

ЛИПИДНЫЙ СТАТУС МОЛОДИ И ВЗРОСЛЫХ ОСОБЕЙ
БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae)© 2015 г. Член-корреспондент РАН Н. Н. Немова, С. А. Мурзина,
З. А. Нефедова, С. Н. Пеккоева, П. О. Рипатти

Поступило 11.08.2014 г.

DOI: 10.7868/S0869565215040246

Популяция беломорской малопозвонковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) является одной из близких форм тихоокеанской сельди и относится к числу важнейших промысловых рыб Белого моря. Рост запаса сельди в последние годы обусловлен постепенным восстановлением (после гибели в начале 60-х гг. прошлого столетия) беломорской зостеры, заросли которой служат местом нереста и развития икры, а также местом откорма и убежищем для личинок и мальков сельди [1]. Биохимические исследования беломорской сельди практически отсутствуют, в то время как они могли бы помочь ответить на вопрос, имеет ли место биохимическая гетерогенность группировок сельди. Важная роль в формировании биохимического статуса отводится липидам. Они являются необходимыми структурными компонентами биологических мембран, участвуют в энергетических процессах клетки и в регуляции биохимических реакций и физиологических процессов, являются предшественниками биосинтеза стероидных и половых гормонов и т. д. [2, 7].

Липидный статус рыб является одним из важных критериев интенсивности обменных процессов и косвенным показателем условий их обитания.

Настоящая работа посвящена сравнительному исследованию профиля и содержания липидов и жирных кислот (ЖК) у беломорской сельди (половозрелые особи 3+, 4+ и личинки, возраст – 52 дня) из Онежского и Кандалакшского заливов Белого моря, которые отличаются трофоэкологическими условиями.

Пробы взрослых самок беломорской сельди и личинок были собраны в октябре 2011 г. и июне 2012 г. соответственно. Некоторые характеристики мест вылова сельди представлены в табл. 1. Кандалакшский залив с его многочисленными

губами и высоким уровнем продуктивности бактерио- и фитопланктона является наиболее благоприятным местом для нереста беломорской сельди и роста личинок [3, 5]. В Онежском, относительно мелководном, заливе складываются специфические гидрологические условия: поступление большого количества пресной воды из рек, наличие сильных приливно-отливных течений, значительные флуктуации температуры, солености, прозрачности и цвета воды в разных участках залива, особенно в период прогрева. Учитывая данные характеристики, можно предположить, что в соседних районах залива создаются разные условия существования для гидробионтов. Следует особо отметить, что индекс на-

Таблица 1. Характеристика мест сбора проб и содержание общих липидов и их отдельных классов (% сухой массы) беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* из разных мест обитания Белого моря

Место сбора	Кандалакшский залив (n = 21)	Онежский залив (n = 25)
Координаты	67°02' с. ш. 32°23' в. д.	64°59' с. ш. 36°37' в. д.
Глубина, м	25.0	38.0
Температура воды, °С	2.9	6.7
Соленость, ‰	27.1	26.4
Длина рыбы, см	12.4 ± 0.13	9.98 ± 0.39*
ОЛ	41.7 ± 1.4	31.8 ± 0.8*
ФЛ	18.4 ± 1.0	14.3 ± 0.7*
ТАГ	19.4 ± 0.9	15.5 ± 0.9*
ЭХС	0.7 ± 0.1	0.5 ± 0.1
ХС	3.2 ± 0.3*	1.5 ± 0.1*
ХС/ФЛ	0.19 ± 0.03	0.11 ± 0.01*

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3 результаты представлены в виде $M \pm m$, n – число исследуемых проб, * – $p \leq 0.05$.

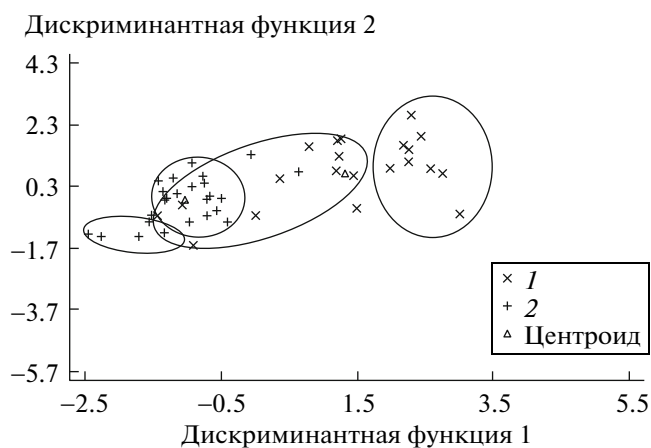


Рис. 1. Дискриминантный анализ содержания ФЛ, ТАГ, ЭХС и ХС в пространстве главных дискриминантных функций в подгруппах беломорской сельди из Кандалакшского (1) и Онежского заливов (2).

