

УДК 577.115 : 597.541(268.46)

ЛИПИДНЫЙ СТАТУС БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASI MARISALBI* BERG ДВИНСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ В ОСЕННИЙ СЕЗОН

С. Н. Пеккоева, С. А. Мурзина, З. А. Нефедова, Т. Р. Руоколайнен, П. О. Рипатти, Н. Н. Немова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведена сравнительная оценка физиолого-биохимического состояния на уровне липидного и жирнокислотного статуса беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (*Clupeidae*), выловленной в Двинском заливе Белого моря в 2010 и 2012 годах (осень). Установлено, что сельдь 2012 года достоверно отличалась от таковой 2010 года содержанием суммарных липидов за счет фосфолипидов (фосфатидилэтанолamina, лизофосфатидилхолина, фосфатидилинозитола). Несмотря на различия гидрохимических условий (глубина, температура воды, соленость) в местах вылова в 2010 и 2012 годах, сельдь не различалась уровнем триацилглицеринов и суммарных моноеновых жирных кислот, на количественный и качественный состав которых влияет кормовая база и температурный режим. Получены новые данные по триацилглицеринам и жирнокислотным спектрам общих липидов у беломорской сельди из Двинского залива, отличающиеся доминирующим содержанием моноеновых жирных кислот (до 41,4 % от суммы), которые следует рассматривать как эколого-биохимическую особенность липидов беломорской сельди в осенний сезон и адаптацию на биохимическом уровне к специфическим трофо-экологическим условиям (температура, соленость, течения, спектр кормовых объектов и др.) пелагиали Белого моря.

К л ю ч е в ы е с л о в а: беломорская сельдь, липиды, жирные кислоты, биохимическая адаптация, Двинский залив.

S. N. Pekkoeva, S. A. Murzina, Z. A. Nefyodova, T. R. Ruokolainen, P. O. Ripatti, N. N. Nemova. LIPID STATUS OF THE WHITE SEA HERRING *CLUPEA PALLASI MARISALBI* BERG FROM DVINA BAY OF THE WHITE SEA IN AUTUMN

A comparative study of the physiological and biochemical status within the lipid and fatty acid profile of the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg, caught in Dvina Bay of the White Sea in the autumn of 2010 and 2012, was made. It was found that the level of total lipids differed significantly between the fish collected in 2010 and 2012, primarily due to phospholipids (phosphatidylethanolamine, lysophosphatidylcholine, and phosphatidylinositol). Despite the variations in the hydrochemical conditions (depth, water temperature, salinity) of the catch locations in 2010 and 2012, no differences in the herrings' level of triacylglycerols and monoenoic fatty acids, which quantitative and qualitative composition is affected by the forage resources and temperature conditions, were observed. New data on triacylglycerols and the fatty acid spectrum of total lipids of the herring from Dvina Bay, showing the distinguishing prevalence of monoenoic fatty acids (up to 41.1 % of the total lipids), which should be considered as ecological and biochemical features of lipids characteristic of the White Sea herring and a biochemical

adaptation to the specific trophoecological conditions of the White Sea pelagic part (temperature, salinity, currents, food items range, etc.), were collected.

Key words: The White Sea herring, lipids, fatty acids, biochemical adaptation, Dvina Bay.

Введение

Локальные стада беломорской малопо-звонковой сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg (*Clupeidae*), одного из ценных промысловых видов рыб Белого моря, приурочены к жизни в различных участках моря, существенно отличающихся друг от друга условиями гидрологического режима [Кузнецов, 1960; Белое море..., 1995; Бергер, 2007]. Двинский залив, подверженный влиянию мощного потока пресных вод р. Сев. Двина, характеризуется наиболее сложным распределением гидрохимических и гидрологических параметров среди других заливов Белого моря [Биологические ресурсы..., 2012]. Известно, что популяционная структура беломорской сельди точно не определена и является предметом многочисленных дискуссий [Душкина, 1975; Белое море..., 1995; Семенова и др., 2004; Евсеенко и др., 2006; Бергер, 2007; Мишин и др., 2008]. В пределах Двинского залива выделяют две формы сельди: малочисленное стадо самой мелкой сельди – устьянки, обитающей в предустьевых пространствах Сев. Двины, и стадо мелкой двинской сельди, распространенное у Летнего берега и в других частях залива [Рыбы..., 1958]. Биохимические маркеры, в том числе и липиды, могут быть важны не только при изучении механизмов биохимической адаптации гидробионтов, исследовании передачи вещества и энергии по пищевым цепям, но являются не менее значимыми в определении популяционной структуры вида наряду с молекулярно-генетическими показателями [Андрияшева, 2011; Мурзина и др., 2012].

