

УДК 577.115:594.124

ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА ЛИПИДОВ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS* L. В РЕЗУЛЬТАТЕ АККЛИМАЦИИ К ЛАБОРАТОРНЫМ УСЛОВИЯМ

Н. Н. Фокина, Т. Р. Руоколайнен, Н. Н. Немова, И. Н. Бахмет

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследование компенсаторных изменений в составе липидов и их жирных кислот у мидий *Mytilus edulis* L. в результате их акклимации к лабораторным условиям с использованием искусственного корма в качестве источника пищи показало органоспецифические особенности в ассимиляции и модификации липидов преимущественно на уровне их жирнокислотного спектра. Установлено, что жирнокислотный состав фосфолипидов жабр практически не зависит от источника пищи, тогда как жирнокислотный состав триацилглицеринов достаточно точно отражает спектр трофических жирных кислот. В гепатопанкреасе акклимированных мидий отмечены значительные изменения в составе основных фракций липидов и их жирных кислот, вызванные, по-видимому, недостатком эссенциальных фитопланктонных полиеновых n-3 жирных кислот в исследуемом корме. Вместе с тем повышенное содержание в используемом корме высокоэнергетических липидов (триацилглицеринов), обогащенных короткоцепочечными насыщенными жирными кислотами, а также α -линоленовой и вакценовой кислотами, способствовало накоплению данных липидов в исследуемых тканях мидий.

Ключевые слова: фосфолипиды; триацилглицерины; жирные кислоты; акклимация; питание; моллюски.

N. N. Fokina, T. R. Ruokolainen, N. N. Nemova, I. N. Bakhmet. ALTERATION OF THE LIPID COMPOSITION IN BLUE MUSSELS, *MYTILUS EDULIS* L., AS A RESULT OF THEIR ACCLIMATION TO LABORATORY CONDITIONS

Organ-specific modifications and assimilation of trophic lipids, primarily of their fatty acids, were shown in the study of compensatory lipid and fatty acid composition changes in blue mussels, *Mytilus edulis* L., as a result of acclimation to laboratory conditions using commercial plankton-based food. It was found that the phospholipid fatty acid composition of mussel gills did not depend on food source, whereas triacylglycerol fatty acid composition accurately reflected the trophic fatty acid profile. Significant changes in the content of the main lipid fractions and their fatty acids in digestive glands of the acclimated mussels were apparently caused by the lack of essential phytoplankton polyene n-3 fatty acids in the feed. On the other hand, increased concentration of triacylglycerols enriched with short-chain saturated fatty acids, α -linolenic and vaccenic acids in the commercial feed promoted the accumulation of these lipids in the investigated mussel tissues.

Key words: phospholipids; triacylglycerols; fatty acids; acclimation; feeding; Bivalvia.

Введение

Двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* (L., 1758) в качестве модельного объекта используются в полевых и экспериментальных исследованиях, направленных на изучение механизмов адаптации к факторам окружающей среды различной природы [Viarengo, Canesi, 1991; Widdows, Donkin, 1992]. Перемещение животного из естественной среды обитания в лабораторные условия для проведения дальнейших экспериментальных исследований сопровождается запуском в организме акклимационных механизмов. Различные пути метаболизма, участвующие в процессах акклимации, регулируются на уровне структурной организации мембран, активности ряда ферментов, а также на уровне транскрипции и трансляции, независимо от воздействующего фактора среды [Hochachka, Somero, 2002; Озернюк, 2003].