полнения желудков у рыб из разных биотопов существенно не различался.

Подготовка материала, методы количественного анализа липидов и жирных кислот (тонкослойная и газожидкостная хроматография, спектрофотометрия), а также статистическая обработка результатов описаны в опубликованных ранее работах [8, 9]. Экспериментальные работы выполнены с использованием оборудования Института биологии КарНЦ РАН. Различия по липидному статусу между взрослыми особями беломорской сельди, обитающей в Кандалакшском и Онежском заливах, определяли с использованием дискриминантного анализа [6], где в качестве переменных были выбраны 4 показателя – фосфолипиды (ФЛ), триацилглицериды (ТАГ), холестерин (ХС) и эфиры ХС (ЭХС) и ХС, содержание которых выражали в процентах от сухой массы. Также определяли уровень общих липидов (ОЛ). Анализ позволял установить различия между исследуемыми рыбами, которые отличаются по ряду характеристик, и определить их принадлежность к той или иной группировке.

В результате исследования установлено (табл. 1), что сельдь из Кандалакшского залива отличается от таковой из Онежского залива более высоким содержанием ОЛ (41.7 и 31.8% сухой массы соответственно), а также высоким уровнем запасных ТАГ, структурных ФЛ и холестерина ХС. При этом доля ТАГ (19.4 и 15.5% соответственно) превалировала в ОЛ обеих группировок сельди. Уровень запасных ТАГ определяется в первую очередь потребностями самого организма и спецификой его обмена. Повышенное содержание ТАГ у сельди (особенно из Кандалакшского залива) в период нагула отражает уровень обеспеченности пищей, определяет создание энергетических резервов, что важно для их последующей зимовки.

Накопление ТАГ имеет функциональное значение, определяет их высокую физическую активность и возможности находить и потреблять больше корма и интенсивнее расти.

Одним из основных механизмов, регулирующих вязкость биомембран при соответствующих условиях, являются вариации уровня ФЛ, ХС и их соотношение, оказывающие модулирующий эффект на активность мембраносвязанных ферментов. При этом уровень липидов и их соотношение в органах и тканях рыб и других гидробионтов определяется сложными взаимодействиями факторов внешней среды и метаболических процессов в организме. Показатель ХС/ФЛ, характеризующий вязкость биомембран, был значительно выше (0.19) у группировки сельди из акватории Кандалакшского залива по сравнению с таковым из Онежского залива (0.11), что, возможно, связано с температурной адаптацией путем изменения жидкостности биомембран, которая обусловлена вариациями уровня ФЛ, ХС, их соотношением, а также степенью ненасыщенности ЖК (табл. 1).

С помощью дискриминантного анализа полученных биохимических данных подтверждены количественные различия в профиле липидов у сельди из Кандалакшского и Онежского заливов (рис. 1). Выявлены по две подгруппы сельди, которые различались значительной факторной нагрузкой. В одной подгруппе – показателями ОЛ, ТАГ и ХС, в другой – ОЛ и ФЛ, что отражает влияние разных экологических условий биотопов. При этом внутрigrupповая дифференциация в большей степени была сформирована у сельди из Кандалакшского залива, а в Онежском заливе только несколько особей формировали отдельное скопление.

Изучение качественного и количественного состава ЖК у сельди из Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря показало, что в ОЛ сельди превалировали моноеновые ЖК (МНЖК, соответственно от принадлежности к заливу – 42.1 и 38.8% от всех ЖК). При этом преобладали 18:1(n-9) и 16:1(n-7) ЖК (табл. 2). Для рыб северных широт характерен высокий уровень моноеновых кислот, которые могут играть функциональную роль в поддержании текучести отдельных ФЛ и таким образом влиять на жидкостность биомембран и активность ферментов. Несмотря на то, что содержание суммарных МНЖК между двумя группировками рыб не различалось ($p \leq 0.05$), наблюдалась специфичность в распределении отдельных ЖК и их соотношений. Сельдь из Кандалакшского залива выделялась повышенным уровнем 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-5), 14:0, 16:3(n-6) и 18:2(n-6) ЖК. У рыб из Онежского залива повышена в основном доля минорных кислот – 16:1(n-9), 17:1(n-7), 22:1(n-7), 24:1(n-9), 17:0, 18:0, а также суммарных полиеновых ЖК (ПНЖК) (n-3) семейства за счет 22:6(n-3) и более высокие показате-

