, установленное повышение индекса 20:4(n-6)/18:2(n-6) свидетельствует о активности данного процесса, особенно у молодежи возраста 1+.

Повышение индекса  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  ПНЖК у пестряток 1+ указывает на изменение функционального состояния биомембран тканей в процессе роста рыб. Следует помнить об оптимальном значении индекса  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  ПНЖК ввиду существования конкурентных взаимоотношений в процессе их метаболизма (Самсонов и др., 1994; Arts et al., 2009). Особую роль при этом играет соотношение насыщенных и ненасыщенных, в основном ПНЖК (НЖК/ПНЖК), влияющих на жидкость мембран 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 содержания (n-3) ПНЖК.

Таким образом, поддержание жизненных функций у молодежи лосося в ходе развития в однотипных условиях среды обеспечивается в том числе модификациями соотношений отдельных классов липидов и ЖК, связанных с разной степенью интенсивности метаболитических процессов, обусловленных влиянием факторов роста молодежи и физиологической подготовкой особей к зимнему периоду. 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),  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  ПНЖК у пестряток (1+) является одним из биохимических сигналов, свидетельствующих о начале модификации ЖК-состава пресноводного типа на морской.

В разделе 6.3. особое внимание уделено результатам исследования липидного статуса у сеголеток (0+) атлантического лосося северных водотоков Кольского полуострова в формировании фенотипических группировок. Первая группировка –

молодь, расселившаяся (июнь) из нерестового бугра, расположенного в главном русле р. Варзуга, в ее притоки – р. Ареньга, р. Пятка 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). У сеголеток, мигрировавших после выклева в притоки 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) (таблица 5).

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. 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.

Таблица 5. Содержание липидов (% сухой массы) и ЖК-компонентов (% от 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.

Причины количественных различий липидов, в том числе ЖК у одновозрастной молодежи лосося из разных мест обитания (притоки и русло) могут быть связаны, с разными условиями питания (видовым составом, массовостью, доступностью корма), неодинаковой тратой энергии при разных скоростях течения в притоках и русле, 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 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). При этом естественная осцилляция температурного режима в притоках в период активного откорма способствует быстрому росту молодежи и их более ранней смолтификации. Доступность пищи в 97% случаев определяет вариабельность темпа роста молодежи атлантического лосося (Grade, Letcher, 2006). Малые притоки по сравнению с главным руслом, в основном, характеризуются лучшим кормовым режимом для растущей молодежи: в них бентос беспозвоночных организмов (хинономиды, 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 наиболее эффективна была 18:3(n-3) ЖК (Ackman et al., 1989; Coutteau et al., 1997; Arts et al., 2009). Обнаруженные различия в содержании липидов и их ЖК между мигрировавшими в притоки и оставшимися в прибрежье сеголетками атлантического лосося могут быть основополагающими для последующего развития (в возрасте 1+, 2+) и устойчивой дифференциации рыб на группы с разным липидным статусом, размерно-весовыми показателями и могут служить биохимической предпосылкой формирования внутривидовой разнокачественности рыб.

В разделе 6.4. в этом же аспекте проанализированы результаты изучения липидного статуса сеголеток лосося, образующих после расселения из нерестовых гнезд группировки в разных по гидрологическим и трофическим условиям биотопах одного притока. Исследовали две генерации сеголеток (0+) лосося с равными размерно-весовыми характеристиками, при этом одна из них вышла из гнезда в р. Ареньга (приток р. Варзуга) и скатилась в порог под водопад в этом притоке. Молодь другой генерации после выклева в главном русле р. Варзуга расселилась в устье того же притока Ареньга. Эти биотопы характеризовались различными гидрологическими, трофическими и температурными условиями. Были выявлены качественные и количественные вариации содержания ФЛ (главным образом, ФЭА, ФС и ЛФХ) и ЖК (преимущественно ПНЖК) у сеголеток (0+) лосося этих двух

генераций, которые могут быть связаны как с особенностями генетически детерминированных процессов биосинтеза и модификации отдельных классов липидов, так и с трофо-экологическими факторами биотопа.