Известно, что при адаптации организмов к новым условиям обитания важная роль принадлежит липидам [Hochachka, Somero, 2002]. По изменениям состава липидов можно судить о перестройках не только на уровне структурной организации мембран, регулирующей активность мембранно-связанных ферментов, ионных каналов и рецепторов, но и об использовании энергетических ресурсов организма при развитии компенсаторных метаболических альтераций, направленных на адаптацию организма к новым условиям окружающей среды. Необходимо отметить, что значительные изменения в составе высокоэнергетических липидов в организме двустворчатых моллюсков происходят в условиях ограниченного доступа пищи в экспериментальных условиях [Baune, 1973; Thompson et al., 1974]. Возможным решением этой проблемы может служить использование в качестве источника пищи в лабораторных условиях монокультур фитопланктона [Thompson et al., 1974; Khardin et al., 2003; Pettersen et al., 2010], а также искусственных кормов [Trevisan et al., 2012, 2014; Nogueira et al., 2015; Fokina et al., 2015]. Однако применение искусственного корма может изменить баланс состава липидов и их жирных кислот у двустворчатых моллюсков, сформированный в естественной среде обитания, что в свою очередь может отразиться на адаптивных возможностях их липидного метаболизма. Как известно, у *Bivalvia* синтез полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) ограничен или невозможен [Viso, Marty, 1993; Zhukova et al., 1998], они получают эти кислоты с пищей (т. е. в составе сестона). Более того, жирнокислотный спектр двустворчатых фильтрующих моллюсков, как и всех консументов, служит

трофическим маркером, отражающим состав их пищи, и включает в себя биохимические маркеры всех компонентов сестона, в частности фитопланктона, зоопланктона и бактерий (детрита) [Freites et al., 2002; Alkanani et al., 2007].

Цель настоящей работы заключалась в изучении модификаций на уровне липидного и жирнокислотного спектра жабр и гепатопанкреаса *M. edulis* Белого моря, вызванных акклимацией моллюсков к лабораторным условиям с использованием искусственного корма в качестве источника пищи.

Материалы и методы

Сбор мидий *Mytilus edulis* (L., 1758) (длина раковины 50–60 мм) проводился с искусственных субстратов производственной базы по выращиванию мидий в районе Сонострова, Кандалакшский залив, Белое море (66°09'00"N, 34°10'00"E). Эксперимент был проведен на базе Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН (Кандалакшский залив, Белое море). В ходе эксперимента мидии находились в аквариумах с аэрируемой водой температурой 15 °С в течение 14 суток. Два раза в сутки на протяжении всего эксперимента осуществляли кормление моллюсков кормом для фильтрующих организмов Sera «Coraliquid» (Germany, <http://www.sera.de>, 52518, Heinsberg). Воду в аквариумах меняли ежедневно. Мидии, собранные из естественной среды обитания (температура морской воды составляла 15 °С), были использованы в качестве контрольных образцов. По истечении эксперимента ткани жабр и гепатопанкреаса мидий отбирали и фиксировали в 96%-м этаноле, хранили при +4 °С для дальнейшего биохимического анализа состава липидов и их жирных кислот ($n = 5$). Для получения проб сестона нативную морскую воду, предварительно профильтрованную (100 мкм), объемом 30 л, осаждали под вакуумом (0,6 атм) на стекловолокнистые фильтры Whatman GF/C. Пробы сестона и искусственного корма «Coraliquid» фиксировали 96%-м этанолом для последующего определения их липидного и жирнокислотного состава.

Анализ состава общих липидов

Результаты данного исследования получены при использовании оборудования ЦКП ИО Института биологии КарНЦ РАН.

Общие липиды

Липиды жабр и гепатопанкреаса *M. edulis*, а также корма «Coraliquid» (Sera) и сестона

Таблица 1. Содержание различных фракций общих липидов (% сухой массы) и их жирных кислот (% суммы ЖК) в сестоне Белого моря и корме «Coraliquid» (Sera, Germany)

