

СРАВНИТЕЛЬНАЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ БИОХИМИЯ

УДК 577.115.3:591.351:597.556.33(481-922.1)

**ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ
СТРУКТУРНЫХ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ЛИПИДОВ МЫШЦ
МОЛОДИ ЛЮМПЕНА ПЯТНИСТОГО *LEPTOCLINUS MACULATUS* (FRIES, 1838)
ИЗ КОНГСФЬОРДА (АРХИПЕЛАГ ШПИЦБЕРГЕН)**

© 2019 г. С. Н. Пеккоева^{1,*}, С. А. Мурзина¹, З. А. Нефедова¹,
S. Falk-Petersen^{2,3}, J. Berge^{3,4,5}, O. J. Lønne⁴, Н. Н. Немова¹

¹ Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”,
г. Петрозаводск, Россия

² Akvaplan-niva AS, Fram Centre, N-9296, Tromsø, Norway

³ UiT The Arctic University of Norway, Department of Arctic and Marine Biology, Norway

⁴ The University Centre in Svalbard, Longyearbyen, Norway

⁵ Norwegian University of Science and Technology, Centre for Autonomous Marine Operations and Systems, Tromsø, Norway

*e-mail: pek-svetlana@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2018 г.

После доработки 26.09.2018 г.

Принята к публикации 04.02.2019 г.

Исследован жирнокислотный состав структурных (фосфолипидов) и энергетических (триацилглицеринов) липидов мышц молоди люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* из залива Конгсфьорд акватории арх. Шпицберген. Показан высокий уровень мононенасыщенных жирных кислот за счет 20:1 ω -9 и 22:1 ω -11 в составе триацилглицеринов мышц люмпена со стадии развития L2. Полиненасыщенные жирные кислоты преобладают в составе фосфолипидов, за счет ω -3 семейства, среди которых доминируют эйкозапентаеновая и докозагексаеновая жирные кислоты. Установлено, что индекс соотношения $\Sigma\omega$ -3/ $\Sigma\omega$ -6 полиненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах в 2 раза выше, чем в триацилглицеринах (9.7 vs 4.1). Жирнокислотный профиль личинок L1 стадии характеризовался выраженной спецификой — наиболее высоким содержанием насыщенных жирных кислот за счет 16:0, а также доминированием среди моноеновых жирных кислот 18:1 ω -9 кислоты. Результаты исследования демонстрируют возрастную специфику состава жирных кислот в фосфолипидах и триацилглицеринах в мышцах люмпена, определяющую их функциональное значение, и отражают как особенности питания, так и физиологическое состояние молоди люмпена на разных стадиях развития в условиях Арктики.

Ключевые слова: молодь, люмпен пятнистый, раннее развитие, Арктика, липиды, жирные кислоты

DOI: 10.1134/S0044452919020086

ВВЕДЕНИЕ

Известно [1], что “никакое эволюционное исследование не может развиваться в отрыве от экологии, в отрыве от изучения среды”. Люмпен пятнистый *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) — экологически важный представитель арктическо-бореальной ихтиофауны. Этот вид — один из наиболее древних в семействе Стихеевых, которые перешли около 54.3 млн. лет назад с побережья северо-западной части Тихого океана в Северный Ледовитый океан [2]. В работе С.В. Туранова (2013) [3] представлено примерное направление филогении люмпеновых от предковой до наиболее современной формы: *Leptoclinus maculatus* → *Xenolumpenus longipterus* → *Anisarchus medius* → *Lumpenel-*

la longirostris → *Lumpenus* → *Acantholumpenus mackayi*. Раннее развитие и онтогенез люмпена пятнистого проходят под воздействием комплекса экологических факторов среды, зачастую экстремальных (низких температур, особенного фотопериода и др.), однако было показано, что этот вид хорошо адаптирован к росту и развитию в таких условиях [4–8]. Кроме того, в современных условиях изменения климата *L. maculatus* рассматривается как один из индикаторных видов в морских экосистемах северного полушария [8, 9]. Он является промежуточным звеном в трофических арктических цепях, участвуя в потоке веществ и энергии от продуцентов (фитопланктона) к консументам более высокого порядка [4, 7, 10].