тели соотношений (n-3)/(n-6) ПНЖК, 18:3(n-3)/18:2(n-6), 16:0/18:1(n-9) (табл. 2). Все различия достоверны ($p \leq 0.05$). Помимо МНЖК в составе ОЛ беломорской сельди из двух заливов высока доля насыщенных ЖК (НЖК) – по 37.2% от суммы ЖК, в основном, за счет 16:0 и 14:0 ЖК. Обращает на себя внимание повышенный уровень 14:0 ЖК (до 12.4% от суммы ЖК) у рыб из Кандалякшского залива. Пониженное содержание ПНЖК, 20:5(n-3) и особенно 22:6(n-3) по сравнению с МНЖК означает, что эти ЖК не являются основными в функционировании мембран при низкой температуре в данных условиях. Выявленные количественные различия в содержании ЖК у группировок рыб из двух заливов Белого моря могут быть связаны как с видовым разнообразием кормовых объектов, их массовостью и доступностью при действии специфических условий заливов, так и с особенностями генетически детерминированных процессов биосинтеза и модификации ЖК [7, 14]. Преобладание МНЖК, главным образом 16:1(n-7), 18:1(n-9), высокое содержание НЖК (16:0 и 14:0), а также присутствие отдельных ПНЖК – 20:5(n-3), 22:6(n-3) – в липидах сельди сходно со спектром ЖК диатомовых и динофитовых водорослей [4, 12], которые входят в состав пищевой цепи сельди. При этом повышенное содержание 18:1(n-9) и 22:6(n-3) ЖК типично и для плотоядных консументов, что является показателем потребления планктонных беспозвоночных организмов. Различная для каждого залива интенсивность обмена липидов у рыб (в частности накопление и расходование липидов и жирных кислот) формируется факторами внешней среды в определенных пределах, обусловленных также и наследственностью.

Численность сельдевых, как и других видов рыб, зависит в основном от условий развития личинок, поэтому мы провели исследование показателей метаболизма липидов, характеризующих состояние молоди сельди в Кандалякшском и Онежском заливах Белого моря. Мальки беломорской сельди не выходят за пределы Кандалякшского и Онежского заливов благодаря фронтальным разделам, отделяющим их воды от сопредельных акваторий Белого моря [3], что определяет генетические различия стад (группировок) в заливах [11]. В Кандалякшском заливе отмечается постоянная массовая концентрация двух разобщенных скоплений личинок [3, 10], которые в дальнейшем (взрослые рыбы) четко дифференцируются по липидным показателям (ФЛ, ТАГ, ХС) на две подгруппы, что показано в нашем исследовании методами биохимического и дискриминантного анализа. Большое значение для выживания личинок имеет оптимальное соотношение ЖК в липидах, определяемое в основном составом ЖК кормовых объектов, а также способностью самого организма изменять его в про-

Таблица 2. Содержание отдельных жирных кислот (% от суммы ЖК) взрослых особей беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* из разных мест обитания Белого моря

ЖК	Кандалякшский залив, $n = 21$	Онежский залив, $n = 25$
14:0	12.40 ± 0.28	8.80 ± 0.43*
16:0	21.40 ± 0.35	22.26 ± 0.62
17:0	0.37 ± 0.06	0.90 ± 0.02*
18:0	1.66 ± 0.07	3.21 ± 0.17*
Сумма НЖК	37.23 ± 0.66	37.26 ± 0.81
16:1(n-9)	0.40 ± 0.04	0.74 ± 0.10*
16:1(n-7)	11.45 ± 0.22	7.73 ± 0.24
17:1(n-7)	0.34 ± 0.04	0.59 ± 0.03*
18:1(n-9)	20.14 ± 0.33	18.40 ± 0.73*
18:1(n-7)	3.19 ± 0.26	3.39 ± 0.10
18:1(n-5)	1.09 ± 0.05	0.69 ± 0.03*
20:1(n-11)	0.17 ± 0.02	0.58 ± 0.24
20:1(n-9)	2.10 ± 0.21	1.93 ± 0.56
22:1(n-9)	0.32 ± 0.02	0.79 ± 0.42
22:1(n-7)	0.21 ± 0.01	0.43 ± 0.03*
24:1(n-9)	0.27 ± 0.08	1.18 ± 0.04*
Сумма МНЖК	42.06 ± 0.51	38.81 ± 1.57
16:3(n-6)	0.21 ± 0.03	0.01 ± 0.00*
18:2(n-6)	1.21 ± 0.02	1.06 ± 0.05*
18:3(n-6)	0.11 ± 0.01	0.15 ± 0.01*
20:4(n-6)	0.30 ± 0.01	0.29 ± 0.02
Сумма (n-6)	2.70 ± 0.07	2.58 ± 0.09
18:3(n-3)	0.92 ± 0.03	0.93 ± 0.07
20:5(n-3)	6.61 ± 0.31	7.38 ± 0.47
22:6(n-3)	5.11 ± 0.27	7.01 ± 0.65*
Сумма (n-3)	15.84 ± 0.68	19.19 ± 1.35*
Сумма ПНЖК	20.71 ± 0.74	23.92 ± 1.48
(n-3)/(n-6)	5.86 ± 0.01	7.44 ± 0.01*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0.76 ± 0.02	0.89 ± 0.05*
16:0/18:1(n-9)	1.07 ± 0.27	1.24 ± 0.05*

