

УДК 577.115.3: 591.524.1: 597.2/.5 (98)

## **ВЛИЯНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ (МАРКЕРОВ ПИЩЕВЫХ ИСТОЧНИКОВ РЫБ) НА МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ВЫСОКИХ ШИРОТ (Обзор)**

**С. А. Мурзина, З. А. Нефедова, Н. Н. Немова**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

В обзоре представлены собственные и литературные данные жирнокислотного состава липидов морских гидробионтов высоких широт, связанных пищевыми отношениями. Установлена отличительная особенность мальков от взрослых рыб люмпена (*Leptoclonus maculatus*) накапливать в течение короткого арктического лета в жировом мешке и мышцах специфические жирные кислоты в составе запасных липидов. Такое запасание энергетических липидов является отражением одного из физиолого-биохимических механизмов адаптации рыб, определяющих дальнейшую жизненную стратегию и оптимальное существование личинок люмпена в условиях Арктики.

**Ключевые слова:** жирные кислоты, липиды, биохимическая адаптация, морские гидробионты.

### **S. A. Murzina, Z. A. Nefyodova, N. N. Nemova. EFFECTS OF FATTY ACIDS (BIOMARKERS OF FOOD SOURCES) ON THE MECHANISMS OF FISH ADAPTATION IN HIGH LATITUDES**

The review summarizes both the authors' own and published data on the fatty acid composition of lipids in high latitude marine aquatic organisms connected by food relations. Special attention was paid to the content of specific fatty acids in *Leptoclonus maculatus* larvae, distinguishing them from adults. Fry accumulated specific fatty acids, derived from food over the short Arctic summer, in the neutral lipids stored in the lipid sac and muscles. The storage of energy lipids by larvae represents a physiological and biochemical mechanism of fish adaptation, which predetermines the life strategy and guarantees the survival of the larvae in the Arctic.

**Key words:** fatty acids, lipids, biochemical adaptation, marine aquatic organisms.

---

Исследования липидного состава организмов, связанных пищевыми отношениями, позволяют проследить пути трансформации и передвижения липидов и их жирнокислотных компонентов по звеньям пищевой цепи, а также определить значение организмов начальных трофических уровней в накоплении липидов. Пищевые цепи в пелагических морских

экосистемах берут начало от фитопланктона (первичных продуцентов), и далее передача и трансформация вещества и энергии осуществляется путем поглощения фитопланктона растительноядными организмами – зоопланктоном – рыбами – до млекопитающих более высоких трофических уровней [Falk-Petersen et al., 1990]. Основным источником, определяю-

щим спектр жирных кислот (ЖК) липидов рыб, является жирнокислотный состав организмов предыдущих трофических уровней [Graeve et al., 1997; Mayzaud et al., 2007]. Качественное и количественное содержание ЖК в тканевых липидах тех или иных видов рыб и их пищевых объектов зависит от ряда физиологических и трофо-экологических факторов среды.

Водные беспозвоночные составляют основную массу питания рыб и поставляют им незаменимые полиненасыщенные ЖК (ПНЖК), такие как линолевая, линоленовая и арахидоновая кислоты, а также отдельные мононенасыщенные ЖК (МНЖК), которые не могут синтезироваться в организме рыб *de novo* [Falk-Petersen et al., 2001]. Основную часть ПНЖК беспозвоночные зоопланктона (в частности, *Calanus* spp.) получают с триацилглицеринами (ТАГ) фитопланктона и переводят их в насыщенные, моноеновые ЖК и жирные спирты, которые депонируются в составе ТАГ и восковых эфиров в их теле [Sargent, Henderson, 1986]. Известно, что после полного расходования ТАГ зоопланктоном (в период голодания) в их организме активируются восковые липазы, в результате чего становится возможным потребление эфиров восков [Sargent et al., 1977; Lee et al., 2006]. В организме рыб эфиры восков, поступающие с зоопланктоном, могут вновь трансформироваться в ТАГ.