Фракции общих липидов (% сухой массы)	Сестон Белого моря		Корм «Coraliquid»	
	Фракция ФЛ	Фракция ТАГ	Фракция ФЛ	Фракция ТАГ
общие липиды	15,4 ± 5,1		15,4 ± 3,1	
триацилглицерины	0,4 ± 0,4		8,9 ± 4,2*	
эфиры холестерина	1,2 ± 1,2		1,2 ± 1,2	
холестерин	8,8 ± 5,2		0,7 ± 0,7*	
фосфолипиды:	5,0 ± 2,9		4,6 ± 3,6	
фосфатидинозитол	0,05 ± 0,0		0,15 ± 0,1	
фосфатидилсерин	0,42 ± 0,2		0,31 ± 0,3	
фосфатидилэтанолламин	1,20 ± 0,8		2,00 ± 2,0	
фосфатидилхолин	2,31 ± 1,2		0,85 ± 0,8*	
лизофосфатидилхолин	0,60 ± 0,3		0,16 ± 0,1*	
сфингомиелин	0,21 ± 0,1		0,08 ± 0,08	
Жирные кислоты (% суммы ЖК)	Фракция ФЛ	Фракция ТАГ	Фракция ФЛ	Фракция ТАГ
12:0	1,4 ± 1,1	0,3 ± 0,2	4,1 ± 1,7*	5,4 ± 2,4*
14:0	2,4 ± 2,2	1,4 ± 1,1	3,0 ± 1,5	3,7 ± 1,6*
16:0	14,0 ± 4,4	20,4 ± 7,7	21,5 ± 5,8*	18,4 ± 5,9
18:0	8,6 ± 5,2	10,9 ± 3,5	10,3 ± 2,6	6,8 ± 1,5*
20:0	1,0 ± 0,4	1,6 ± 0,9	0,7 ± 0,3	0,6 ± 0,2*
22:0	0,3 ± 0,1	1,1 ± 0,7	7,0 ± 3,1*	5,0 ± 5,1
24:0	0,7 ± 0,3	1,4 ± 0,8	0,3 ± 0,1*	0,3 ± 0,06*
Σ НЖК	30,2 ± 7,8	39,0 ± 9,6	48,3 ± 5,9*	42,4 ± 8,3
16:1n-9	8,7 ± 8,0	7,6 ± 7,0	3,7 ± 3,2	2,0 ± 0,8
16:1n-7	5,7 ± 3,7	6,2 ± 3,0	5,8 ± 2,3	8,1 ± 2,8
18:1n-9	12,0 ± 4,7	15,9 ± 5,7	11,5 ± 2,4	7,4 ± 2,9*
18:1n-7	2,7 ± 1,1	2,9 ± 1,7	5,3 ± 2,3*	9,6 ± 2,0*
20:1n-11	0,9 ± 0,9	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,1*	0,5 ± 0,1*
20:1n-9	1,3 ± 0,5	0,7 ± 0,5	0,7 ± 0,2*	1,3 ± 0,5*
20:1n-7	0,3 ± 0,3	0,5 ± 0,3	0,6 ± 0,1*	0,9 ± 0,5*
22:1n-9	0,9 ± 0,6	0,3 ± 0,2	1,1 ± 1,0	1,4 ± 1,4
Σ МНЖК	37,5 ± 10,8	39,7 ± 9,3	30,8 ± 5,3	33,9 ± 3,9
18:3n-3	0,9 ± 0,8	0,1 ± 0,07	1,5 ± 1,1*	0,5 ± 0,3*
18:4n-3	2,1 ± 1,2	0,6 ± 0,4	0,2 ± 0,07*	1,1 ± 0,8
20:3n-3	0,7 ± 0,7	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,05*	1,1 ± 0,4*
20:4n-3	2,0 ± 0,9	2,9 ± 2,1	0,1 ± 0,1*	0,1 ± 0,02*
20:5n-3	6,5 ± 2,9	6,1 ± 5,8	2,3 ± 1,0*	4,1 ± 2,7
22:5n-3	1,5 ± 1,1	0,7 ± 0,3	0,2 ± 0,1*	0,6 ± 0,2
22:6n-3	6,5 ± 2,9	1,8 ± 1,2	2,6 ± 1,1*	3,5 ± 2,6
Σ n-3 ПНЖК	22,4 ± 5,0	13,2 ± 7,0	9,2 ± 4,0*	11,9 ± 6,5
18:2n-6	2,1 ± 0,8	2,4 ± 0,9	5,8 ± 2,7*	4,2 ± 1,4*
18:3n-6	0,7 ± 0,4	0,9 ± 0,4	0,8 ± 0,3	1,2 ± 0,5
20:2n-6	0,4 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,1*	0,4 ± 0,2
20:3n-6	0,7 ± 0,3	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1*	0,2 ± 0,1*
20:4n-6	1,3 ± 0,8	0,9 ± 0,6	1,3 ± 1,2	1,0 ± 0,5
22:2n-6	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,4
22:3n-6	0,4 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,1 ± 0,06*	0,4 ± 0,2
22:4n-6	0,4 ± 0,3	0,4 ± 0,2	0,1 ± 0,05*	0,2 ± 0,2
22:5n-6	0,6 ± 0,6	0,3 ± 0,2	0,2 ± 0,04*	0,5 ± 0,2
Σ n-6 ПНЖК	7,0 ± 1,8	6,3 ± 1,5	9,1 ± 4,1	8,6 ± 1,9*
Σ НМРЖК	1,8 ± 0,6	1,5 ± 1,4	2,4 ± 2,3	0,9 ± 0,4
Σ ПНЖК	32,3 ± 6,3	19,8 ± 8,1	18,6 ± 5,8*	22,8 ± 8,8
НЖК/ПНЖК	1,0 ± 0,3	2,3 ± 1,1	2,8 ± 0,9*	2,3 ± 1,5
n-3/n-6	3,3 ± 0,8	2,1 ± 0,8	1,1 ± 0,5*	1,3 ± 0,4*