Липиды, и особенно их жирнокислотные компоненты, достаточно быстро включаются в приспособительные реакции организма: регуляцию жидкости мембран, изменение активности мембраносвязанных ферментов, синтез биологически активных веществ типа простагландинов, лейкотриенов и других [Лось, 2001; Tocher, 2003]. Условия существования незначительно сказываются на наборе определенных типов липидов, что подтверждает их генетическую детерминированность [Крепс, 1981]. При этом количест-

венное содержание липидов в организме отражает экологические особенности жизни рыб, а данные о сезонной, популяционной и межгодовой изменчивости позволяют оценить их значение в разные периоды жизненного цикла [Сидоров, 1983]. Изучение вариабельности липидов под влиянием комплекса специфических экологических факторов среды Двинского залива позволит проследить их роль в адаптационных биохимических механизмах организма.

Следует отметить, что данные по липидному и жирнокислотному составу беломорской сельди могут быть полезны при использовании этого вида рыб в коммерческих целях.

Настоящая работа начата в 2010 году [Murzina et al., 2013b] и посвящена сравнительной оценке физиолого-биохимического состояния на уровне липидного и жирнокислотного статуса беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Berg Двинского залива Белого моря в осенний сезон.

Материалы и методы

С помощью биохимических методов определен качественный и количественный липидный и жирнокислотный состав взрослых особей беломорской сельди, выловленных в осенний сезон (октябрь) в 2010 и 2012 годах из двух участков Двинского залива Белого моря, различающихся гидрологическими условиями (табл. 1). В качестве материала для исследований послужили тушки взрослых особей беломорской сельди. Оценка липидного и жирнокислотного статуса была проведена по содержанию общих липидов (ОЛ), триацилглицеринов (ТАГ), общих фосфолипидов (ФЛ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС), а также жирных кислот (ЖК) суммарных липидов.

Таблица 1. Географическое положение и гидрологические параметры мест сбора проб беломорской сельди *Clupea pallasii maris-albi* Berg

Показатели/период	Октябрь 2010	Октябрь 2012
Координаты	64°57' с. ш. 38°23' в. д.	64°54' с. ш. 40°00' в. д.
Глубина, м	50,0	13,0
Температура воды, °С	6,5	8,4
Соленость, ‰	26,5	18,8

Выделение липидов из зафиксированного материала проводили по методу Фолча смесью хлороформ-метанол (2:1 по объему) [Folch et al., 1957]. Суммарные липиды фракционировали на пластинках «Silufol» 150 x 150 мм («Avalier», Чехословакия) в системе растворителей: петролейный эфир – диэтиловый эфир – уксусная кислота (90:10:1 по объему) при комнатной температуре [Шталь, 1965]. Для количественного определения общих фосфолипидов, холестерина, триацилглицеринов, эфиров холестерина использовали гидроксаматный метод [Сидоров и др., 1972]. Измерения проводили на спектрофотометре СФ-2000 при длине волны 540 нм. Интенсивность окраски комплекса прямо пропорциональна количеству образовавшихся гидроксаматных производных. Количественное определение холестерина проводили по методу Ф. Энгельбрехта с использованием трихлоруксусного железа, растворенного в хлорной кислоте [Engelbrecht et al., 1974]. Интенсивность образовавшейся окраски измеряли на спектрофотометре СФ-2000 при длине волны 550 нм.

Определение фосфолипидного состава методом высокоэффективной жидкостной хроматографии проводили на жидкостном хроматографе «Стайер» (ООО «Аквилон») с компьютерным обеспечением. Обработка хроматограмм проводилась при помощи программы для хроматографа (ООО «Аквилон»). Соотношение между компонентами оценивали по величине площадей пиков на хроматограмме. Идентификацию пиков проводили по образцам стандартных фосфолипидов: фосфатидилсерин (ФС), фосфатидилэтаноламин (ФЭА), фосфатидилиназитол (ФИ), фосфатидилхолин (ФХ), лизофосфатидилхолин (ЛФХ), сфингомиелин (СФМ).

Для определения спектра ЖК общих липидов использовали метод газожидкостной хроматографии. Полученные метиловые эфиры ЖК разделяли на хроматографе «Хроматэк Кристалл-5000.1» (Россия) с пламенно-ионизационным детектором, с капиллярными колонками фирмы Phenomenex, USA: Zebron ZB-FFAP (внутренний диаметр 0,32 мм и длина 50 м, толщина слоя жидкой фазы 0,50 мкм), в качестве подвижной фазы служил азот, скорость потока газа – 50 мл/мин. Количественное определение ЖК проводили с помощью внутреннего стандарта – определенного количества бегеновой кислоты (22:0), добавляемой к раствору липидов. Идентификацию ЖК осуществляли сравнением хроматографических подвижностей имеющихся на хроматограмме пиков (времени удерживания и логарифмических индексов) с таковыми для стандартных

ЖК, при этом использовали стандартные растворы метиловых эфиров ЖК («Supelco»). Обработку хроматограмм проводили с использованием компьютерной программы «Хроматэк Аналитик». Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

Результаты были обработаны с применением общепринятых методов вариационной статистики [Ивантер, Коросов, 2010]. Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgrafics 2.5 для Windows. Достоверность различий между липидными показателями у рыб из различных мест обитания оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа One Way Analysis of Variance (ANOVA). Различия считали достоверными при $p \leq 0,05$ [Коросов, Горбач, 2007]. Данные в таблицах и рисунках представлены в виде $M \pm m$.