Примечание. Уровень ЖК 12:0, 15:0, 20:0, 24:0, 14:1(n-5), 16:1(n-5), 20:1(n-7), 22:1(n-11), 16:2(n-9), 18:2(n-9), 20:2(n-9), 22:2(n-9), 16:2(n-7), 16:2(n-6), 20:2(n-6), 18:4(n-3), 20:4(n-3) был незначителен.

цессе приспособления к условиям существования.

В результате проведенных исследований было установлено, что личинки из Кандалякшского залива отличались от таковых из Онежского залива

Таблица 3. Жирнокислотный состав общих липидов (% от суммы ЖК) личинок беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg из разных заливов Белого моря

ЖК	Кандалакшский залив, n = 6	Онежский залив, n = 3
14:0	9.69 ± 1.01	9.89 ± 1.43
16:0	31.02 ± 1.79	30.25 ± 0.89
17:0	1.03 ± 0.16	0.72 ± 0.06
18:0	5.88 ± 1.28	4.65 ± 0.59
20:0	4.54 ± 1.94	3.86 ± 1.38
24:0	1.25 ± 0.46	1.54 ± 0.49
Насыщенные ЖК	55.40 ± 1.08	52.74 ± 1.67
16:1(n-9)	1.17 ± 0.53	1.21 ± 0.57
16:1(n-7)	4.90 ± 0.66	5.80 ± 1.11
17:1(n-7)	0.26 ± 0.02	0.33 ± 0.06
18:1(n-9)	13.11 ± 1.38	15.40 ± 0.80
18:1(n-7)	2.38 ± 0.17	2.21 ± 0.26
18:1(n-5)	0.78 ± 0.15	0.75 ± 0.22
20:1(n-11)	0.43 ± 0.33	0.09 ± 0.00
20:1(n-9)	1.81 ± 0.50	1.88 ± 0.15
20:1(n-7)	0.55 ± 0.14	0.69 ± 0.08
22:1(n-11)	0.22 ± 0.04	0.06 ± 0.06
22:1(n-9)	0.50 ± 0.09	0.46 ± 0.09
Моноеновые ЖК	30.58 ± 2.84	33.09 ± 2.42
16:3(n-6)	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.00
18:2(n-6)	0.34 ± 0.10	0.48 ± 0.14
18:3(n-6)	0.26 ± 0.09	0.27 ± 0.07
20:4(n-6)	0.09 ± 0.02	0.03 ± 0.00
(n-6) ПНЖК	3.0 ± 0.8	5.36 ± 1.15
16:2(n-4)	0.23 ± 0.04	0.24 ± 0.06
16:3(n-4)	0.10 ± 0.03	0.06 ± 0.02
16:4(n-4)	0.19 ± 0.03	0.15 ± 0.02
18:2(n-4)	0.04 ± 0.01	0.10 ± 0.02
18:3(n-4)	1.01 ± 0.29	2.31 ± 0.44
18:4(n-4)	1.17 ± 0.18	1.06 ± 0.08
20:2(n-4)	0.06 ± 0.01	0.10 ± 0.01
20:3(n-4)	0.06 ± 0.01	0.09 ± 0.03
20:4(n-4)	0.36 ± 0.14	0.35 ± 0.19
20:5(n-4)	0.05 ± 0.04	0.02 ± 0.00
22:3(n-4)	0.21 ± 0.15	0.20 ± 0.06
22:5(n-4)	0.07 ± 0.04	0.01 ± 0.01
22:6(n-4)	0.11 ± 0.04	0.10 ± 0.03
(n-4) ПНЖК	3.80 ± 0.37	4.79 ± 0.68
18:3(n-3)	0.15 ± 0.02	0.10 ± 0.02
20:5(n-3)	0.91 ± 0.23	0.05 ± 0.01*
22:6(n-3)	3.06 ± 0.46	0.87 ± 0.10*
(n-3) ПНЖК	5.39 ± 0.85	2.03 ± 0.15*
Сумма ПНЖК	14.02 ± 1.96	14.17 ± 2.11
(n-6) ПНЖК/(n-3) ПНЖК	0.60 ± 0.07	2.57 ± 0.40*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0.60 ± 0.12	0.21 ± 0.03
16:0/18:1(n-9)	2.92 ± 0.59	1.97 ± 0.07