Липидный статус — комплексный индикатор физиологического состояния гидробионтов на разных стадиях развития [11], при этом его отдельные показатели и/или группа параметров и соотношений отражают результаты сложных и взаимосвязанных биохимических процессов таких как, например, использование энергии организмом, и пути ее переноса внутри экосистемы в целом, определяя количественные и качественные пищевые взаимосвязи. Следует отметить, что липидный и жирнокислотный (ЖК) состав, его биологическая роль в организме ключевых видов морских приполярных экосистем все еще исследованы недостаточно [4–8, 12–14].

В настоящей работе впервые проведено исследование ЖК состава структурных — фосфолипидов и запасных липидов — триацилглицеринов в мышцах молоди люмпена пятнистого из Конгсфьорда в зимний период. Эти исследования являются продолжением и развитием работ по липидному составу люмпена, результаты которых представлены, в основном, в наших работах [4–8, 12].

Изучение динамики содержания как структурных, так и энергетических липидов и ЖК в мышцах люмпена пятнистого в процессе постэмбрионального развития представляет интерес для понимания особенностей обмена липидов, адаптивных возможностей арктических рыб в раннем онтогенезе. Кроме того, некоторые результаты исследования позволяют проследить пути трансформации и перемещения отдельных классов липидов по звеньям трофической цепи в морских экосистемах высоких широт.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор проб проводили в ходе экспедиции “Marine Night field campaign 2014” на научном судне “Helmer Hanssen” (UiT Арктический университет Норвегии) в Конгсфьорде 78°57′ с.ш. 11°56′ в.д. арх. Шпицберген (Норвегия). Молодь люмпена пятнистого отлавливали сетью “МІК”, пелагическим и донным травами в зависимости от стадии развития. Материалом для исследования были мышцы (тушки) молоди люмпена пятнистого стадий развития L1, L2, L3, L4, L4*, L5, которые различаются по возрасту, морфофизиологическим характеристикам (длине, весу, окраске и пигментации тела, наличию и состоянию липидного мешка). Кроме того, молодь люмпена разделяется по принадлежности к экологическим группам (пелагическая — (L1–L3), “переходная” (L4, L4*), придонная (L5)) [7, 8, 15].

Экстракцию липидов проводили по методу Дж. Фолка [16] смесью хлороформ: метанола (2:1 по объему). Фракционирование суммарных липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии на пластинках “Silufol” в системе раствори-

телей: петролейный эфир:серный эфир:уксусная кислота (90:10:1 по объему). Выделенные липиды подвергали прямому метанолизу [17]. Определение ЖК спектра общих липидов проводили методом газожидкостной хроматографии. Полученные метиловые эфиры ЖК разделяли на хроматографе “Хроматэк — Кристалл-5000.2” (Россия) с капиллярными колонками Zebtron FFAP. В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую ЖК (22:0) (“Sigma Aldrich”, США). Обработку хроматограмм проводили с помощью компьютерной программы “Хроматек Аналитик” (ЗАО “Хроматек”, Россия). Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования “Карельский научный центр Российской академии наук”. Результаты экспериментов были обработаны с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgraphics 2.5. Достоверность различий ($p \leq 0.05$) между липидными показателями оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и непараметрического критерия U Уилкоксона–Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа жирнокислотного состава фосфолипидов (ФЛ) и триацилглицеринов (ТАГ) мышц молоди люмпена на стадиях развития L1, L2, L3, L4, L4*, L5 представлены в табл. 1, 2.

Показано, что в составе ФЛ мышц молоди люмпена L2–L5 преобладают полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) (41.3–53.8% суммы ЖК). Доминирование ПНЖК установлено и у молоди других холодноводных морских рыб: для личинок пикши (51–55%), обитающей в северных акваториях Атлантического и Северного Ледовитого океана [18], для молоди шиповатой белокровки *Chionodraco hamatus*, антарктической серебрянки *Pleurogramma antarcticum* (36% суммы ЖК), обитающих на шельфе морей Антарктиды (45–46% суммы ЖК) [14]. ПНЖК являются незаменимыми компонентами ФЛ биомембран всех живых организмов, которые, наряду с другими липидами биомембран, создают специфическое микроокружение для мембраносвязанных белков, участвуют в регуляции активности ферментов, обеспечивают их функционирование в условиях низких температур [19, 20]. В работе Дж. Боливара и соавт. освещены механизмы потенциальной модуляции липидами нейротензинового — GPCRs — рецептора, сопряженного с G-белками [20]. Известно, что липидная среда имеет решающее значение для функционирования родопсина [21].