Результаты и обсуждение

Установлено, что уровень ОЛ у беломорской сельди Двинского залива в осенний сезон был сравнительно высоким, при этом у сельди 2012 года вылова он был больше, чем у сельди 2010 года (41,6 и 34,5 % сухого вещества соответственно). Известно, что одним из приспособлений рыб высоких широт является способность накапливать большое количество липидов за счет активного питания в течение наиболее продуктивного весенне-летнего периода [Cossins, Prosser, 1978; Falk-Petersen et al., 1987; Lund, Sidell, 1992; Аракелова и др., 2004; Falk-Petersen, 2007]. В осенний сезон, период окончания нагула, сельдь содержит максимальное количество липидов, которые обеспечивают оптимальную работу метаболических процессов рыб в условиях ограниченного поступления пищи зимой. Различие в содержании ОЛ у беломорской сельди 2010 и 2012 годов вылова связано, вероятнее всего, с гидрологическими и трофо-экологическими особенностями мест сбора проб. Превалирование содержания ОЛ у сельди в 2012 году было преимущественно связано с ФЛ, уровень которых был выше, чем у сельди, выловленной в 2010 году (23,4 и 19,1 % соответственно) (табл. 2).

Известно, что Двинский залив подвержен влиянию мощного потока пресных вод р. Сев. Двины, вследствие чего он характеризуется наиболее сложным распределением гидрохимических и гидрологических параметров [Биологические ресурсы..., 2012]. Сток Сев. Двины имеет очень большое тепляющее и опресняющее влияние на прилегающие воды Двинского

залива, он переходит в самое сильное и устойчивое течение Белого моря – Двинское (место сбора проб в 2012 году) [Рыбы..., 1958; Перцова, Пантюлин, 2005]. Для большей части залива (место сбора проб в 2010 году) характерна стратификация вод и небольшая скорость течения. Основную часть года верхние слои имеют температуру выше, чем нижележащие, а их соленость увеличивается с глубиной [Рыбы..., 1958]. Выявленные различия суммарных ФЛ (за счет ФЭА, ФИ и ЛФХ) у беломорской сельди Двинского залива в 2010 и 2012 годах вылова указывают на участие именно мембранных липидов в компенсаторных реакциях организма рыб к действию преимущественно абиотических факторов среды (стратификация, скорость течения, соленость, температура) в сложившихся экологических условиях обитания. Адаптивная роль отдельных классов ФЛ у экотермных организмов весьма разнообразна, как по регулируемой ими функции, так и по механизму действия. Установлено, что среди доминирующих ФЛ у исследуемой сельди 2010 и 2012 годов вылова были ФХ (16,1 и 14,1 % сухого вещества соответственно) и ФЭА (0,6 и 1,9 % сухого вещества соответственно), причем по уровню ФХ различия не были достоверны, а метаболически связанные с фосфатидилхолином ФЭА и ЛФХ были достоверно выше у сельди в 2012 году (см. табл. 2). Однако последняя отличалась пониженным уровнем ФИ по сравнению с таковым у сельди 2010 года вылова. Количественные вариации ненасыщенных мембранных фосфолипидов (ФЭА, ФИ) влияют на активность мембранных ферментов, например комплекса Na^+ , K^+ -АТФазы, работа которого связана с осморегуляцией, что имеет значение при изменении условий среды обитания (соленость, давление, температура), и являются приспособительной реакцией мембранных липидов организма [Schuurmans Stekhoven, Bonting, 1981; Болдырев, 1985; Болдырев и др., 2006]. При этом ФИ является одним из сигнальных липидов в клетках самых различных типов, и особенно важна его роль в развитии нервной системы организма. Ранее было установлено, что количественные вариации ФИ показаны у люмпена пятнистого (*Leptoclinus maculatus*) из разных мест обитания, отличающихся соленостью и температурой воды [Murzina et al., 2013a]. В данном исследовании обращает на себя внимание значительное повышение ЛФХ в липидах сельди 2012 года вылова по сравнению с таковым у рыб 2010 года (4,2 и 0,6 % соответственно). Известно, что значительное повышение ЛФХ (выше оптимального уровня) в органах и тканях