Примечание. Здесь и в табл. 3: ФЛ – фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерины; ЖК – жирные кислоты; НЖК – насыщенные жирные кислоты; МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; НМРЖК – неметиленразделенные жирные кислоты. Здесь и в табл. 2, 3: *различия достоверны ($p < 0,05$), непараметрический критерий U Манна–Уитни.

Белого моря экстрагировали по методу Folch et al. [1957]. Разделение общих липидов проводили методом тонкослойной хроматографии с использованием пластинок «Silufol» (Россия). Количественное содержание общих фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина определяли гидроксаматным методом [Сидоров и др., 1972], холестерина – по методу Engelbrecht et al. [1974].

Жирнокислотный спектр

Отдельные фракции общих липидов (фосфолипиды и триацилглицерины) подвергали прямому метанолизу [Цыганов, 1971]. Полученные смеси метиловых эфиров жирных кислот разделяли методом газожидкостной хроматографии на приборе «Хроматэк Кристалл-5000.1» (Россия).

Состав отдельных фракций фосфолипидов

Фракционный анализ отдельных фракций фосфолипидов осуществляли с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии на приборе «Стайер» (Россия) по методу Arduini et al. [1996].

Статистическая обработка данных

Достоверность различий липидного и жирнокислотного состава в жабрах и гепатопанкреасе у мидий до и после акклимации к лабораторным условиям оценивалась с помощью непараметрического критерия U Манна–Уитни. Различия считались достоверными при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Сравнительный анализ сестона Белого моря и корма для морских фильтрующих организмов

«Coraliquid» (Sera, Germany) выявил значительные различия в их липидном и жирнокислотном составе, которые в свою очередь отразились на липидном профиле мидий, акклимированных к лабораторным условиям с применением данного корма в качестве источника пищи для моллюсков. Корм «Coraliquid» характеризовался повышенным содержанием высокоэнергетической фракции – триацилглицеринов и низким уровнем основных мембранных липидных фракций – холестерина и фосфатидилхолина (табл. 1). Жирнокислотный спектр фосфолипидов и триацилглицеринов «Coraliquid» отличался повышенным содержанием насыщенных жирных кислот (НЖК), в частности 12:0, 14:0, 16:0 и 22:0, мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) – 18:1n-7 и 20:1n-7, а также эссенциальных α -линоленовой 18:3n-3 и линолевой 18:2n-6 кислот. Кроме того, в триацилглицеринах корма «Coraliquid», в отличие от сестона, отмечалось повышенное содержание МНЖК – 20:1n-11 и 20:1n-9. Вместе с тем в жирнокислотном спектре сестона Белого моря отмечалось преобладание полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) n-3 семейства (18:4, 20:4, 20:5, 22:5 и 22:6) и n-6 семейства (20:2, 20:3, 22:3, 22:4 и 22:5), которые, как известно, поступают моллюскам в составе фитопланктона [Viso, Marty, 1993; Freitas et al., 2002; Alkanani et al., 2007].