По количественному содержанию в ФЛ мышц преобладали ПНЖК ω -3 семейства (до 48% суммы ЖК) (таблица 1, 2). Среди них основной вклад вносят эссенциальные докозагексаеновая 22:6 ω -3

Таблица 1. Содержание некоторых жирных кислот в фосфолипидах мышц молоди люмпена пятнистого

Жирные кислоты	Стадия развития					
	L1	L2	L3	L4	L4*	L5
<i>n</i>	6	30	40	30	12	17
16:0	30.3 ± 0.1	18.0 ± 0.2 ^a	22.2 ± 0.4 ^b	21.6 ± 0.5 ^b	16.4 ± 0.4	16.0 ± 0.6
18:0	7.9 ± 0.1	2.3 ± 0.1 ^a	3.5 ± 0.3 ^{ab}	4.7 ± 0.3	3.9 ± 0.1 ^a	4.5 ± 0.2
Σ НЖК	45.5 ± 0.1	24.2 ± 0.4	31.1 ± 0.7 ^b	34.3 ± 1.3	26.9 ± 0.7	29.5 ± 1.5
18:1ω-9	11.8 ± 0.1	7.8 ± 0.1	8.2 ± 0.3	8.6 ± 0.2	7.1 ± 0.2	7.8 ± 0.3
20:1ω-9	1.0 ± 0.1	6.2 ± 0.8 ^a	7.6 ± 0.4	9.0 ± 0.7	9.0 ± 0.6	8.9 ± 1.0
22:1ω-11	0.6 ± 0.1	1.6 ± 0.1 ^a	1.5 ± 0.1	2.8 ± 0.6	4.5 ± 0.9	4.6 ± 1.0
Σ МНЖК	19.0 ± 0.1	21.9 ± 1.2	24.3 ± 0.8	28.6 ± 1.7	27.8 ± 1.4	29.3 ± 1.9
18:2ω-6	1.4 ± 0.1	2.2 ± 0.1	2.3 ± 0.1	2.1 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.7 ± 0.1
20:4ω-6	1.0 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.1	0.9 ± 0.1	1.2 ± 0.3
Σ ω-6 ПНЖК	6.8 ± 0.1	5.0 ± 0.3	4.3 ± 0.1	4.3 ± 0.2	4.9 ± 0.3	5.3 ± 0.4
18:3ω-3	0.3 ± 0.1	0.7 ± 0.1 ^a	0.7 ± 0.1 ^a	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.4 ± 0.1
18:4ω-3	0.3 ± 0.1	1.9 ± 0.1 ^a	2.0 ± 0.1 ^a	1.7 ± 0.2 ^a	2.0 ± 0.2 ^a	1.5 ± 0.2 ^a
20:5ω-3	8.7 ± 0.2	18.6 ± 0.5 ^a	14.3 ± 0.7 ^b	10.2 ± 1.2	12.8 ± 0.4	11.2 ± 1.1
22:6ω-3	15.8 ± 0.1	25.1 ± 0.7 ^a	20.7 ± 0.7	14.7 ± 1.6	19.4 ± 0.5	16.3 ± 1.4
Σ ω-3 ПНЖК	26.7 ± 0.1	48.0 ± 0.6 ^a	39.3 ± 1.4 ^{ab}	28.8 ± 3.1	36.7 ± 0.9 ^c	31.7 ± 2.6
Σ ПНЖК	35.4 ± 0.1	53.8 ± 0.9 ^a	44.6 ± 1.3	37.1 ± 2.8	45.3 ± 1.0	41.3 ± 2.3
Σω-3/Σω-6 ПНЖК	4.0 ± 0.1	9.7 ± 0.5 ^a	9.3 ± 0.5	6.6 ± 0.7	7.8 ± 0.5	6.3 ± 0.6