В разделе 6.5. представлены результаты возрастной (0+, 1+, 2+, 4+) разнокачественности по липидному статусу молоди кумжи (*Salmo trutta* L.) из лосося-кумжевых р. Ольховка и р. Индера. 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 молодь 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). Интересно, что 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). Биохимические исследования показали, что реализация адаптивной стратегии регуляции роста и развития рыб при низких температурах достигается за счет увеличения уровня аэробного метаболизма и путем экономного расходования пластических и энергетических ресурсов организма, 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) на фоне повышения доли ЭХС и показателя ТАГ/ФЛ у смолтов 4+ и вариаций 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, обусловленной усилением активности физиологических функций (рост, активность движения, процесс изменения окраски и др.), и связаны как с возрастными факторами, так и с процессами смолтификации. Значительное повышение уровня минорных ЭХС и значения ТАГ/ФЛ в мышцах смолтов зависят, скорее всего, от характера питания, так как смолты во время миграции продолжают интенсивно питаться (Шустов, 1995; Павлов и др., 2012).

Исследование ЖК-профиля ОЛ пестряток (возраста 0+, 1+, 2+) и смолтов (4+) кумжи показало, что наибольший вклад в ЖК составляют ПНЖК, основу которых составляет 22:6(n-3) ЖК (наиболее высокий ее уровень – у пестряток возраста 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 повышается, причем у молоди всех возрастных групп содержание 18:2(n-6) ЖК было выше, чем 18:3(n-3), что коррелирует и с более высоким значением их соотношения 18:2(n-6)/18:3(n-3) (2,71) у сеголеток (0+). С возрастом этот индекс 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 показатели соотношений  $22:6(n-3)/18:3(n-3)$  и  $20:4(n-6)/18:2(n-6)$ , характеризующие интенсивность метаболических превращений ЖК линоленового и линолевого семейств, соответственно. У сеголеток (0+) по сравнению с молодью возраста 1+ и 2+ показано повышенное содержание МНЖК за счет  $16:1(n-7)$  и  $18:1(n-9)$  ЖК. В печени смолтов в отличие от мышц установлена специфичность в уровне 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 (n-6) и (n-3) ПНЖК. Также показана и наиболее высокая интенсивность обмена липидов у самок и самцов смолтов в печени по сравнению с мышцами, определяемая по индексу  $16:0/18:1(n-9)$  ЖК. Обнаружено повышенное содержание ФЛ и ТАГ у сеголеток 0+ по сравнению со старшей молодью кумжи летом, которое обусловлено качеством и массовостью корма, 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, что также показано и для атлантического лосося. 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. Одним из метаболических эффектов у смолтов 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.

В разделе 6.6. приводится анализ возрастной динамики липидного статуса у молоди кумжи (возраст 1+, 2+ и 3+), которая обитает в р. Орзег (басс. Онежского оз.), типичном «кумжевом» биотопе, где складывается комплекс благоприятных трофо-экологических условий в разных стациях водотока, которые активно осваиваются молодью, что способствует их активному росту. Установлен высокий рост содержания запасных ТАГ и ЭХС, а также ХС и индексов ТАГ/ФЛ и ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС у молоди кумжи (2+ и 3+), что свидетельствует о повышении интенсивности питания и как следствие – увеличении энергетического потенциала рыб. Показана положительная корреляция содержания липидов, главным образом ТАГ и ЭХС, с размерно-весовыми характеристиками молоди. 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 молоди кумжи (2+, 3+) является одним из биохимических показателей, связанных с изменением метаболических процессов в результате влияния возрастных и экологических факторов, которые обеспечивают адаптационные возможности их роста и развития. 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  $20:4(n-6)/18:2(n-6)$ , что может быть одним из доказательств ее принадлежности к жилой форме. Образование жилой (речной) формы кумжи в р. Орзег является одной из жизненных стратегий, имеющих адаптивное значение для формирования сложной субпопуляционной структуры. Таким образом, следует отметить значимость и важность использования вышеуказанных индексов в качестве

индикаторов физиологического состояния и, возможно, одного из биохимических маркеров смолтификации (или ее отсутствия) у молоди лососевых.