может происходить при различных патологических состояниях организма [Грибанов, 1991; Осадчая и др., 2004]. Лизофосфолипиды обладают свойством лабильнолизировать мембраны и увеличивать их проницаемость для небольших по размерам молекул. Более того, изменение количества ЛФХ, как и ФИ, в клеточных мембранах происходит под воздействием наружных сигналов (например, при колебании температуры и солености). При этом ЛФХ может участвовать в поддержании структуры мембраны и быть одним из вторичных мессенджеров при передаче сигнала через рецепторы плазматической мембраны, обеспечивая тем самым оптимальные условия для работы мембраносвязанных ферментов [Проказова и др., 1998; Кулагина и др., 2004]. Возможно, увеличение уровня ЛФХ у сельди в 2012 году связано не только с повышенной температурой и опреснением устьевой части Двинского залива за счет стока Сев. Двины, но и с поступлением в речном потоке со сточными водами промышленных предприятий ряда загрязняющих веществ, оказывающих токсическое воздействие на организм рыб. По комплексным оценкам, вода на данном участке реки характеризовалась как «очень загрязненная» [Обзор..., 2012].

Таблица 2. Содержание общих липидов и их отдельных классов (% сухого вещества) у беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Двинского залива ($M \pm m$)

Показатель/период вылова	Октябрь 2010	Октябрь 2012
n	20	20
ОЛ	34,5 ± 0,6	41,6 ± 1,1*
ФЛ	19,1 ± 1,3	23,4 ± 1,4*
ФИ	0,5 ± 0,1	0,3 ± 0,0*
ФС	0,8 ± 0,2	0,6 ± 0,0
ФЭА	0,6 ± 0,1	1,9 ± 0,3*
ФХ	16,1 ± 1,1	14,1 ± 0,7
ЛФХ	0,6 ± 0,1	4,2 ± 0,6*
СФМ	0,2 ± 0,0	0,1 ± 0,0
Неизвестные	0,4 ± 0,1	2,1 ± 0,5*
ТАГ	14,1 ± 1,2	16,7 ± 1,2
ЭХС	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,2
ХС	0,9 ± 0,1	1,1 ± 0,2
ХС/ФЛ	0,05 ± 0,01	0,05 ± 0,01

Примечание. n – число проб; ФЛ – фосфолипиды; ФИ – фосфатидилиназитол; ФС – фосфатидилсерин; ФЭА – фосфатидилэтанолламин; ФХ – фосфатидилхолин; ЛФХ – лизофосфатидилхолин; СФМ – сфингомиелин; ТАГ – триацилглицерин; ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин. Здесь и в табл. 3 * над средним значением липидного показателя указывает на достоверность отличий ($p \leq 0,05$) данных по годам.

Установлено, что у беломорской сельди Двинского залива в 2010 и 2012 годах вылова показатель ХС/ФЛ не различался и составлял 0,05 (см. табл. 2). Стабильность этого показателя

теля в результате варьирования суммарных ФЛ (за счет отдельных их классов) у сельди Двинского залива может указывать на функцию одного из биохимических механизмов адаптации, направленных на поддержание целостности биомембран и обеспечение оптимальной активности мембраносвязанных ферментов, в ответ на изменения гидробиологических условий обитания в разных местах Двинского залива.

Высокое и относительно стабильное содержание ТАГ у сельди Двинского залива в 2010 и 2012 годах вылова свидетельствует об обеспеченности рыб пищей и создании энергетических резервов на период зимовки. Также не выявлено достоверных различий в уровне ЭХС и ХС у рыб в эти годы. Известно, что по периферии Двинского течения в вершине Двинского залива биомасса фитопланктона достигает значительных величин, соответствующих таковым в период летнего пика развития фитопланктона, что может быть обусловлено более высоким уровнем биогенных элементов, приходящих с мощным речным стоком [Ильяш и др., 2011]. Липиды, синтезируемые на начальных звеньях трофической цепи, в дальнейшем передаются организмам более высоких трофических уровней, где они накапливаются и принимают важное участие в метаболизме. Жизненный цикл беломорской сельди, как и других планктоноядных морских рыб, коррелирует с жизненным циклом его основного объекта питания – зоопланктона.

Таким образом, в основе механизма адаптации беломорской сельди Двинского залива к различным абиотическим факторам в местах сбора проб в 2010 и 2012 годах лежат вариации уровня отдельных классов структурных ФЛ – ФИ, ФЭА и ЛФХ.