(ДГК) (15.8–25.1% суммы ЖК) и 20:5ω-3 эйкозапентаеновая (ЭПК) (8.7–18.6% суммы ЖК) кислоты, которые наряду с арахидоновой кислотой 20:4ω-6, из семейства ω-6, являются необходимыми компонентами ФЛ биомембран большинства тканей организма. ПНЖК, в частности, 22:6ω-3 и 20:5ω-3 ЖК являются необходимыми для нормального развития личинок рыб [13, 22]. У многих морских рыб биосинтез этих кислот не происходит или скорость их синтеза недостаточна для удовлетворения физиологических потребностей организма, поэтому считается, что их количество определяется качеством кормовых объектов [23]. Фитопланктон является основным источником эссенциальных ПНЖК в водных экосистемах [22, 24]. Известно, что высокая концентрация таких ЖК, как 22:6ω-3, 18:1ω-9, 18:4ω-3, 18:5ω-3 в динофитовых водорослях считается для них биомаркерной, а 16:0, 20:5ω-3, 16:1ω-7 — для диатомовых [24]. Анализ содержания биомаркерных ЖК в организме гидробионтов, в том числе рыб, позволяет отследить передачу вещества и энергии по трофическим цепям морской экосистемы, оценить качество среды обитания [10].

Известно, что питание рыб в личиночный период диатомовыми водорослями, в которых содержание 22:6ω-3, ЖК недостаточно, может способствовать уменьшению ее мышечной массы, стрессо-

устойчивости, и повышению смертности [19]. Кроме того, ДГК необходима при развитии нервной ткани, занимающей существенную часть массы тела личинок рыб, при пигментации [22, 25], которая особенно ярко выражена у личинок люмпена пятнистого. В некоторых работах показано, что для успешного развития молоди холодноводных видов рыб, таких как желтохвостая камбала *Limanda ferruginea* и атлантический палтус *Hippoglossus hipoglossus*, требуется более высокий уровень ДГК по сравнению с личинками тюрбо *Scophthalmus maximus* [25].

Известно, что доминирование ПНЖК в структуре ФЛ по сравнению с ТАГ является общей характеристикой для биомембран всех животных [23]. Следует отметить, что среди ПНЖК в ТАГ личинок люмпена на всех стадиях развития также, как и в ФЛ, доминируют ЖК семейства ω-3 (за счет ЭПК и ДГК), но их содержание существенно ниже (до 17.6% суммы ЖК). Подобная тенденция была ранее показана и для личинок атлантической сельди [13]. Высокие индексы соотношения Σω-3/Σω-6 ПНЖК (до 9.7) в ФЛ молоди люмпена по сравнению с ТАГ (до 4.1) указывают на важную роль ПНЖК ω-3 семейства, особенно 20:5ω-3 и 22:6ω-3 ЖК как структурных компонентов биомембран и физиологически необходимых веществ для развития молоди холодноводного люмпена. Соотноше-

Таблица 2. Содержание некоторых жирных кислот в триацилглицеринах мышц молоди люмпена пятнистого