Выявленные особенности спектра липидов в корме «Coraliquid» отразились в большей степени на составе общих липидов и их жирных кислот гепатопанкреаса акклимированных к лабораторным условиям мидий, в отличие от жабр. Однако высокое содержание в «Coraliquid» высокоэнергетических липидов – триацилглицеринов, обогащенных короткоцепочечными насыщенными 12:0 и 14:0 кислотами, моноеновыми 18:1n-7 и 20:1n-7 и α -линоленовой 18:3n-3 кислотами, по сравнению с сестоном

Таблица 2. Состав липидов (% сухой массы) и жирных кислот фосфолипидов (% суммы ЖК) жабр и гепатопанкреаса у мидий *M. edulis* до и после акклимации к лабораторным условиям

Фракции общих липидов (% сухой массы)	жабры		гепатопанкреас	
	До акклимации	После акклимации (14 суток)	До акклимации	После акклимации (14 суток)
Общие липиды	9,5 ± 1,0	15,3 ± 2,5*	15,5 ± 1,7	22,2 ± 2,8*
триацилглицерины	1,3 ± 0,4	3,9 ± 1,5*	4,8 ± 2,1	12,3 ± 4,3*
эфиры холестерина	1,5 ± 0,5	3,7 ± 0,6*	3,8 ± 0,5	3,2 ± 1,7
холестерин	3,3 ± 1,5	3,8 ± 0,2	2,9 ± 0,4	2,0 ± 0,5*
фосфолипиды:	3,4 ± 0,9	3,9 ± 1,5	3,9 ± 0,9	4,6 ± 1,1
фосфатидилинозитол	0,2 ± 0,1	0,4 ± 0,4	0,9 ± 0,6	0,2 ± 0,1*
фосфатидилсерин	0,1 ± 0,03	0,08 ± 0,01	0,15 ± 0,04	0,11 ± 0,04
фосфатидилэтаноламин	0,14 ± 0,05	0,13 ± 0,05	0,2 ± 0,04	0,2 ± 0,08
фосфатидилхолин	1,1 ± 0,6	1,7 ± 0,9	1,3 ± 0,6	1,7 ± 0,7
лизофосфатидилхолин	0,6 ± 0,4	0,3 ± 0,3	0,3 ± 0,1	1,7 ± 0,4*
сфингомиелин	0,03 ± 0,02	0,00 ± 0,0	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01

Таблица 3. Состав жирных кислот фосфолипидов и триацилглицеринов (% суммы ЖК) жабр и гепатопанкреаса у мидий *M. edulis* до и после акклимации к лабораторным условиям