Количественный и качественный состав жирнокислотных компонентов липидов рыб тесно связан с трофоэкологическими условиями жизни гидробионтов, такими как качественный и количественный состав пищи, доступность, температура, фотопериод, гидробиологические условия места обитания. В жирнокислотном спектре общих липидов беломорской сельди в 2010 и 2012 годах вылова доминировали МНЖК (41,4 и 41,3 % суммы ЖК соответственно), высокий уровень которых характерен обычно для гидробионтов северных широт [Graeve et al., 2001; Petursdottir et al., 2008; Arts et al., 2009; Murzina et al., 2013b]. Среди МНЖК рыб преобладали 18:1(n-9), 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК. Доля 18:1(n-9) достоверно не различа-

лась в исследуемых вариантах, а уровень 16:1(n-7) и 18:1(n-7) ЖК был достоверно выше у сельди 2010 года вылова (табл. 3). Уплотнение биомембран за счет МНЖК происходит более компактно по сравнению с ПНЖК, у которых из-за изогнутости цепей упаковка менее плотная, что имеет адаптивное значение [Cossins, Prosser, 1978; Hochachka, Somero, 2002; Рабинович и др., 2007; Рабинович, 2008]. Значительная часть жирнокислотных компонентов липидов у рыб поступает непосредственно из пищи и отражает видовой состав кормовых объектов [Robin, 1995; Сущик, 2008].

Динофитовые и диатомовые микроводоросли вносят основной вклад в биомассу фитопланктона Белого моря [Ильяш и др., 2011] и являются одним из кормовых объектов беломорской сельди, особенно в период цветения. Отмечается периодичность в продуктивности этих групп водорослей в Белом море, включая сезонность цветения фитопланктона в пределах даже одного залива. Фитопланктон, а также бактериальное сообщество характеризуются сильно выраженной спецификой жирнокислотного состава, на чем основывается теория «трофических биомаркеров». Известно, что 16:1(n-7) ЖК является биомаркером диатомовых водорослей, а 18:1(n-9) – динофитовых водорослей [Viso, Marty, 1993; Viron et al., 2000; Grave et al., 2008]. В этих видах водорослей содержатся и ПНЖК: 20:5(n-3) ЖК – в диатомовых водорослях, 18:4(n-3) и 22:6(n-3) ЖК – в динофлагеллятах, и считаются их биомаркерами [Kattner et al., 1989; Wold et al., 2007; Graeve et al., 2008]. Глубина и температура влияют на количество и доступность пищевых объектов в разные сезоны года. Более того, на пространственное распределение биомассы фитопланктона существенное влияние оказывают гидродинамические процессы. По результатам недавних исследований установлено, что в конце лета вклад динофлагеллят в суммарную биомассу снижался с глубиной и в слоях ниже термоклина доминировали диатомовые водоросли [Ильяш и др., 2011]. Последнее, по-видимому, обусловлено оседанием диатомей, заканчивающих вегетацию в поверхностных слоях. Наши исследования показали, что уровень 16:1(n-7) был выше, а 18:4(n-3) – ниже у сельди в 2010 году, и это указывает на преобладание в питании диатомовых водорослей в осенний сезон в Двинском заливе в 2010 году, когда температура была ниже, а соленость выше по сравнению с 2012 годом (см. табл. 1).

Таблица 3. Содержание отдельных жирных кислот (% суммы ЖК) беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* Двинского залива Белого моря в осенний сезон (M ± m)

ЖК/период	Октябрь 2010	Октябрь 2012
n	19	20
12:0	0,3 ± 0,2	0,1 ± 0,0
14:0	10,5 ± 0,4	8,1 ± 0,4*
15:0	0,9 ± 0,0	0,7 ± 0,0*
16:0	21,7 ± 0,5	22,7 ± 0,5
17:0	0,5 ± 0,1	0,8 ± 0,0*
18:0	2,3 ± 0,1	2,6 ± 0,1*
20:0	0,9 ± 0,0	1,2 ± 0,1*
24:0	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0*
Сумма НЖК	37,1 ± 0,8	36,5 ± 0,7
14:1(n-5)	0,4 ± 0,0	0,5 ± 0,0*
16:1(n-9)	0,7 ± 0,1	1,2 ± 0,2*
16:1(n-7)	11,3 ± 0,3	9,5 ± 0,2*
16:1(n-5)	0,3 ± 0,0	0,5 ± 0,0*
17:1(n-7)	0,4 ± 0,0	0,4 ± 0,0*
18:1(n-9)	19,8 ± 0,4	20,9 ± 0,5
18:1(n-7)	4,1 ± 0,3	3,3 ± 0,1*
18:1(n-5)	0,8 ± 0,1	0,7 ± 0,0
20:1(n-11)	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,0
20:1(n-9)	1,5 ± 0,1	0,6 ± 0,1*
20:1(n-7)	0,3 ± 0,0	0,4 ± 0,0*
22:1(n-11)	0,9 ± 0,1	1,3 ± 0,3
22:1(n-9)	0,3 ± 0,0	0,3 ± 0,0
22:1(n-7)	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0
24:1(n-9)	0,2 ± 0,1	0,8 ± 0,0*
Сумма МНЖК	41,4 ± 0,8	41,3 ± 0,7
16:2(n-9)	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0
18:2(n-9)	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0
20:2(n-9)	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0
22:2(n-9)	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0
Сумма (n-9) ПНЖК	0,4 ± 0,0	0,6 ± 0,04*
16:2(n-7)	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0*
18:2(n-7)	0,1 ± 0,0	0,1 ± 0,0*
Сумма (n-7) ПНЖК	0,2 ± 0,0	0,6 ± 0,0
16:2(n-6)	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,0*
18:2(n-6)	1,3 ± 0,0	0,9 ± 0,0*
18:3(n-6)	0,2 ± 0,0	0,2 ± 0,0
20:2(n-6)	0,2 ± 0,0	0,3 ± 0,0
20:4(n-6)	0,3 ± 0,0	0,4 ± 0,0*
Сумма (n-6) ПНЖК	3,5 ± 0,2	2,3 ± 0,1*
18:3(n-3)	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,0
18:4(n-3)	1,3 ± 0,1	1,8 ± 0,1*
20:4(n-3)	0,4 ± 0,0	0,5 ± 0,0
20:5(n-3)	6,5 ± 0,5	5,9 ± 0,5
22:6(n-3)	5,3 ± 0,5	6,5 ± 0,5
Сумма (n-3) ПНЖК	15,1 ± 1,2	16,9 ± 1,1
Сумма ПНЖК	21,5 ± 1,4	22,2 ± 1,2
Сумма ЖК	100	100
(n-6)ПНЖК/(n-3)ПНЖК	0,3 ± 0,0	0,2 ± 0,0*
18:3(n-3)/18:2(n-6)	0,6 ± 0,0	0,9 ± 0,0*
16:0/18:1(n-9)	1,1 ± 0,3	1,1 ± 0,0