Жирные кислоты	Стадия развития					
	L1	L2	L3	L4	L4*	L5
<i>n</i>	6	30	40	30	12	17
16:0	12.0 ± 0.1	7.5 ± 0.9 ^a	11.3 ± 0.5 ^b	9.7 ± 0.2	8.9 ± 0.1	8.6 ± 0.3
18:0	2.8 ± 0.1	1.5 ± 0.4 ^a	2.2 ± 0.5	1.8 ± 0.1	1.5 ± 0.1 ^{ac}	1.6 ± 0.1 ^{ac}
Σ НЖК	29.3 ± 0.1	17.3 ± 2.4 ^a	21.6 ± 0.8	18.6 ± 0.4 ^a	16.7 ± 0.1 ^a	17.2 ± 0.6 ^a
18:1ω-9	10.2 ± 0.1	7.2 ± 0.7	9.8 ± 0.7	7.0 ± 0.2 ^a	6.2 ± 0.1	5.9 ± 0.3
20:1ω-9	7.9 ± 0.1	22.3 ± 2.5 ^a	22.1 ± 2.2 ^a	24.8 ± 0.4 ^a	24.9 ± 0.4 ^a	23.6 ± 0.6 ^a
22:1ω-11	8.6 ± 0.3	23.0 ± 3.3 ^a	17.3 ± 1.6	21.6 ± 0.4	21.3 ± 0.8	23.2 ± 1.2
Σ МНЖК	34.6 ± 0.1	63.0 ± 5.0 ^a	60.6 ± 3.3	64.9 ± 0.7	64.0 ± 0.5	64.3 ± 1.2
18:2ω-6	7.6 ± 0.1	3.3 ± 0.4 ^a	2.7 ± 0.2	2.3 ± 0.1 ^a	2.2 ± 0.1 ^a	2.2 ± 0.1 ^a
20:4ω-6	0.6 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.1
Σ ω-6 ПНЖК	15.7 ± 0.1	7.8 ± 1.7 ^a	3.4 ± 0.3	3.3 ± 0.2	3.4 ± 0.1	3.4 ± 0.3
18:3ω-3	2.8 ± 0.2	1.6 ± 0.6	0.8 ± 0.1 ^{ab}	0.7 ± 0.1 ^{ab}	0.8 ± 0.1 ^{ab}	0.7 ± 0.1 ^{ab}
18:4ω-3	1.3 ± 0.1	1.7 ± 0.3	2.5 ± 0.2	2.8 ± 0.3	3.4 ± 0.2 ^{ab}	3.8 ± 0.2 ^{ab}
20:5ω-3	2.8 ± 0.1	2.2 ± 0.2	3.0 ± 0.7	2.4 ± 0.2	3.4 ± 0.2	3.1 ± 0.2
22:6ω-3	5.9 ± 0.2	3.2 ± 0.2 ^a	5.1 ± 1.3	3.7 ± 0.3	4.5 ± 0.2	3.9 ± 0.2
Σ ω-3 ПНЖК	17.6 ± 0.2	9.8 ± 0.7	12.2 ± 2.3	10.7 ± 0.8 ^a	13.8 ± 0.5	12.5 ± 0.5 ^a
Σ ПНЖК	36.2 ± 0.1	19.7 ± 2.7 ^a	17.8 ± 2.5	16.4 ± 0.9 ^a	19.3 ± 0.4 ^a	18.4 ± 0.8 ^a
Σ ω-3/Σ ω-6 ПНЖК	1.1 ± 0.0	1.4 ± 0.3	3.4 ± 0.4	3.2 ± 0.2	4.1 ± 0.2	3.8 ± 0.2

Примечание к таблицам 1, 2. Данные представлены в виде $M \pm m$ (среднее арифметическое $\pm$ ошибка средней), n – число проб, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты. Различия достоверны ($p \leq 0.05$): а – от L1 стадии; b – от L2 стадии, с – от L3 стадии.

ние 16:0/18:1ω-9, как показателя интенсивности липидного обмена [26], сравнительно выше в ФЛ (от 2.1 до 2.7), чем в ТАГ (от 1.2 до 1.5) мышц молоди люмпена. Интересно, что у азовской и черноморской хамсы соотношение Σω-3/Σω-6 ПНЖК в ФЛ составляло 4.2 и 6.0 [27] соответственно, что ниже, чем у люмпена. Известно, что рыбы холодных вод содержат больше ЖК семейства ω-3, чем ЖК семейства ω-6 и ω-9 [14, 19, 22]. Морские рыбы высоких широт имеют ограниченную способность к элонгации и десатурации незаменимых 18С ЖК в длинноцепочечные (ЭПК и ДГК), что является эволюционно сложившейся спецификой, вызванной постоянным поступлением последних с пищей и восполнением физиологических потребностей организма [13, 22, 23].

В ТАГ мышц молоди люмпена (L2–L5) преобладают мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК) (60.6–64.9% суммы ЖК). МНЖК являются преимущественно компонентами запасных липидов (как правило, ТАГ), выступая важными источниками метаболической энергии [23]. Известно, например, что 16:1ω-7, 20:1ω-9, 22:1ω-11 ЖК, поступающие в организм рыб с пищей, используется в большей степени как источник энер-

гии и накапливаются в ТАГ [4, 23]. Следует отметить, что стадия развития L1 сильно отличается по ЖК составу от других стадий: в составе ФЛ доминируют насыщенные жирные кислоты (НЖК) (45.5% суммы ЖК, за счет высокого содержания 16:0 ЖК – 30.3%), а в составе ТАГ – ПНЖК (36.2% суммы ЖК), за счет 18:2ω-3 и 22:6ω-3 ЖК. Состав ЖК структурных липидов, ФЛ, строго регулируется и определяется в большей степени необходимостью поддержания оптимальной жидкости биомембраны при низких температурах в Арктике [1, 22]. В то время как жирнокислотный состав ТАГ, по сравнению с ФЛ, в большей степени может отражать особенности питания молоди люмпена, в связи с тем, что большинство поступающих ЖК, как известно, включаются в структуру ТАГ без изменений [23]. Ранее было показано [7], что ЖК состав мышц молоди люмпена отражает особенности ее питания в полярную ночь: высокий уровень 22:6ω-3, 18:1ω-9 – в питании на стадии развития L1 фитопланктоном (динофитовые водоросли), а биомаркерных 20:1ω-9 и 22:1ω-11 ЖК – в питании со стадии L2 – высокоэнергетическим зоопланктоном рода *Calanus*, который способен синтезировать эти ЖК *de novo*. Предполагается, что биосинтез