Жирные кислоты (% от суммы ЖК)	Жабры				Гепатопанкреас			
	Фракция ФЛ		Фракция ТАГ		Фракция ФЛ		Фракция ТАГ	
	До акклимации	После акклимации (14 суток)	До акклимации	После акклимации (14 суток)	До акклимации	После акклимации (14 суток)	До акклимации	После акклимации (14 суток)
12:0	0,8 ± 0,6	1,5 ± 0,8	1,6 ± 0,4	5,1 ± 2,5*	0,3 ± 0,1	3,1 ± 0,9*	0,2 ± 0,06	0,1 ± 0,06*
14:0	0,5 ± 0,2	0,7 ± 0,4	0,8 ± 0,3	3,3 ± 2,1*	0,5 ± 0,4	3,3 ± 0,8*	0,1 ± 0,05	4,5 ± 1,2*
16:0	8,9 ± 3,9	7,9 ± 1,3	10,8 ± 3,2	14,8 ± 3,9	15,2 ± 2,8	5,6 ± 0,7*	15,6 ± 0,9	16,9 ± 1,9
18:0	1,8 ± 0,2	2,7 ± 0,5*	2,7 ± 0,7	6,2 ± 1,6*	7,3 ± 3,5	1,6 ± 0,5*	3,8 ± 0,4	3,7 ± 0,7
20:0	0,1 ± 0,07	0,2 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	4,2 ± 1,6	1,8 ± 0,4*	0,3 ± 0,02	0,3 ± 0,08
22:0	0,1 ± 0,1	0,9 ± 0,9	0,4 ± 0,1	1,4 ± 1,0*	2,2 ± 1,8	0,2 ± 0,03*	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,08
24:0	0,1 ± 0,03	0,1 ± 0,05	0,7 ± 0,2	0,6 ± 0,1	0,8 ± 0,4	0,2 ± 0,09*	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,08*
Σ НЖК	13,3 ± 4,0	15,3 ± 1,7	18,3 ± 4,5	33,3 ± 6,4*	31,5 ± 5,9	16,7 ± 2,4*	21,7 ± 0,8	26,3 ± 3,3*
16:1n-9	2,5 ± 1,5	1,8 ± 1,1	2,6 ± 1,9	5,7 ± 7,3	1,0 ± 0,5	0,8 ± 0,4	0,5 ± 0,02	1,3 ± 0,6
16:1n-7	4,5 ± 2,8	3,8 ± 3,8	6,5 ± 6,5	2,9 ± 1,5	3,7 ± 1,4	12,5 ± 4,8*	10,0 ± 1,6	10,9 ± 2,1
18:1n-9	3,2 ± 1,1	4,7 ± 1,0	5,9 ± 1,3	8,5 ± 3,7	8,3 ± 4,2	2,8 ± 0,6*	4,6 ± 0,7	4,5 ± 0,8
18:1n-7	2,2 ± 1,0	3,4 ± 2,1	5,0 ± 5,0	4,7 ± 4,7	1,9 ± 0,5	8,9 ± 3,7*	3,4 ± 0,3	4,9 ± 1,2*
20:1n-11	2,7 ± 0,9	3,2 ± 1,3	2,1 ± 1,2	1,2 ± 0,5	0,5 ± 0,2	0,7 ± 0,4	0,9 ± 0,05	0,9 ± 0,1
20:1n-9	3,8 ± 1,0	3,3 ± 0,8	2,8 ± 0,7	2,6 ± 0,5	1,9 ± 0,7	1,8 ± 0,9	2,4 ± 0,4	2,8 ± 0,9
20:1n-7	0,7 ± 0,1	1,2 ± 0,3	0,8 ± 0,1	1,0 ± 0,2*	0,6 ± 0,4	0,7 ± 0,2	1,0 ± 0,2	1,3 ± 0,3
22:1n-9	1,0 ± 0,7	1,0 ± 1,0	1,2 ± 1,2	0,7 ± 0,5	0,3 ± 0,07	1,4 ± 0,5*	0,2 ± 0,07	0,4 ± 0,1
Σ МНЖК	21,1 ± 4,7	23,7 ± 7,1	28,6 ± 12,4	29,6 ± 12,0	20,2 ± 4,6	31,2 ± 8,1*	25,4 ± 2,2	29,2 ± 1,1*
18:3n-3	0,3 ± 0,3	0,1 ± 0,03	0,6 ± 0,5	0,8 ± 0,3	0,2 ± 0,09	0,7 ± 0,4*	0,2 ± 0,03	0,3 ± 0,08*
18:4n-3	0,8 ± 0,6	0,9 ± 0,6	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,5	0,5 ± 0,2	0,7 ± 0,5	6,2 ± 0,7	4,9 ± 2,1
20:3n-3	0,1 ± 0,04	0,06 ± 0,02*	0,5 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,06	0,1 ± 0,03	0,3 ± 0,05	0,3 ± 0,08
20:4n-3	0,2 ± 0,08	0,2 ± 0,02	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,06	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,07	0,6 ± 0,06	0,6 ± 0,1