Длинноцепочечные мононенасыщенные ЖК и спирты (20:1(n-9) и 22:1(n-11)) синтезируются *de novo* только растительноядными видами *Calanus* (*Calanus glacialis*, *Calanus finmarchicus* и др.), поэтому их можно считать биомаркерами этих организмов [Falk-Petersen et al., 1990; Lee et al., 2006; Graeve et al., 2008]. Для морского зоопланктона незаменимыми считаются 20:5(n-3), 22:6(n-3) кислоты, которые они получают при питании фитопланктоном, и поэтому повышение транспорта энергии (в форме ЖК) от первичных продуцентов к консументам (молодь рыбы) может быть связано с высоким содержанием этих ЖК в фитопланктоне [Muller-Navarra, 2000; Møller, 2006]. В арктических водах в составе фитопланктона доминируют диатомовые водоросли и динофлагелляты. В первой группе водорослей жирные кислоты представлены, в основном, 16:1(n-7) и 20:5(n-3), во второй – 18:4(n-3) и 22:6(n-3) ПНЖК, которые являются биомаркерами этих водорослей [Kattner et al., 1989; Scott et al., 2000, 2002; Lee et al., 2006; Wold et al., 2007; Graeve et al., 2008]. Значительное количество этих кислот обычно накапливается в теле копепод при весеннем цветении фитопланктона [Kattner et al., 1989; Graeve et al., 2008]. Жирные кислоты по

пищевой цепи (фитопланктон – зоопланктон) поступают в организм рыб, где они депонируются до момента снижения биопродуктивности фитопланктона (осенью). Накопление специфических жирных кислот такой структуры является одной из главных особенностей рыб арктического региона.

У пелагических рыб синтез жирных кислот С20 и С22 не выявлен, поэтому считается, что в организм рыб они поступают только с пищей [Sargent et al., 1989; Falk-Petersen et al., 1990]. Показано, что рыбы и некоторые животные Арктики накапливают липиды в течение небольшого срока (несколько недель в году), чтобы поддерживать метаболические процессы на оптимальном уровне в течение продолжительного зимнего периода (Kosobokova, 1978; Mumm et al., 1998; Ashjian et al., 2003). Особенно это относится к депонированию и использованию запасных липидов – ТАГ и эфиров восков. Установлено, что в летний сезон у мальков люмпена из нескольких биотопов северо-западного Шпицбергена в мышцах и липидном мешке преобладали моноеновые ЖК (до 58 и 69 % суммы ЖК, соответственно), среди которых доминировали 20:1(n-9) и 22:1(n-11), а также 16:1(n-7) ЖК, причем уровень первой превалировал в мышцах, а второй – в липидном мешке [Мурзина, 2010]. Основным объектом питания мальков люмпена пятнистого являются растительноядные виды *Calanus*, в которых ЖК синтезируются *de novo* [Falk-Petersen et al., 1986b; Graeve et al., 2008]. Отличительной особенностью пелагических мальков люмпена является эффективное накопление (в течение короткого арктического лета) в жировом мешке и мышцах специфических ЖК 20:1(n-9) и 22:1(n-11) в составе ТАГ и восковых эфиров, что свидетельствует о биохимической адаптации на уровне этих специфических кислот. Следует заметить, что жировой мешок мальков – уникальное адаптивное образование тела, в котором накапливаются высокоэнергетические липидные компоненты пищи для последующего использования в течение долгой и продолжительной арктической зимы.

Моноеновые 20:1(n-9), 22:1(n-11) ЖК у мальков крайне слабо используются как структурные компоненты по сравнению с их запасной функцией из-за их физико-химических свойств. Включение этих ЖК в образование липидной матрицы сильно понижает жидкость мембраны вследствие более высокой температуры плавления кислот. В условиях Арктики при низкой температуре воды наличие данных ЖК в липидном бислое мембраны крайне невыгодно для организма малька [Купцова,

Caffrey, 1998]. Для тканей антарктических рыб показано, что моноеновые ЖК в составе ТАГ в первую очередь подвергаются окислению по сравнению с длинноцепочечными насыщенными ЖК, и их рассматривают как основной источник энергии в метаболических процессах [Sidell, 1991; Sidell et al., 1995; Sidell, Hazel, 2002]. Специфика окисления жирных кислот, которые входят в состав ТАГ жировой ткани рыб, сводится к их избирательному использованию в отдельные периоды жизни и при разных условиях среды. Как уже отмечалось, корреляция между температурой и жирнокислотным составом липидов проходит через всю пищевую цепь рыб и выражается в увеличении ненасыщенности липидов при более низких температурах [Cossins, Prosser, 1978; Falk-Petersen et al., 1990; Сущик, 2008; Velansky, Kostetsky, 2008]. Высокий уровень липидов у гидробионтов коррелирует с повышенным поступлением кислорода в клетку [Pörtner et al., 2005; Brodte et al., 2008]. Существенная доля пищевых ЖК поступает в запасные липиды – ТАГ или воска в неизменном виде, однако имеются некоторые характерные различия в составе ЖК у отдельных групп рыб, связанные в основном с разным спектром питания. Мальки люмпена из трех биотопов различались уровнем МНЖК в данных органах, что связано с разными биотическими и абиотическими условиями их поступления и расходования.