20:1 ω -9 и 22:1 ω -11 ЖК в теле растительноядных копепод осуществляется из поступающих при их питании НЖК (14:0, 16:0 и 18:0) [28].

Более высокое содержание в ТАГ мышц у личинок L1 ПНЖК фитопланктонного происхождения — 22:6 ω -3, 18:2 ω -6, 20:5 ω -3, 18:3 ω -3, 20:4 ω -6 по сравнению с таковым на стадии развития L2, а также установленный более высокий уровень 18:1 ω -9 ЖК как в составе ТАГ, так и ФЛ (10.2% и 11.8% суммы ЖК соответственно) подтверждают их питание динофитовыми водорослями в составе фитопланктона на данной стадии развития. Известно, что в период полярной ночи в толще воды преимущественно встречаются гетеротрофные динофлагеллаты [29], которые выступают основными объектами питания личинок люмпена L1 стадии развития.

Отличительной особенностью ЖК состава ТАГ мышц молоди люмпена в раннем постэмбриональном развитии является значительное повышение со стадии L2 содержания МНЖК (за счет 20:1 ω -9 и 22:1 ω -11 ЖК) (от 34.6 до 63.0% суммы ЖК), что подтверждает поступление этих кислот при питании зоопланктоном. Содержание 20:1 ω -9 и 22:1 ω -11 ЖК повышается с L2 стадии развития преимущественно в ТАГ мышц молоди люмпена (от 7.9 до 22.3; от 8.6 до 23.0% суммы ЖК соответственно). В работе показано, что уровень 20:1 ω -9 и 22:1 ω -11 ЖК повышается с L2 стадии также и в составе ФЛ (от 1.0 до 6.2% и от 0.6 до 1.6% суммы ЖК). Это может объясняться тем, что у взрослых рыб ЖК состав ФЛ мало зависит от потребляемой пищи и даже сохраняется в период голодания и миграций, тогда как у личинок в процессе роста и развития возможны изменения в соотношении отдельных ЖК под влиянием состава потребляемой пищи, температуры, солености и т.д. [13, 23]. Копеподы рода *Calanus* являются доминирующим видом в составе зоопланктона в акватории арх. Шпицберген и основным источником питания пелагических личинок люмпена в полярную ночь [10]. Следует отметить, что у пелагических личинок антарктической серебрянки *Pleurogramma antarcticum* показан низкий (<2% суммы ЖК) уровень 20:1 ω -9 и 22:1 ω -11 ЖК как в составе ФЛ, так и ТАГ, в виду того, что основу кормовых объектов личинок составляют эуфазииды и копеподы [14].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Люмпен пятнистый *Leptoclinus maculatus* — неотъемлемый компонент морской экосистемы в Арктике, в частности в акватории арх. Шпицберген. Полученные результаты позволили выявить особенности изменения содержания жирнокислотных компонентов как в структурных, так и энергетических липидах мышц молоди люмпена, что позволяет определить особенности питания, а также эколого-биохимических адаптаций организ-