Примечание. n – число проб, ЖК – жирные кислоты, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты. В пробах также содержались 16:3(n-6); 20:3(n-6); 22:5(n-6); 22:2(n-6); 22:3(n-6); 22:4(n-6); 16:2(n-4); 16:3(n-4); 18:3(n-4); 18:4(n-4); 16:3(n-3); 20:3(n-3); 22:3(n-3); 22:4(n-3); 22:5(n-3); 16:4(n-1); 18:5(n-3) жирные кислоты, уровень которых был незначителен.

Одним из компонентов кормовой базы сельди, особенно в летний сезон, является *Calanus glacialis* – веслоногий ракообразный, относящийся к доминирующим видам зоо-

планктона водных экосистем высоких широт. Известно, что в организме только этих copepod синтезируются *de novo* 20:1(n-9) и 22:1(n-11) ЖК [Falk-Petersen et al., 1990; Graeve et al., 2001, 2008], которые у сельди осенью являются минорными (табл. 3). При этом уровень 20:1(n-9) ЖК у сельди в 2010 году был выше в 2,5 раза по сравнению с таковым в 2012 году (см. табл. 3).

Насыщенные жирные кислоты (36,5–37,1 % суммы ЖК) занимают второе место после МНЖК, в них преобладают 16:0 и 14:0 ЖК. При этом выявлены вариации в уровне 14:0 ЖК и минорных 15:0, 18:0, 17:0, 20:0, 24:0 (см. табл. 3). Относительно высокий уровень отдельных НЖК связан не только с синтезом *de novo*, но и с их накоплением за счет питания сельди фито- и зоопланктоном, наличие которого в разных участках Белого моря различалось.

У сельди, выловленной в разных местах Двинского залива, в 2010 и 2012 годах уровень суммарных ПНЖК достоверно не различался и был в пределах 21,5–22,2 % суммы ЖК, среди которых преобладали 20:5(n-3) и 22:6(n-3) кислоты (см. табл. 3). Наибольший интерес представляет биомаркерная минорная 18:4(n-3) кислота, о роли которой было сказано выше.

Большое значение при адаптации рыб к меняющимся условиям среды имеет оптимальное соотношение жирнокислотных радикалов в липидах, определяемое в основном ЖК-составом пищевых объектов, а также способностью самого организма модифицировать его к определенным условиям. Особую роль при этом играет соотношение насыщенных и ненасыщенных ЖК, определяющее такие свойства биомембран, как вязкость и жидкость, обеспечивающие нормальный ход обменных процессов в клетке. Установлено, что показатель 16:0/18:1(n-9) ЖК, характеризующий интенсивность обмена липидов, не изменялся у сельди из разных участков Двинского залива в 2010 и 2012 годах, несмотря на различающиеся условия обитания.

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

Выражаем глубокую благодарность к. б. н. А. В. Семушину (Северный филиал научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии – СевПИРО, Архангельск) за ценные консультации на этапе выполнения полевой части работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ-1410.2014.4, РФФИ (грант № 14-04-00473-а), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2012–2014 гг. «Живая природа» (№ г. р. 01201262107), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2014–2016 гг. «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации», проект «Эколого-биохимическая характеристика устойчивости гидробионтов Арктической зоны России в условиях изменения климата».