Пищевые объекты глубоководных гидробионтов по сравнению с пелагическими характеризуются неравномерным распределением. Иногда решающим может стать фактор их доступности. Донные виды рыб, в том числе люмпен пятнистый, отличаются особенностью максимально переваривать и усваивать компоненты, поступающие с пищей, для более полного получения энергии [Drazen et al., 2007] в связи с суровыми условиями среды – низкой температурой, пониженной освещенностью, коротким периодом пищевой обеспеченности. Ранее было показано, что основными объектами питания взрослых рыб семейства Стихеевые, к которому относится люмпен пятнистый, являются донные виды беспозвоночных (в основном, декаподы, полихеты *Phyllodoce groenlandica*, *P. citrine*) и донные литоральные водоросли [Markevich, 2004], а в питании молоди люмпена, в основном, присутствуют copepody *Calanus* spp. [Falk-Petersen et al., 1986b; Meyer Ottesen, pers. comm.]. Установлено, что ЖК 18:1(n-9), 18:1(n-7) и 16:1(n-7) – это маркеры для некоторых видов донных организмов: бактерии как один из компонентов донных осадков являются главным источником раз-

ветвленных n-1 моноеновых 18:1(n-9), 18:1(n-7) кислот, образующихся за счет элонгации 16:1(n-7) кислоты [Латышев и др., 2001]. Эти моноены от бактерий и фитопланктона по пищевой цепи переходят к декаподам и полихетам, которые являются основным источником питания взрослого донного люмпена [Sargent, Falk-Petersen, 1981]. Установлено, что у полихет преобладают МНЖК 18:1(n-7), 16:1(n-7), 20:1(n-11). Некоторые виды полихет (*Alvinella pompejana*, *A. caudata*) могут десатурировать и удлинять полученные из бактериальной пищи жирные кислоты (например, 18:1(n-7)) для синтеза эссенциальных ЖК (арахидоновой и эйкозапентаеновой), необходимых для организма [Phleger et al., 2005]. Кормовые объекты мальков и взрослого люмпена являются источником специфического состава ЖК. В жирнокислотном спектре мышц и липидном мешке пелагических мальков доминируют специфические ЖК 20:1(n-9), 20:1(n-7), 22:1(n-11), а в мышцах донных взрослых рыб – 18:1(n-9), 18:1(n-7) и 16:1(n-7) ЖК, что указывает на разные кормовые источники (в основном copepody и полихеты, соответственно). Таким образом, у люмпена пятнистого сформировался ряд биохимических адаптаций, одной из которых является запасание специфических ЖК для поддержания оптимального уровня липидного метаболизма в условиях Арктики.

Несмотря на неспособность синтезировать *de novo* высоконенасыщенные ЖК, рыбы могут преобразовывать их путем элонгации и десатурации (при активации ферментов). У пресноводных рыб, включая *Salmonidae*, в большей степени пищевые 18:2(n-6) и 18:3(n-3) кислоты превращаются в более длинноцепочечные 20:4(n-6), 20:5(n-3), 22:6(n-3) кислоты по сравнению с морскими рыбами [Sargent et al., 1995; Peng et al., 2003]. При этом пресноводные рыбы отличаются от морских более низким соотношением (n-3)/(n-6) ПНЖК [Сущик, 2008]. В пресной воде молодой лосось использует в пищу большое число беспозвоночных, богатых 18:2(n-6) и 18:3(n-3) кислотами, но с низким содержанием 20:5(n-3) и 22:6(n-3). В наших исследованиях установлено повышение уровня 20:4(n-6), 20:5(n-3) и 22:6(n-3) кислот у молоди лосося (пестряток 2+ и смолтов) по сравнению с пестрятками 1+, что связано с модификацией жирнокислотного состава пресноводного типа на морской [Pavlov et al., 2009]. Обычно это происходит при подготовке к скату в море [Peng et al., 2003]. Известно, что смолты имеют повышенный уровень длинноцепочечных ПНЖК, что типично для морских рыб [Sheridan et al., 1985; Ogata, Murai, 1989]. Жирные

кислоты, несмотря на высокую вариабельность, находятся под контролем генетической программы [Крепс, 1981]. После миграции лосося в море рацион питания сменяется на другие виды беспозвоночных, которые богаты 20:5(n-3) и 22:6(n-3) кислотами [Bell et al., 2001]. Смена рациона питания лососевых рыб при миграции в море влияет на биохимические показатели, в том числе жирнокислотный состав, что можно рассматривать как мобилизацию адаптивных реакций организма для нормального существования рыбы в новых условиях среды.