ма (на уровне липидного статуса) к развитию в условиях низких температур. В работе показано, что в триацилглицеринах мышц молоди люмпена L2–L5 стадий развития преобладают мононенасыщенные жирные кислоты, а в фосфолипидах — полиненасыщенные жирные кислоты. Преобладание полиненасыщенных жирных кислот семейства ω -3 — 22:6 ω -3 и 20:5 ω -3 как в фосфолипидах, так и в триацилглицеринах можно рассматривать как пример эволюционной биохимической адаптации биомембран в условиях низких температур и физиологической значимостью для оптимального развития молоди рыб. Более высокое содержание в триацилглицеринах мышц личинок стадии развития L1 биомаркерных ЖК фитопланктонного происхождения (18:1 ω -9, 22:6 ω -3), по сравнению с таковым на L2 стадии развития, подтверждает питание личинок люмпена L1 динофитовыми водорослями в акватории архипелага Шпицберген в полярную ночь. Отличительной особенностью жирнокислотного профиля молоди люмпена является возрастание вдвое со стадии развития L2 в триацилглицеринах доли мононенасыщенных жирных кислот за счет 20:1 ω -9 и 22:1 ω -11 ЖК, биомаркерных для зоопланктона рода *Calanus*. Высокий уровень этих жирных кислот у личинок люмпена указывает, что эти копеподы являются их основным источником питания.

Таким образом, впервые получены данные о жирнокислотном составе структурных и энергетических липидов у молоди люмпена пятнистого в раннем постэмбриональном развитии. Они расширяют имеющиеся к настоящему времени представления о липидном и жирнокислотном составе, об особенностях питания и биохимических адаптациях рыб северных широт, а также о путях трансформации и перемещения жирных кислот по звеньям трофической цепи в арктической экосистеме.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН № 0221-2017-0050, а также при поддержке проекта РФФИ (№ 17-04-00466).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. СПб: Наука, 1981. 339 с.
2. Микулин А.Е., Котенев Б.Н. Атлас распространения рыбообразных и рыб. М., ВНИРО, 2007. 176 с.
3. Туранов С.В. Штрихкодирование видов и молекулярная филогенетика рыб семейства Стихеевые (Perciformes, Stichaeidae) Дальневосточных морей России. Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, 2013. 24 с.
4. Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* F. северо-западного побережья о. Шпицберген: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 184 с.
5. Murzina S.A., Meyer Ottesen C.A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N.N., Poluektova O.G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters // Fish Physiol. Biochem. 2012. V. 38. № 5. P. 1393–1407.
6. Murzina A. S., Nefedova Z.A., Falk-Petersen S., Hop H. Lipids in The daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // Polar Biology. 2013. № 36. P. 1619–1631.
7. Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Неведова З.А., Рунатти 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.
8. Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Иешко Е.П., Неведова 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.
9. Swanburg T., Horne J.B., Baillie S., King S.D., McBride M.C., Mackley M.P., Paterson I.G., Bradbury I.R., Bentzen P. Complete mitochondrial genomes for *Icelus spatula*, *Aspidophoroides olrikii* and *Leptoclinus maculatus*: pan-Arctic marine fishes from Canadian waters // Mitochondrial DNA. 2015. P. 2982–2983.
10. Falk-Petersen S., Hopkins C.E., Sargent J.R. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Trophic relationships in the Marine Environment. Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium. Aberdeen University Press: Aberdeen, 1990. P. 315–333.
11. Мурзина С.А., Неведова 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.
12. Falk-Petersen S., Falk-Petersen I.-B., Sargent J.R. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish *Lumpenus maculatus* Fries, 1838 // Sarsia. 1986. № 71. P. 1–6.
13. Tocher D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Reviews in Fisheries Science. 2003. № 11. P. 107–184.
14. Giraldo C., Mayzaud P., Tavernier E., Boutoute M., Penot F., Koubbi P. Lipid dynamics and trophic patterns in *Pleuragramma Antarctica* life stages // Antarctic Science Ltd. 2015. doi:10.1017/S0954102015000036
15. Meyer Ottesen C.A., Haakon H., Schou Christiansen J., Falk-Petersen S. Early life history of the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // Marine Biodiversity. 2011. V. 41, № 3. P. 383–394.
16. Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. V. 226. P. 497–509.
17. Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лабор. Дело. 1971. № 8. С. 490–493.
18. Plante S., Fabrice Pernet F., Haché R., Ritchie R., Ji B., McIntosh D. Ontogenetic variations in lipid class and fatty acid composition of haddock larvae *Melanogrammus aeglefinus* in relation to changes in diet and microbial environment // Aquaculture. 2007. V. 263. P. 107–121.
19. Logue J.A., De Vrie A.L., Fodor E., Cossins A.R. Lipid compositional correlates of temperature-adaptive interspecific differences in membrane physical structure // J. Exp. Biol. 2000. V. 203. P. 2105–2115.
20. Bolivar J.H., Muñoz-García J.C., Castro-Dopico T., Dijkman P.M., Stansfeld P.J., Watts A. Interaction of lipids with the neurotensin receptor 1 // Biochimica et Biophysica Acta. 2016. 1858. P. 1278–1287.
21. Manglik A., Kobilka B. The role of protein dynamics in GPCR function: insights from the β 2AR and rhodopsin // Curr. Opin. Cell Biol. 2014. V. 27. P. 136–143.
22. Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V., Henderson R.J., Tocher D.R. Dietary origins and functions of longchain (n–3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // J. Mar. Biotechnol. 1995. V. 3. P. 26–28.
23. Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. The lipids // Fish Nutrition / Eds. Halver J.E., Hardy R.W. Academic Press; San Diego, CA, USA, 2002. P. 181–257.
24. Жукова Н.В. Жирные кислоты морских организмов: таксономические и трофические маркеры. Автореф. дисс... д-ра. б. н. Владивосток, 2009. 48 с.
25. Copeman L.A., Parrish C.C., Brown J.A., Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment // Aquaculture. 2002. V. 210. P. 285–304.
26. Архипов А.В. Изменение обмена липидов у кур в онтогенезе // Сельскохозяйственная биология. 1980. Т. 15. № 5. С. 756–761.
27. Юнёва Т.В., Щепкина А.М., Забелинский С.А., Никольский В.Н., Бат Л., Кая Я., Сейхан К., Шульман Г.Е. Жирнокислотный состав фосфолипидов азовской хамсы *Engraulis encrasicolus maeoticus* Pusanov и черноморской хамсы *Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov в промысловый период 2006–2011 гг. // Морской экологический журнал. 2013. Т. XII. № 2. С. 88–99.
28. Bergvik M., Leiknes O., Altin D., Dahl K.R., Olsen Y. Dynamics of the Lipid Content and Biomass of *Calanus finmarchicus* (copepodite V) in a Norwegian Fjord // Lipids. 2012. V. 47. P. 881–895.
29. Wiktor J. Early spring microplankton development under fast ice covered fjords of Svalbard, Arctic // Oceanologia. 1999. V. 41(1). P. 51–72.