Литература

- Андряшева М. А. Генетические аспекты разведения сиговых рыб. СПб.: ФГНУ ГосНИОРХ, 2011. 639 с.
- Аракелова Е. С., Чеботарева М. А., Забелинский С. А. О совместном влиянии природных температур и трематод на жирнокислотный состав липидов у *Littorinasaxatilis* (Oliv, 1792) (*Gastropoda, Prosobranchia*) // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65, № 3. С. 271–277.
- Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования // Исследования фауны морей: сб. ст.: в 2 ч. СПб.: ЗИН РАН, 1995. Т. 42(50). Ч. 1. 250 с.; ч. 2. 250 с.
- Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2007. Т. 60 (68). 292 с.
- Биологические ресурсы Белого моря: изучение и использование // Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2012. Т. 69 (77). 377 с.
- Болдырев А. А., Кяйвярйнен Е. И., Илюха В. А. Биомембранология: учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2006. 226 с.
- Болдырев А. А., Прокопьева В. Д. Как регулируется активность мембранных ферментов // Биологические науки. 1985. № 3. С. 5–13.
- Грибанов Г. А. Особенности структуры и биологическая роль лизофосфолипидов // Вопр. мед. химии. 1991. Т. 37, № 4. С. 2–16.
- Душкина Л. А. Пигментация личинок морских сельдей рода *Clupea* на ранних стадиях развития в связи с вопросами динамики численности // Биология беломорской сельди. Л.: Наука, 1975. С. 227–254.
- Евсеев С. А., Андрианов Д. П., Мишин А. В., Наумов А. П. Видовой состав и распределение ихтиопланктона Белого моря в июле 2003 г. // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46, № 5. С. 672–685.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия: учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во Петргу, 2010. 104 с.
- Ильяш Л. В., Радченко И. Г., Шевченко В. П., Лисицин А. П., Пака В. Т., Буренков В. И., Новигатский А. Н., Чульцова А. Л., Пантюлин А. Н. Пространственное распределение фитопланктона Белого моря в конце лета в связи со структурной динамикой вод // Океанология. Морская биология. 2011. Т. 51, № 6. С. 1054–1063.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск, 2007. 76 с.
- Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 322 с.
- Кулагина Т. П., Шевченко Н. А., Архипов В. И. Влияние судорожной активности на липиды гомогената, нейрональных и глиальных ядер коры головного мозга крыс // Биохимия. 2004. Т. 69, вып. 10. С. 1404–1409.
- Лось Д. А. Структура, регуляция экспрессии и функционирование десатураз жирных кислот // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 163–198.
- Мишин А. В., Евсеев С. А., Евдокимов Ю. В. О видовом составе и распределении летнего ихтиопланктона губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Вопросы ихтиологии. 2008. Т. 48, № 6. С. 844–850.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Немова Н. Н. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (Обзор) // Труды КарНЦ РАН. 2012. № 2. С. 18–25.
- Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ «Северное УГМС» за 2011 год. Росгидромет: Архангельск, 2012. 186 с.
- Осадчая Л. М., Галкина О. В., Ещенко Н. Д. Влияние коразола на активность Na⁺, K⁺-АТФазы и интенсивность ПОЛ в нейронах и нейроглии // Биохимические и молекулярно-биологические основы физиологических функций. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. Вып. 37. С. 220–226.
- Перцова Н. М., Пантюлин А. Н. Связь фауны веслоногих рачков (*Copepoda, Calanoida*) Белого и Баренцева морей и механизмы независимости беломорских популяций // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 8. С. 948–956.
- Проказова Н. В., Звездина Н. Д., Коротаева А. А. Влияние лизофосфатидилхолина на передачу трансмембранного сигнала внутрь клетки // Биохимия. 1998. Т. 63, вып. 1. С. 38–46.
- Рабинович А. Л. Температурная зависимость конформационных свойств олигомерных цепей природных липидов: компьютерное моделирование // Биофизика. 2008. Т. 53, вып. 3. С. 426–433.
- Рабинович А. Л., Корнилов В. В., Балабаев Н. К., Леермакерс Ф. А., Филиппов Ф. В. Свойства бислоев ненасыщенных фосфолипидов: влияние холестерина // Биологические мембраны. 2007. Т. 24, вып. 6. С. 490–505.
- Рыбы Белого моря / Ред. К. А. Алтухов и др. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1958. 162 с.
- Семенова А. В., Андреева А. П., Карпов А. К. и др. Генетическая изменчивость сельдей рода *Clupea* Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 2. С. 207–217.
- Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. СПб.: Наука, 1983. 240 с.

Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Неведова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. Вып. 1. С. 152–163.

Суцник Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69, № 4. С. 299–316.

Шталь Э. Хроматография в тонких слоях. М., 1965. 54 с.

Arts M. T., Brett M. T., Kainz M. J. (eds.). Lipids in Aquatic ecosystems // Springer, 2009. 377 p.