В этом аспекте представлялось интересным оценить специфику ЖК-статуса как индикатора различий между пресноводной и морской формами кумжи из р. Индера и р. Орзega, которые представлены в разделе 6.7. Установлено, что, вероятно, степень конвертации 18:2(n-6) ЖК в 20:4(n-6) ЖК (20:4(n-6)/18:2(n-6)) была выше у пресноводной молоди (перед миграцией из р. Орзega в Онежское оз.). Это может указывать на более высокую интенсивность данного процесса у молоди из р. Орзega, которая, скорее всего, объясняется повышенной потребностью пестряток (3+) кумжи в 20:4(n-6), необходимой для синтеза сигнальных молекул при подготовке к миграции из выростного участка реки в озеро для нагула. У смолтов (4+) кумжи из р. Индера по сравнению с пестрятками (3+) из р. Орзega установлен иной механизм адаптации с участием ЖК: более высокий показатель конвертации пищевой 18:3(n-3) ЖК в длинноцепочечные ПНЖК (22:6(n-3)/18:3(n-3)). Известно, что 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ПНЖК значительно определяют ЖК-состав липидов «морского» типа и способствуют подготовке молоди к процессу смолтификации и миграции из пресноводной среды (река) в морскую среду (Peng et al., 2003; Tocher, 2003).

Следует отметить, что у исследованной молоди кумжи из двух пресноводных водотоков (р. Индера и р. Орзega) доля линолевой 18:2(n-6) ЖК была выше (в 1,6-2,0 раза), чем другой эссенциальной  $\alpha$ -линоленовой 18:3(n-3) ЖК, что может быть связано с массовостью, доступностью и эффективностью усвоения некоторых видов кормовых объектов, наиболее богатых 18:2(n-6). Активное потребление мальками кумжи воздушных форм насекомых, сносимых на поверхность воды в большом количестве в малых реках и ручьях, богатых эссенциальными (n-6) ПНЖК, скорее всего, и отразилось на повышенном содержании у молоди этой эссенциальной ЖК. Липидный профиль зообентоса р. Орзega имеет повышенное содержание 18:2(n-6) ЖК (от 8,89 до 12,60% от суммы ЖК), а в р. Индера, содержание этой ЖК у отдельных видов макрозообентоса составлял от 2,53 до 9,35% от суммы ЖК (Воронин и др., 2016). Для роста и развития молоди важное значение имеет оптимальное соотношение этих незаменимых пищевых 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК, а также индекс отношения  $\Sigma(n-3)/\Sigma(n-6)$  ПНЖК в связи с наличием конкурентных путей их синтеза в процессе метаболизма. Обнаружено, что данный индекс у молоди из р. Индера выше, чем у таковой из р. Орзega (1,61 и 1,39). Известно, что крупные особи обладают более высокими локомоторными показателями и лучшими возможностями для добывания корма, при этом влияние конкуренции снижено (Новиков, 2000; Михеев, Павлов, 2010). Обнаруженные различия в содержании и соотношении эссенциальных ЖК и их метаболических производных у молоди кумжи (особенно мигрирующей) из разных водоемов связаны не только с массовостью и доступностью кормовых объектов, наиболее богатых этими ЖК, но и с эффективностью их усвоения и модификацией (степенью активности ферментов элонгации/десатурации), а также с физиологической потребностью организма.