Из литературы известно, что в условиях низких температур у холодноводных рыб в составе отдельных ФЛ повышается уровень моноеновых 18:1 ЖК, что указывает на их важную роль при температурных адаптациях [Забелинский и др., 1995]. Как показано в других исследованиях, низкая температура среды способствует увеличению степени ненасыщенности липидов, в частности – 22:6(n-3) ЖК в местах локализации мембраносвязанных ферментов. Включение этой кислоты в мембраны представляет один из основных способов быстрого реагирования на любое изменение окружающей температуры и стабилизации липид-белковых взаимодействий в биомембранах жизненно важных систем в течение непродолжительного периода [Рабинович, Рипатти, 1990; Рабинович, 2008].

Имеются сведения, что с увеличением глубины обитания рыб повышается относительное содержание 18:1 ЖК в составе липидов (главным образом ТАГ и ВЭФ), а также показатель соотношения моноеновых и полиеновых ЖК [Лапин, Шатуновский, 1981; Petursdottir et al., 2008], что подтверждается и нашим исследованием [Мурзина, 2010]. В мышцах и печени люмпена пятнистого из биотопов, где были отмечены наибольшие глубины, уровень 18:1(n-9) ЖК был достоверно выше (в 1,5 раза), чем у таковых из биотопов с меньшими глубинами. Также установлены вариации в отношении и других моноеновых ЖК (16:1(n-7), 18:1(n-7)). Изменение спектров МНЖК в органах донного люмпена, возможно, связано с влиянием комплекса факторов: абиотических – повышенное давление, малая освещенность, особенности газового режима и солености; биотических – качественный и количественный состав пищевых объектов, их доступность. Однако ведущим из них, по нашему мнению, является пищевой фактор.

Рядом исследователей показано, что рыбы холодных вод содержат больше кислот семейства (n-3), которые удовлетворяют их потреб-

ность в незаменимых жирных кислотах в большей степени, чем (n-6) и (n-9) жирные кислоты, уровень которых больше у рыб из теплых вод [Cejas et al., 2004; Villalta et al., 2008]. В исследованных органах взрослого люмпена среди основных полиеновых ЖК семейства (n-3) преобладали две кислоты семейства (n-3) – 22:6(n-3) и 20:5(n-3) [Мурзина, 2010], которые являются для морских гидробионтов эссенциальными и поступают с пищей, обеспечивая адапционные функции клеткам [Забелинский и др., 1995]. При этом установлено, что уровень 20:5(n-3) и 22:6(n-3) ЖК был выше в мышцах, печени и гонадах взрослого люмпена из биотопов с более низкой температурой, повышенной соленостью и давлением [Мурзина, 2010]. Согласно ряду работ [Рабинович, Рипатти, 1994; Рабинович, 2008], одна из основных функций 22:6(n-3) и других ПНЖК состоит в термостабилизации «липидной рубашки» встроенных в мембрану ферментов, способствующей поддержанию условий их оптимального функционирования. В некоторых исследованиях показано, что уровень 22:6(n-3) ЖК в гонадах рыб в меньшей степени зависит от ЖК состава пищи, а связан в основном с развитием ооцитов [Castell, Baghen, 1979; Castell et al., 1994]. В литературе имеются сведения о тесной корреляции между содержанием 22:6(n-3) в липидах половых продуктов производителей и выживаемостью развивающейся икры и личинок рыб [Kaitaranta, Linko, 1984; Tocher, 2003].

Другим фактором, влияющим на уровень ПНЖК в липидах рыб, является естественная подвижность рыб, причем воздействие его менее значительно, чем температурные вариации [Крепс, 1981; Шульман, Юнева, 1990; Kanazava, 1997]. По мнению этих авторов, самой метаболически активной из полиеновых кислот является докозагексаеновая 22:6(n-3) ЖК, ее называют «кислотой адаптации». Увеличение количества 22:6(n-3) ЖК в липидах мышц рыб некоторые ученые связывают с усилением двигательной активности [Крепс, 1981; Шульман, Яковлева, 1983; Забелинский и др., 1995]. Например, повышенное содержание 22:6(n-3) кислоты отмечено у тунцов и летучих рыб (до 20,8 % от суммы ЖК), а также в мышцах скумбриевых [Zaboukas et al., 2006], обладающих высокой двигательной активностью. У молоди люмпена *Leptoclinus maculatus* из разных фьордов в мышцах установлен относительно высокий уровень 22:6(n-3), а также 20:5(n-3), по сравнению с другими ПНЖК, что, возможно, связано с их повышенной двигательной активностью в условиях специфического гидрологического режима акваторий (течение, глубина)