повышенной долей суммарных ПНЖК семейства (n-3), в том числе 20:5(n-3) и 22:6(n-3) кислотами, а также показателем (n-3)/(n-6) (табл. 3). Состав ПНЖК в липидах в значительной степени определяется рационом питания. Эти кислоты отражают фитопланктонный состав пищи у личинок и составляют первый шаг в морской пищевой цепи. Установлено, что отличительной особенностью спектра ЖК у личинок от такового взрослых рыб является превалирование у первых НЖК (52.7–55.4% от суммы ЖК) с преобладанием кислот 16:0 и 14:0, а у вторых – МНЖК (38.8–42.1% от суммы ЖК) с повышенной долей кислот 18:1(n-9) и 16:1(n-7). Кроме того, в ЖК спектре личинок в отличие от взрослых рыб выявлено 15 минорных ПНЖК семейства (n-4) с числом углеродных атомов от 16 до 22, которые были в пределах от 0.01 до 2.31% от суммы ЖК, что указывает на разнообразие пищевых объектов. Наличие в ЖК профиле как у взрослых рыб, так и у личинок специфических кислот 20:1 и 22:1 связано с присутствием восков в их пищевых цепях. Известно, что эти кислоты могут синтезироваться de novo только растительными видами *Calanus* [13].

Методами биохимического и дискриминантного анализов нами показана внутрипопуляционная разнокачественность группировок и подгрупп беломорской сельди из сравниваемых заливов Белого моря по ОЛ и отдельным классам липидов и ЖК, что отражает адаптивные перестройки метаболизма, влияющие на оптимальное существование сельди и дальнейшую жизненную стратегию в условиях Белого моря.

Выявленные особенности статуса ЖК у личинок сельди, выражающиеся в более высоком содержании НЖК (за счет 16:0) и низком кислот 20:5(n-3), 22:6(n-3) (особенно у личинок Онежского залива) по сравнению с взрослыми особями, связаны со спецификой физиолого-биохимических процессов в данный период онтогенеза. Не исключено влияние генетических различий у личинок и половозрелой сельди из разных заливов Белого моря [11].

Изучение липидного профиля, в том числе и профиля ЖК, личинок и взрослых рыб беломорской сельди позволяет получить новую информацию о реализации эволюционно заложенных тонких биохимических механизмов в процессах приспособления сельди к обитанию в разных трофоэкологических условиях, что важно для характеристики этого промыслового вида и оценки его пищевой ценности.

Работа выполнена при поддержке грантов Программы Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ–1410.2014.4), РФФИ (14–04–00473-а), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития” (№ 01201262107).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вехов В.Н. Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб.: ЗИН РАН, 1995. Ч. 1. С. 176–187.
2. Дятловицкая Э.В., Безуглов В.В. // Биохимия. 1998. Т. 63. В. 1. С. 67–74.
3. Евсеенко С.А., Мишин А.В. // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 809–821.
4. Жукова Н.В. Автореферат на соискание ученой степени доктора биологических наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2009. 49 с.
5. Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.
6. Коросов А.В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 76 с.
7. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука, 1981. 339 с.
8. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Рунатти П.О., Немова Н.Н. // Онтогенез. 2012. Т. 43. № 2. С. 154–160.
9. Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н. // Онтогенез. 2009. Т. 40. № 3. С. 208–214.
10. Мухомедьяров Ф.Б. Биология беломорской сельди. Л.: Наука, 1975. С. 109–125.
11. Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Фролов С.Б., Феоклистов Е.И., Новиков Г.Г. // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44. № 2. С. 207–217.
12. Falk-Petersen S., Sargent J.R., Tande K.S. // Polar Biol. 1987. № 8. P. 5–120.
13. Graeve M., Lundberg M., Boer M., Kattner G., Hop H., Falk-Petersen S. // Mar. Biol. 2008. V. 153. P. 643–651.
14. Viga A., Grahl-Nielsen O. // Compar. Physiol. and Biochem. B. 1990. V. 96. P. 721–727.