Различия между проходной и пресноводной формами кумжи из двух исследованных водотоков 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) ЖК в более длинноцепочечные – 20:4(n-6) и 22:6(n-3) ЖК. Пресноводная форма молоди кумжи из р. Орзega 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 повышен другой показатель – 22:6(n-3)/18:3(n-3), а также индекс отношения  $\sum(n-3)/\sum(n-6)$  ПНЖК, который положительно коррелирует с более высокими размерно-весовыми характеристиками этих особей.

В разделе 6.8. приведена сравнительная характеристика ЖК-профиля кумжи и атлантического лосося из р. Индера (басс. Белого моря) в период смолтификации. Известно, что скат смолтов из р. Индера начинается в июне при температуре воды выше 12°C и продолжается 2–3 нед. После ската в море молодь кумжи не мигрирует далеко от эстуариев рек, нагуливается в губах и на мелководье, а молодь лосося может мигрировать из нерестовых рек в стадии частичной смолтификации (серебристая пестрятка), а окончательная смолтификация происходит уже в прибрежной части моря (Шустов, 1995). Исследованные смолты кумжи по сравнению со смолтами лосося имеют более высокие размерно-весовые характеристики (74,2-75,0 г, 20,2-20,6 см и 16,2-16,5 г, 12,1-13,7 см, соответственно). Молодь кумжи, используя гидродинамические качества своего тела и реореакцию, лучше противостоит бурному потоку, что обеспечивает ей более широкий выбор кормовых объектов (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).

ЖК-состав ОЛ смолтов лосося и кумжи характеризуется одинаково высоким содержанием ПНЖК за счет (n-3) семейства ЖК с наибольшей долей 22:6(n-3), 20:5(n-3) и 18:3(n-3) ЖК (таблица 6).

Таблица 6. 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>
16:0	16,41±0,38	15,41±0,32*
18:0	6,74±0,25	5,46±0,33*
$\sum$ НЖК	28,10±0,60	24,70±0,68*
16:1(n-7)	7,72±0,45	8,33±1,04
18:1(n-9)	14,30±0,39	17,98±1,19*
18:1(n-7)	5,79±0,21	5,36±0,35
$\sum$ 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
$\sum$ (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*
22:6(n-3)	11,34±0,62	10,90±1,81
$\sum$ (n-3) ПНЖК	28,99±0,74	24,83±1,96*
$\sum$ 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*
$\sum$ (n-3)/ $\sum$ (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*
$\sum$ ПНЖК/ $\sum$ НЖК	1,47±0,03	1,67±0,02*

Примечание: \* – Различия достоверны между видами ( $p \leq 0,05$ ).

При этом количество ПНЖК семейства (n-6) у смолтов лосося и кумжи достоверно различалось (11,42 и 16,0% от суммы ЖК), основу их составляли такие ЖК как 18:2(n-6) (6,39 и 10,26% от суммы ЖК) и 20:4(n-6) ЖК (по 3,04% от суммы ЖК). Доминирование содержания 18:2(n-6) ЖК было установлено у кумжи всех возрастных групп из р. Ольховка (басс. Белого моря), р. Орзег (басс. Онежского оз.). Установлено, что соотношение 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). Таким образом, смолты лосося и кумжи, обитающие как в одном биотопе, так и в разных, различаются индексом 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК, который выше у смолтов лосося. 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 лосося), регулирующих их содержание (Stefansson et al., 2008), что в том числе показано и в настоящей работе. Индекс 20:4(n-6)/18:2(n-6) был выше у смолтов лосося по сравнению с кумжей (0,48 и 0,32 соответственно), что свидетельствует о разной степени активности системы ферментов элонгации/десатурации, которая играет ключевую роль в конвертации 18:2(n-6) в 20:4(n-6) ЖК и может лимитироваться повышенным уровнем пищевых (n-6) ПНЖК (Rollin et al., 2003; Arts, Kohler, 2009).