[Мурзина, 2010]. У менее подвижных форм (морские угри, угольная рыба, скорпена, палтус) доля 22:6(n-3) кислоты не превышала 5,8–7,8 % суммы ЖК [Шульман, Юнева, 1990]. В литературе показано также влияние солености и давления на содержание 22:6(n-3) кислоты у рыб [Daikoku et al., 1982; Leray et al., 1984]. Воздействие второго фактора на спектр ЖК, в основном, испытывают глубоководные рыбы, совершающие вертикальные миграции в толще воды. Известно, что пелагические и глубоководные рыбы различаются качеством запасных липидов, которые накапливаются в теле этих рыб, так, пелагические рыбы аккумулируют ТАГ, а донные рыбы – преимущественно восковые эфиры [Falk-Petersen et al., 1986a]. В литературе имеются данные о накоплении значительного количества пищевых 22:6(n-3) ЖК (25–30 % суммы ЖК), а также 20:5(n-3) в мышцах окуня-клювача *Sebastes mentella*, одного из самых глубоководных видов рыб Северной Атлантики. Эти кислоты поступают в составе ТАГ фитопланктона и в организме окуня-клювача аккумулируются ТАГ мышц [Petursdottir et al., 2008]. Эти авторы также отмечают, что долгоживущие рыбы (*Sebastes mentella*) с возрастом накапливают 22:6(n-3) ЖК. В более ранних работах было показано, что с возрастом у рыб происходит накопление нейтральных липидов и повышается уровень длинноцепочечных ПНЖК [Пашкова, Попова, 1970]. В своих исследованиях мы установили повышение уровня 22:6(n-3) кислоты в ФЛ мышц взрослых люмпенов из биотопов с большими глубинами, соленостью и влиянием течений. Эти изменения могут быть направлены на регуляцию вязкости биомембраны и, соответственно, функциональную активность мембраносвязанных ферментов [Шульман, Юнева, 1990]. Также показано, что 22:6(n-3) и 20:4(n-6) кислоты играют существенную роль в регуляции активности нервных клеток, в формировании зрительной системы у рыб, при их дефиците наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях [Bell et al., 1995; Hwang, 2000]. Например, малькам люмпена, обитающим в поверхностных слоях, очень важно быстро реагировать на вероятное приближения хищников, осуществлять поиск пищи, а также ориентировать свое тело в условиях течения и ледового покрова. При этом в условиях высокой солености повышается и уровень 20:4(n-6) ЖК, которая является предшественником биологически активных метаболитов – эйкозаноидов и простагландинов, влияющих на гормональный уровень организма [Гершанович и др., 1991; Сергеева, Варфоломеева, 2006]. Основным путем, обеспечи-

вающим организм арахидоновой 20:4(n-6) кислотой, является ее биосинтез из алиментарного предшественника линолевой 18:2(n-6) кислоты в реакциях элонгации и десатурации. Эффективность этого биосинтеза зависит от количества 18:2(n-6) кислоты в пищевых объектах и от активности участвующих в десатурации и элонгации ферментов [Крутецкая, Лебедев, 1993; Tocher, 2003].

Таким образом, изменение спектров жирных кислот – их качественное и количественное содержание в липидах рыб и их пищевых объектах высоких широт – может быть вызвано рядом факторов: абиотических (температурой, фотопериодом, давлением, соленостью, течением, топографическими особенностями дна), биотических (видовым составом, количеством и доступностью пищи), физиологических (стадией развития, двигательной активностью и др.), степень воздействия которых может различаться в онтогенезе. Среди прочих экологических факторов качественный состав пищи является ведущим параметром, определяющим жирнокислотный состав липидов гидробионтов высших трофических уровней. Специфичность состава жирных кислот – пример компенсаторной адаптации в условиях изменяющихся факторов среды, обеспечивающей нормальную работу всех метаболических процессов. При этом действие факторов среды на организм ослабляется.

Изучение биохимии люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* североатлантических и арктических вод проводилось в рамках программы «Ice Edge Programme», которая была поддержана компанией Statoil, the Statoil-ARCTOS Arctic Research Programme (SAARP), а также the University Centre in Svalbard, Norwegian Polar Institute и Scottish Association for Marine Science. Работа поддержана Программой Президента РФ «Ведущие научные школы» (проект НШ – 1642.2012.4), Программой Президента РФ для государственной поддержки молодых российских ученых – кандидатов наук (проект МК – 666.2011.4), РФФИ № 11-04-00167\_a.