Cossins A. R., Prosser C. L. Evolutionary adaptation of membranes to temperature // Proceedings of National Academy of Sciences of USA. 1978. Vol. 75(4). P. 2040–2043.

Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. A. Med. J. 1974. Vol. 48, N 7. P. 250–356.

Falk-Petersen S., Hopkins C. C. E., Sargent J. R. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Proc. 24th European marine biology symposium. 1990. P. 315–333.

Falk-Petersen S., Timofeev S., Pavlov V., Sargent J. R. Climate variability and possible effect on arctic food chains. The role of *Calanus* // Arctic-alpine ecosystems and people in a changing environment. Berlin: Springer Verlag, 2007. P. 147–166.

Falk-Petersen S., Sargent J. R., Tande K. S. Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-arctic food web // Polar Biol. 1987. N 8. P. 5–120.

Folch J., Lees M., Sloan-Syanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.

Graeve M., Dauby P., Scailteur Y. Combined lipid, fatty acid and digestive tract content analyses: a penetrating approach to estimate feeding model of Antarctic amphipods // Polar biology. 2001. Vol. 24. P. 853–862.

Graeve M., Lundberg M., Boer M., Kattner G., Hop H., Falk-Petersen S. The fate of dietary lipids in the Arctic stenophore *Mertensia ovum* (Fabricius, 1780) // Marine Biology. 2008. N 153. P. 643–651.

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. New York: Oxford University press, 2002. 466 p.

Iverson S. J., Arts M. T., Brett M. T., Kainz M. J. (eds.). Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination. In Lipids in aquatic ecosystems; Springer: NY, USA, 2009. P. 281–309.

Kattner G., Hirche H. J., Krause M. Spatial variability in lipid composition of calanoid copepods from Fram Strait, the Arctic // Marine Biology. 1989. N 102. P. 473–480.

Lund E. D., Sidell B. D. Neutral lipid compositions of Antarctic fish tissues may reflect use of fatty acyl substrates by catabolic systems // Marine Biology. 1992. N 112. P. 377–382.

Murzina A. S., Nefedova Z. A., Falk-Petersen S., Hop H. (eds.). Lipids in The daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // Polar biology. 2013a. N 36. P. 1619–1631.

Murzina A. S., Nefedova Z. A., Nemova N. N., Ripatti P. O., Pekkoeva S. N. Specific Fatty Acid status in the White sea Herring from Different Bays in the White sea in Regard to Ecological factors // BIONATURE. The Fourth International Conference on Bioenvironment, Biodiversity and Renewable Energies. 2013b. P. 9–12.

Petursdottir H., Gislason A., Falk-Petersen S. Lipid classes and fatty acid compositions of muscle, liver and skull oil in deep-sea redfish *Sebastes mentella* over the Reykjanes Ridge. Fish Biol. 2008. N 73. P. 2485–2496.

Robin J. H. Effect of diets containing η -linolenic acid on n-6 highly unsaturated fatty acid content of rotifer (*Brachionus plicatilis*) // Hydrobiologia. 1995. Vol. 26, N 3. P. 393–399.

Schuurmans Stekhoven F., Bonting S. L. Transport adenosine triphosphatases // Reviews in Physiol. 1981. N 61. P. 1–76.

Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in Teleost fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. Vol. 12, N 2. P. 107–182.

Viron C., Saunois A., Andre P., Perly B., Laffose M. Isolation and identification of unsaturated fatty acid methyl esters from marine micro-algae // Analytica Chimica Acta. 2000. N 409. P. 257–266.

Viso A. C., Marty J. C. Fatty acids from 28 marine microalgae // Phytochemistry. 1993. Vol. 34, N 6. P. 1521–1533.

Wold A., Leu E., Walkusz W., Falk-Petersen S. Lipids in copepodite stages of *Calanus glacialis* // Polar biology. 2007. Vol. 30, N 5. P. 655–658.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Пеккоева Светлана Николаевна

стажер-исследователь
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: pek-svetlana@mail.ru
тел.: 89535266012

Мурзина Светлана Александровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: murzina.svetlana@gmail.com
тел.: (8142) 571879

Pekkoeva, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: pek-svetlana@mail.ru
tel.: 89535266012

Murzina, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: murzina.svetlana@gmail.com
tel.: (8142) 571879

Нефедова Зинаида Анатольевна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: znefed@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Руоколайнен Татьяна Рудольфовна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: truok@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 571879

Рипатти Паули Онниевич

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ripatti@bio.krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Немова Нина Николаевна

директор, зав. лаб. экологической биохимии, главный
научный сотрудник, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Nefyodova, Zinaida

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: znefed@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Ruokolainen, Tatiana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: truok@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 571879

Ripatti, Pauli

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: ripatti@bio.krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Nemova, Nina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: nemova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 783615