В составе ОЛ смолтов лосося и кумжи высока доля и МНЖК с доминированием 18:1(n-9) ЖК, причем у смолтов кумжи ее уровень 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 эти ЖК у лососевых являются основными субстратами для  $\beta$ -окисления (Bell et al., 2002; Carta et al., 2002). Повышенное содержание ЖК 18:1(n-9) и 18:2(n-6) у смолтов кумжи по сравнению со смолтами лосося коррелирует и с более высоким значением индекса ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС (запасные/структурные липиды).

Выявленные достоверные различия в индексах соотношений ЖК у смолтов кумжи и лосося, обитающих в одной реке, свидетельствуют о видоспецифичности физиолого-биохимических процессов в период подготовки к миграции их в море. Это касается размерно-весовых различий, специфики кормовой базы и, возможно, особенностей в развитии гонад у смолтов исследуемых рыб с разной степенью их готовности к скату в море, что, по мнению некоторых исследователей, может предопределять продолжительность озерного или морского нагула.

В заключительном разделе 6.9. представлен видовой состав макрозообентоса и изучен их количественный и качественный ЖК-состав ОЛ объектов питания молоди лососевых рыб, из разных по гидрологии лососевых и кумжевых рек басс. Онежского озера (р. Большая Уя, р. Орзег, р. Чебинка, р. Суна, р. Лижма). Разная структура донных сообществ в исследованных водотоках оказывает существенное влияние на ЖК-состав кормовой базы молоди лососевых рыб. Действительно, структура зообентоса как кормовой базы для молоди рыб в исследуемых реках существенно различается, поскольку в каждом водотоке формируется свой комплекс доминирующих видов, соответствующий гидрологическим, температурным, трофическим и другим условиям. В зообентосе отдельных рек отмечена специфичность по уровню и соотношению эссенциальных ЖК. Показано четкое

различие макрозообентоса лососевых рек от кумжевых рек: более высокие показатели соотношения эссенциальных 18:3(n-3)/18:2(n-6) ЖК, а также соотношения НЖК/ПНЖК показаны для лососевых рек по сравнению с таковым из кумжевых рек (в пределах 1,68-2,83 и 0,44-1,08; 0,66-0,97 и 0,33-0,59, соответственно).

В Заключении, приведенном в диссертации, обобщены основные общие механизмы и специфические особенности участия липидов и их ЖК-компонентов у исследованных рыб в обеспечении их жизнедеятельности, роста и развития с учетом видовой и экологической принадлежности, филогенетического положения, возраста, пола, специфики функций органов, характера и степени воздействующего фактора.

## 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 лептоплина;
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.

## ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. 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. № 3. С. 208-214.
2. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Влияние экологических условий обитания люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* на липидный состав печени и мышц // Экология. 2010. Т. 41. № 1. С. 51-54.
3. Murzina S.A., Meyer Ottesen C.A., Falk-Petersen S., 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. V. 38(5). P. 1393-1407.
4. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт // Труды КарНЦ РАН. Серия: Экспериментальная биология. 2012. № 2. С. 18-25.
5. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Динамика жирнокислотного состава липидов в процессе эмбрионального развития атлантического лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 2012. Т. 43. № 2. С. 154-160.
6. 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.
7. Murzina S.A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Hop H., Ryokolainen T.R., Meyer Ottesen C.A., Ripatti P.O., Berge J., Nemova N.N. Lipids in the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // Polar Biology. 2013. Vol. 36. №11. P. 1619-1631.
8. Murzina S.A., Nefedova Z.A., Falk-Petersen S., Ripatti P.O., Ruokolainen T.R., Pekkoeva S.N. and Nemova N.N. Lipid Status of the Two High Latitude Fish Species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii* // International Journal of Molecular Sciences. 2013. Vol. 14. N. 4. P. 7048-7060.
9. Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Веселов А.Е., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток лосося атлантического лосося *Salmo salar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журнал. 2014. № 4. С. 639-645.
10. Пеккоева С.Н., **Мурзина С.А.**, Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Липидный статус беломорской сельди *Clupea pallasii maris albi* Berg Двинского залива Белого моря в осенний сезон // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 86-94.
11. Nahrgang J., Varpe Ø., Korshunova E., **Murzina S.**, Hallanger I.G., Vieweg I., Berge J. (2014) Gender Specific Reproductive Strategies of an Arctic Key Species (*Boreogadus saida*) and Implications of Climate Change. PLoS ONE 9(5): e98452.
12. Немова Н.Н., Нефедова З.А., **Мурзина С.А.** Особенности динамики липидов в раннем развитии атлантического лосося *Salmo salar* L. // Труды Карельского научного центра РАН. 2014. № 5. С. 44-52.
13. Немова Н.Н., Нефедова З.А., Веселов А.Е., **Мурзина С.А.** Эколого-биохимические аспекты показателей метаболизма липидов сеголеток лосося (*Salmo salar* L.) двух генераций из реки Варзуга (Кольский полуостров) // Актуальные вопросы современной науки. Раздел «Естественные науки». 2014. № 4. С. 39-45.

14. Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Павлов Д.С. Влияние экологический условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206-211.
15. Nemova N.N., Nefedova Z.A., **Murzina S.A.**, Veselov A.E. Features in the lipid status of two generations of fingerlings (0+) of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhabiting the Arenga River (Kola Peninsula) // International journal of molecular sciences. 2015. Vol. 16. Issue 8. P. 17535-17545.
16. Немова Н.Н., **Мурзина С.А.**, Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Рипатти П.О. Липидный статус молоди и взрослых особей беломорской сельди *Clupea pallasii maris albi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) // Доклады АН. 2015. Т. 460. № 4. С. 475-480.
17. Немова Н.Н., Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Веселов А.Е., Рипатти П.О. Сравнительная характеристика липидного и жирнокислотного статуса икры атлантического лосося на стадии пигментации глаз в естественных и искусственных условиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 6. С. 581-588.
18. Ieshko E.P., **Murzina S.A.**, Veselov A.E., Lebedeva D.I., Geist J., Ziuganov V.V. The characteristics of the infection of juvenile Atlantic salmon with glochidia of the freshwater pearl mussel in rivers of Northwest Russia // КМАЕ. 2016. № 417, 6. DOI <https://doi.org/10.1051/kmae/2015039>
19. Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Veselov A.E., Nemova N.N. Age-specific lipid and fatty acid profile of Atlantic salmon juveniles in the Arctic River // Int. J. Mol. Sci. 2016. 17(7). pii: E1050. doi: 10.3390/ijms17071050.
20. Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N., Ruokolainen T.R., Ripatti P.O., Semushin A.V., Nemova N.N. Lipids and fatty acids of the White Sea herring *Clupea pallasii maris albi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) from different habitats of the White Sea // Fishes. 2016. 1(1). P. 65-76.
21. Немова Н.Н., Мещерякова О.В., Чурова М.В., **Мурзина С.А.** Особенности энергетического метаболизма беломорской сельди *Clupea pallasii maris albi berg* (Clupeiformes, Clupeidae) Онежского, Двинского и Кандалакшского заливов Белого моря // Доклады академии наук. 2016. V. 469. № 1. С. 173-177.
22. Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Пеккоева С.Н., Веселов А.Е., Немова Н.Н. Влияние первичного расселения и формирования фенотипических групп сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. на их липидный и жирнокислотный статус // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2016. № 6. С. 99-105.
23. Немова Н.Н., Крупнова М.Ю., **Мурзина С.А.** Активность лизосомальных протеиназ (катепсинов В и D) в органах сельди *Clupea pallasii maris albi* Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 6. С. 74-80.
24. Nahrgang J., Storhaug E., Delmas O., Berge J., Murzina S.A., Nemova N.N. Aspects of reproductive biology of wild-caught polar cod (*Boreogadus saida*) from Svalbard waters // Polar biology. 2016. Vol. 39(6). P. 1155-1164.
25. 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 *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) в зимний период // Экология. 2017. № 3. С. 186–191.
26. Пеккоева С.Н., **Мурзина С.А.**, Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O.J., Немова Н.Н. Роль фосфолипидов в развитии молоди арктическо-бореального вида *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae) // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57. № 4. С. 467–471.

27. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Немова Н.Н. Вариации некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 8 (169). С. 21-27.
28. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Немова Н.Н. Содержание липидных компонентов у молоди кумжи *Salmo trutta* L. из реки Орзег (бассейн Онежского озера): II. Динамика уровня липидов в мальковом периоде развития // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 6 (167). С. 7-11.
29. Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Пеккоева С.Н., Немова Н.Н. Содержание липидных компонентов у молоди кумжи *Salmo trutta* L. из реки Орзег (бассейн Онежского озера). I. Динамика жирнокислотного состава в процессе роста и развития молоди (1+, 2+, 3+) кумжи // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 4 (165). С. 7-13.
30. Чурова М.В., Мещерякова О.В., **Мурзина С.А.**, Немова Н.Н. Особенности энергетического метаболизма у люмпенуса Фабриция *Lumpenus fabricii* разных заливов Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 8 (169). С. 28-34.
31. Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Веселов А.Е., Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Ручьев М.А., Немова Н.Н. Биохимическая разнокачественность по липидному статусу молоди кумжи *Salmo trutta* L., обитающей в реках бассейна Белого моря // Известия РАН. Серия Биологическая. 2017. № 1. С. 57-62.
32. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Иешко Е.П., Немова Н.Н. Сравнительная характеристика липидного статуса жабр молоди атлантического лосося, инцистированных глохидиями пресноводной жемчужницы, обитающей в реках Европейского Севера // Известия РАН. Серия биологическая. 2017. № 1. С. 24-29.
33. Толстикова А.В., Чернов И.А., **Мурзина С.А.**, Мартынова Д.М., Яковлев Н.Г. Разработка комплекса Green Jasmine для изучения и прогнозирования состояния экосистем Белого моря // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 5. С. 23-32.
34. Nemova N.N., Kaivarainen E.I., Krupnova M.Yu., Veselov A.E., **Murзина S.A.**, Pavlov D.S. Intracellular proteolysis in Atlantic salmon *Salmo salar* fingerlings (0+) from different biotopes in an Arctic river (Varzuga River, White Sea Basin) // Polar Record. 2017. P. 153-159.
35. Бахвалова А.М., **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 КарНЦ РАН. Серия Экспериментальная биология. 2018. № 12. С. 51-64.
36. Немова Н.Н., Рендаков Н.Л., Пеккоева С.Н., Никерова К.М., Мурзина С.А. Динамика уровня эстрадиола в ходе метаморфоза люмпена пятнистого (*Leptoclinius maculatus*, Fries, 1838), о-в Западный Шпицберген // Доклады Академии наук. 2018. Т. 482. № 2. С. 228-230.
37. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Воронин В.П., Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Немова Н.Н. Липидный и жирно-кислотный статус печени и гонад трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Колюшковые, Gasterosteidae) с разных нерестилищ в Белом море // Известия РАН. Серия биологическая. 2018. № 6. С. 593-602.

38. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Веселов А.Е., Ручьев М.А., Немова Н.Н. Жирнокислотный статус пресноводной и морской форм молоди кумжи (*Salmo trutta* L.) // Сибирский экологический журнал. 2018. Т. 25. № 3. С. 353-358.
39. Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Немова Н.Н. Биохимическая разнокачественность по липидному статусу преднерестовой икры горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) (р. Варзуга, бассейн Белого моря) // Сибирский экологический журнал. 2018. Т. 25. № 3. С. 359-365.
40. Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Пеккоева С.Н., Немова Н.Н. Сравнительная характеристика жирно-кислотного профиля смолтов кумжи *Salmo trutta* L. и атлантического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) // Известия РАН. Серия биологическая. 2018. № 2. С. 144-149.
41. 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 *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) в процессах роста и раннего развития // Экология. 2018. № 3. С. 225-233.
42. Пеккоева С.Н., **Мурзина С.А.**, Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Немова Н.Н. Сравнительная характеристика липидного статуса разновозрастной молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Варзуга (Кольский полуостров) // Труды КарНЦ РАН. Серия экспериментальная биология. 2018. № 4. С. 115-123.
43. Высоцкая Р.У., Буэй Е.А., **Мурзина С.А.**, Немова Н.Н. Кислые гидролазы лизосом в приспособительных реакциях сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeidae) из разных заливов Белого моря // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 65-76.
44. Murzina S.A., Sergey G. Sokolov, Svetlana N. Pekkoeva, Evgeny P. Ieshko, Nina N. Nemova, Roar Kristoffersen, Stig Falk-Petersen. First data on parasite fauna of *Leptoclinus maculatus* (Actinopterygii, Perciformes: Stichaeidae) in Svalbard waters // Polar Biology. 2018. V. 42. № 4. P. 831-834.
45. Пеккоева С.Н., **Мурзина С.А.**, Нефедова З.А., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O.L., Немова Н.Н. Жирнокислотный состав структурных и энергетических липидов мышц молоди люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (арх. Шпицберген) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2019. Т. 55. № 2. С. 97-103.
46. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Лайус Д.Л., Немова Н.Н. Жирные кислоты колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55. № 1. С. 93-97.
47. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Руоколайнен Т.Р., Немова Н.Н. Динамика содержания липидов и жирных кислот на ранних стадиях онтогенеза горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в естественных условиях (река Индера, Кольский п-ов) // Онтогенез. 2019. Т. 50. № 4. С. 237-246.
48. Немова Н.Н., **С.А. Мурзина**, Л.А. Лысенко, О.В. Мещерякова, М.В. Чурова, Н.П. Канцерова, З.А. Нефедова, М.Ю. Крупнова, С.Н. Пеккоева, Т.Р. Руоколайнен, А.Е. Веселов, Д.А. Ефремов. Эколога-биохимический статус атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. в раннем развитии // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 3. С. 1-12.
49. Нефедова З.А., **Мурзина С.А.**, Пеккоева С.Н., Руоколайнен Т.Р., Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Немова Н.Н. Липидный профиль молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в реке Летняя Золотица (Архангельская обл., бассейн Белого моря) // Вопросы ихтиологии. 2019. Т. 59. № 3. С. 337-344.

50. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Веселов А.Е., Барышев И.А., Немова Н.Н. Содержание жирных кислот в кормовых объектах молоди лососевых рыб из рек бассейна Онежского озера // Биология внутренних вод. 2019. № 1. С. 65-72.

#### **Главы в монографиях:**

1. 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. In: Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic importance. Patrick T.K. Woo, Donald J. Noakes (Eds.). 2014. NY: Nova Science Publishers. P. 47-67. ISBN: 978-1-63117-570-1.

2. Мурзина С.А., Мещерякова О.В., Лысенко Л.А., Канцерова Н.П., Нефедова З.А., Чурова М.В., Пеккоева С.Н., Крупнова М.Ю., Вдовиченко Е.А., Руоколайнен Т.Р. Глава 2. Система биохимических и молекулярно-генетических показателей, используемая для оценки метаболизма молоди лососевых рыб в раннем онтогенезе. Глава 3. Биохимический статус молоди атлантического лосося // Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. Из некоторых рек бассейна Белого моря / Под общ. ред. Н.Н. Немовой. Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 2016. 204 с.

Подписано в печать 19.07.2019. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага офсетная. Гарнитура Times.  
Уч.-изд. л. 3,33. Усл. печ. л. 2,8.  
Тираж 100 экз. Заказ № 566.

Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр Российской академии наук»  
Редакционно-издательский отдел  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50