## Литература

- Гершанович А. Д., Лапин В. И., Шатуновский М. И. Особенности обмена липидов у рыб // Усп. соврем. биологии. 1991. Т. 3, № 2. С. 207–219.
- Забелинский С. А., Чеботарева М. А., Бровцына Н. Б., Кривченко А. И. Об «адаптационной специализации» состава и конформационных состояний жирных кислот в мембранных липидах жабр рыб // Журн. эволюц. биохим. физиол. 1995. Т. 31, № 1. С. 28–37.

Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов / Ред. Е. М. Крепс. Л.: Наука, 1981. 339 с.

Крутецкая З. И., Лебедев О. Е. Арахидоновая кислота и ее продукты: пути образования и метаболизма в клетках // Цитология. 1993. Т. 35, № 11/12. С. 3–27.

Лапин В. И., Шатуновский М. И. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб // Усп. соврем. биологии. 1981. Т. 92, № 6. С. 380–394.

Латышев Н. А., Хардин А. С., Кияшко С. И. Жирные кислоты как маркеры пищевых источников морских звезд // Докл. АН. 2001. Т. 380, № 5. С. 1–3.

Мурзина С. А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* северо-западного побережья о. Шпицберген: Дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2010. С. 184.

Пашкова А. А., Попова Л. Я. Липиды и липидный обмен в онтогенезе // Молекулярные и функциональные основы онтогенеза. М.: Наука, 1970. С. 16–21.

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., Рипатти П. О. О конформационных свойствах и функциях докозагексаеновой кислоты // Докл. АН СССР. 1990. Т. 314, № 3. С. 752–756.

Рабинович А. Л., Рипатти П. О. Полиненасыщенные углеводородные цепи липидов: структура, свойства, функции // Усп. соврем. биологии. 1994. Т. 114, вып. 5. С. 581–594.

Сергеева М. Г., Варфоломеева А. Т. Каскад арахидоновой кислоты. М.: Народное образование, 2006. 256 с.

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

Шульман Г. Е., Юнева Т. В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб (обзор) // Экол. физиол. биохим. вод. жив. 1990. Т. 26, № 4. С. 43–51.

Шульман Г. Е., Яковлева К. К. Гексаеновая кислота и естественная подвижность рыб // Журн. общей биол. 1983. Т. 44, № 4. С. 529–540.

Ashjian C. J., Campbell R. G., Welch H. T. et al. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean // Deep-Sea Res. PT 1. 2003. Vol. 50. P. 1235–1261.

Bell M. V., Batty R. S., Dick J. R. et al. Dietary deficiency of docosahexaenoic acid impairs at low light intensities in juvenile herring (*Clupea harengus* L.) // Lipids. 1995. Vol. 30, N 5. P. 443–449.

Bell M. V., Dick J. R., Porter A. E. A. Biosynthesis and tissue deposition of docosahexaenoic acid (22:6n-3) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Lipids. 2001. Vol. 36, N 10. P. 1153–1159.

Brodte E., Graeve M., Jacob U. et al. Temperature-dependent lipid levels and components in polar and temperate eelpout (Zoarcidae) fish // Physiol. Biochem. 2008. Vol. 34. P. 261–274.

Castell J. D., Bell J. G., Tocher D. R., Sargent J. R. Effects of purified diets containing different combinations of arachidonic and docosahexaenoic acid on survival, growth and fatty acid composition of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*) // Aquaculture. 1994. Vol. 128. P. 315–333.

Castell J. D., Boghen A. Fatty acid metabolism in juvenile lobsters (*Homarus americanus*) fed a diet low in methionine and histidine // Proc. 10<sup>th</sup> Ann. Workshop. World Maricult. Soc. 1979. 10. P. 720–727.

Cejas J. R., Almansa E., Jerez S. et al. Changes in lipid class and fatty acid composition during development in white seabream (*Diplodus sargus*) eggs and larvae // Comp. Biochem. Physiol. Part B. 2004. Vol. 139. P. 209–216.

Cossins A. R., Prosser C. L. Evolutionary adaptation of membranes to temperature // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1978. Vol. 75, N 4. P. 2040–2043.

Daikoku T., Yano I., Masuf M. Lipid and fatty acid composition and their changes in the different organs and tissues of guppy *Pocellia reticulata* on sea water adaptation // Comp. Biochem. Physiol. 1982. Vol. 73A, N 2. P. 167–174.