**Fatty Acid Content of Structural and Storage Lipids
in Muscles of the Daubed Shanny Postlarvae *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838)
from Kongsfjord (Svalbard Archipelago)**

**S. N. Pekkoeva^{a, #}, S. A. Murzina^a, Z. A. Nefedova^a, S. Falk-Petersen^{b, c},
J. Berge^{c, d, e}, O. J. Lønne^d, and N. N. Nemova^a**

^a Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^b Akvaplan-niva AS, Fram Centre, Tromsø, Norway

^c UiT The Arctic University of Norway, Department of Arctic and Marine Biology, Tromsø, Norway

^d The University Centre in Svalbard, Longyearbyen, Norway

^e Norwegian University of Science and Technology, Centre for Autonomous Marine Operations and Systems, Tromsø, Norway

[#]e-mail: pek-svetlana@mail.ru

A fatty acid content of structural (phospholipids, PLs) and storage (triacylglycerols, TAGs) lipids in muscles of the daubed shanny postlarvae *Leptoclinus maculatus* from Kongsfjord of the Svalbard archipelago water area was studied. A high level of monounsaturated fatty acids (MUFA), mainly due to 20:1(*n*-9) and 22:1(*n*-11), was shown in TAGs of daubed shanny muscles from the L2 stage of larval development. Polyunsaturated fatty acids (PUFA) were found to dominate in PLs due to *n*-3, mainly 20:5(*n*-3) and 22:6(*n*-3), fatty acids. The $\Sigma n-3/\Sigma n-6$ PUFA ratio index was established to be 2-folders higher in PLs compared to TAGs (9.7 vs. 4.1). The fatty acid profile at the L1 stage of larval developmental was characterized by a pronounced specificity: a highest content of saturated fatty acids (SFA) due to 16:0 and a dominance of 18:1(*n*-9) among monoenoic fatty acids. Our results demonstrate the age-related specificity of the fatty acid content of PLs and TAGs in daubed shanny muscle, which determines their functional significance and reflects both nutritional peculiarities and the physiological state of the daubed shanny at different stages of its development under the Arctic conditions.

Keywords: daubed shanny, postlarvae, early development, Arctic, lipids, fatty acids