Drazen J. C., Reisenbichler K. R., Robison B. H. A comparison of absorption and assimilation efficiencies between four species of shallow- and deep-living fishes // Mar. Biol. 2007. Vol. 151, N 4. P. 1551–1558.

Falk-Petersen I. B., Falk-Petersen S., Sargent J. R. Nature, Origin and Possible Roles of Lipid Deposits in *Maurollicus muelleri* (Gmelin) and *Benthosema glaciale* (Reinhart) from Ullsfjorden, Northern Norway // Polar Biol. 1986a. Vol. 5, N 4. P. 235–240.

Falk-Petersen S., Falk-Petersen I. B., Sargent J. R. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish *Lumpenus maculatus* FRIES // Sarsia. 1986b. Vol. 71, N 1. P. 1–6.

Falk-Petersen S., Hopkins C. C. E., Sargent J. R. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Proc. 24<sup>th</sup> Europ. Mar. Biol. Symp. 1990. P. 315–333.

Falk-Petersen S., Sargent J. R., Kwasniewski S. et al. Lipids and fatty acids in *Clione limacina* and *Limacina helicina* in Svalbard waters and the Arctic Ocean: Trophic implications // Polar Biol. 2001. Vol. 24, N 3. P. 163–170.

Graeve M., Kattner G., Piepenburg D. Lipids in Arctic benthos: does the fatty acid and alcohol composition reflect feeding and trophic interactions? // Polar Biol. 1997. Vol. 18, N 1. P. 53–61.

Graeve M., Lundberg M., Boer M. et al. The fate of dietary lipids in the Arctic ctenophore *Mertensia ovum* (Fabricius 1780) // Mar. Biol. 2008. Vol. 153, N 4. P. 643–651.

Hwang D. Fatty acids and immune responses – a new perspective in searching for clues to mechanisms // Annu. Rev. Nutr. 2000. Vol. 20. P. 431–456.

Kaitaranta J. K., Linko R. R. Fatty acids in the roe lipids of common food fishes // Comp. Biochem. Physiol. 1984. Vol. 79B, N 3. P. 331–334.

Kanazawa A. Effects of docosahexaenoic acid and phospholipids on stress tolerance of fish // Aquaculture. 1997. Vol. 155, N 1–4. P. 129–134.

- Kattner G., Hirche H. J., Krause M. Spatial variability in lipid composition of calanoid copepods from Fram Strait, the Arctic // *Mar. Biol.* 1989. Vol. 102, N 4. P. 473–480.
- Kosobokova K. N. Diurnal vertical distribution of *Calanus hyperboreus* Kroyer and *Calanus glacialis* Jaschnov in the Central Polar basin // *Oceanology.* 1978. Vol. 18. P. 476–480.
- Koynova R., Caffrey M. Phases and phase transitions of the phosphatidylcholines // *Biochim. et Biophys. Acta.* 1998. Vol. 1376. P. 91–145.
- Lee R. F., Hagen W., Kattner G. Lipid storage in marine zooplankton // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2006. Vol. 307. P. 273–306.
- Leray C., Chapelia S., Duportail G., Florentz A. Changes in fluidity and 22:6(n-3) content in phospholipids of trout in testinal brush-border membrane as related to environmental salinity // *Biochim. et Biophys. Acta: Biomembranes.* 1984. Vol. 778 (M124), N 2. P. 233–238.
- Markevich A. I. Pattern of night activity in the Prickleback fish *Enrogrammus hexagrammus* // *Russ. J. Mar. Biol.* 2004. Vol. 30, N 3. P. 204–208.
- Mayzaud P., Boutoute M., Perissinotto R., Nichols P. Polar and Neutral Lipid Composition in the Pelagic Tunicate *Pyrosoma atlanticum* // *Lipids.* 2007. Vol. 42, N 7. P. 647–657.
- Møller P. Lipids and stable isotopes in marine food webs in West Greenland. Trophic relations and health implications. PhD thesis. Tromsø, 2006. 216 p.
- Muller-Navarra D. C., Brett M. T., Liston A. M., Goldman C. R. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers // *Nature.* 2000. Vol. 403. P. 74–77.
- Mumm N., Auel H., Hanssen H. et al. Breaking the ice: large-scale distribution of mesozooplankton after a decade of arctic and transpolar cruises // *Polar Biol.* 1998. Vol. 20. P. 189–197.
- Ogata H., Murai T. Effects of dietary fatty acid composition on growth and smolting of underyearling Masu salmon, *Oncorhynchus masu* // *Aquaculture.* 1989. Vol. 82, N 1–4. P. 181–190.
- Pavlov D. S., Nefedova Z. A., Veselov A. E. et al. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the Varzuga river // *J. Ichthyol.* 2009. Vol. 49, N 11. P. 1073–1080.
- Peng J., Larondelle Y., Pham D. et al. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry // *Comp. Biochem. Phys. B.* 2003. Vol. 134. P. 335–348.
- 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 // *J. Fish Biol.* 2008. Vol. 73, N 10. P. 2485–2496.
- Phleger C. F., Nelson M. M., Groce A. K. et al. Lipids, fatty acid and sterol composition of the deep sea hydrothermal vent polychaete annelids – *Alvinella pompejana*, *A. caudate*, *Paralvinella grasslei* and *Hesiolyra bergii* // *Deep sea Res. PT I.* 2005. Vol. 52. P. 2333–2352.
- Pörtner H.-O., Lucassen M., Storch D. Metabolic biochemistry: Its role in thermal tolerance and in the capacities of physiological and ecological function / Eds. Steffensen J. F., Farrell A. P., Hoar W. S. et al. San Diego: Elsevier/Academic Press, 2005. P. 79–154.
- Sargent J. R., Falk-Petersen S. Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway: Lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa raschi* and *T. inermis* during mid-water // *Mar. Biol.* 1981. Vol. 62, N 2–3. P. 131–137.
- Sargent J. R., Henderson R. J. Lipids // Eds. E. D. S. Corner, S. O'Hara. *Biological chemistry of marine copepods.* Oxford: University Press, 1986. P. 59–108.
- Sargent J. R., Gatten R. R., Corner E. D. S., Kilvington C. C. On the nutrition and metabolism of zooplankton. XI. Lipids in *Calanus helgolandicus* grazing *Biddulphia sinensis* // *J. Mar. Biol. Ass. UK* 57. P. 525–533.
- Sargent J. R., Henderson J. R., Tocher D. R. The Lipids // Ed. J. E. Halver. *Fish Nutrition.* N. Y.: Acad. Press, 1989. P. 154–218.
- Sargent J. R., Bell J. G., Bell M. V. et al. Dietary origins and functions of long-chain (n-3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // *J. Mar. Biotechnol.* 1995. Vol. 3. P. 26–28.
- Scott C. L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S. et al. Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard // *Polar Biol.* 2000. Vol. 23, N 7. P. 510–516.
- Scott C. L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S. et al. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002. Vol. 235. P. 127–134.
- Sheridan M. A., Allen W. V., Kersteller T. H. Changes in the fatty acid composition of steelhead trout *Salmo gairdneri* Richardson associated with parr smolt transformation // *Comp. Biochem. Physiol.* 1985. N 80 B. P. 671–676.
- Sidell B. D. Physiological roles of high lipid content in Tissues of Antarctic fish species // Eds. G. di Prisco, B. Maresca, B. Tota. *Biology of Antarctic fish.* N. Y.; Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1991. P. 220–231.
- Sidell B. D., Hazel J. R. Triacylglycerol lipase actives in tissue of Antarctic fishes // *Polar Biol.* 2002. Vol. 25, N 7. P. 517–522.
- Sidell B. D., Crockett E. L., Driedzic W. R. Antarctic fish preferentially catabolize monoenoic fatty acids // *J. Expt. Zool.* 1995. Vol. 271, N 2. P. 73–81.
- 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.
- Velansky P. V., Kostetsky E. Ya. Lipids of marine cold-water fishes // *Russ. J. Mar. Biol.* 2008. Vol. 34, N 1. P. 51–56.
- Villalta M., Estevez A., Bransden M. P., Bell J. G. Effects of dietary eicosapentaenoic acid on growth, survival, pigmentation and fatty acid composition in

Senegal sole (*Solea senegalensis*) larvae during the *Artemia* feeding period // *Aquacul. Nutr.* 2008. Vol. 14, N 4. P. 232–241.

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

Zaboukas N., Miliou H., Megalofonou P., Moraitou-Apostolopoulou M. Biochemical composition of the Atlantic bonito *Sarda sarda* the Aegean Sea (eastern Mediterranean Sea) in different stages of sexual maturity // *J. Fish Biol.* 2006. Vol. 69. P. 347–362.

#### **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

##### **Мурзина Светлана Александровна**

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

##### **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

##### **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

##### **Немова Нина Николаевна**

директор ИБ КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 783615

##### **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