20:5n-3	6,2 ± 4,4	7,0 ± 2,5	10,5 ± 3,1	6,9 ± 4,0	12,3 ± 4,8	10,3 ± 2,5	15,9 ± 1,7	12,3 ± 1,7*
22:5n-3	0,5 ± 0,2	0,9 ± 0,3	1,3 ± 0,5	1,1 ± 0,1	1,0 ± 0,1	0,7 ± 0,2*	0,8 ± 0,2	0,7 ± 0,1
22:6n-3	7,9 ± 5,4	8,9 ± 3,1	15,4 ± 3,5	8,5 ± 4,0*	9,6 ± 2,9	10,7 ± 3,2	12,4 ± 0,7	9,9 ± 1,2*
Σ n-3 ПНЖК	29,4 ± 9,3	26,8 ± 4,7	29,9 ± 6,1	19,7 ± 8,0*	27,5 ± 8,9	32,8 ± 10,2	37,1 ± 2,5	30,1 ± 2,9*
18:2n-6	0,9 ± 0,3	1,7 ± 0,4	2,1 ± 0,4	3,4 ± 1,5	7,4 ± 2,4	1,9 ± 0,2*	3,9 ± 0,4	3,4 ± 0,2
18:3n-6	0,4 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,7 ± 0,2	0,9 ± 0,4	1,2 ± 0,4	0,9 ± 0,3	2,9 ± 0,1	2,7 ± 0,2*
20:2n-6	1,0 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,9 ± 0,2	0,6 ± 0,1*	0,5 ± 0,2	0,6 ± 0,2	0,9 ± 0,1	1,1 ± 0,2
20:3n-6	0,3 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,6 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,2 ± 0,04	0,4 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1
20:4n-6	3,2 ± 1,8	2,9 ± 1,1	5,0 ± 1,4	3,9 ± 1,7	4,9 ± 3,4	2,5 ± 0,9	1,3 ± 0,1	1,0 ± 0,1*
22:2n-6	4,3 ± 0,5	3,3 ± 0,8*	1,8 ± 0,9	0,8 ± 0,2*	0,9 ± 0,4	0,9 ± 0,4	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1
22:3n-6	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,6 ± 0,4	1,9 ± 1,0*	0,7 ± 0,4	0,3 ± 0,04	0,8 ± 0,1	0,7 ± 0,1
22:4n-6	0,4 ± 0,07	0,4 ± 0,1	0,8 ± 0,5	0,5 ± 0,3	0,5 ± 0,1	0,3 ± 0,05*	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,08
22:5n-6	0,5 ± 0,05	0,6 ± 0,2	0,9 ± 0,2	0,8 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,08
Σ n-6 ПНЖК	11,1 ± 2,8	10,5 ± 2,7	13,5 ± 2,2	13,2 ± 2,6	16,9 ± 4,8	8,1 ± 1,7*	11,6 ± 0,8	10,5 ± 0,5*
Σ НМРЖК	21,6 ± 4,6	18,2 ± 1,4	9,5 ± 4,6	4,1 ± 1,1*	3,1 ± 0,9	9,9 ± 5,7*	3,9 ± 0,6	3,8 ± 0,1
Σ ПНЖК	44,1 ± 6,7	42,8 ± 8,9	43,6 ± 8,1	33,1 ± 10,1*	45,1 ± 8,9	42,2 ± 12,1	48,9 ± 2,2	40,8 ± 2,6*
НЖК/ПНЖК	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	1,1 ± 0,4*	0,7 ± 0,3	0,4 ± 0,1*	0,4 ± 0,03	0,7 ± 0,1*
n-3/n-6	2,7 ± 1,1	2,7 ± 0,6	2,2 ± 0,2	1,5 ± 0,5*	1,7 ± 0,8	3,9 ± 0,6*	3,2 ± 0,4	2,9 ± 0,4

Белого моря (см. табл. 1), способствовало повышению их уровня как в жабрах, так и в гепатопанкреасе мидий (табл. 2 и 3). Акклимация к лабораторным условиям, а также низкое содержание холестерина в корме способствовало снижению его уровня в гепатопанкреасе у акклимированных мидий, а также росту концентрации эфиров холестерина в жабрах мидий (см. табл. 2). Повышение уровня

лизофосфатидилхолина (ЛФХ) – окисленной формы фосфатидилхолина (ФХ, доминирующий фосфолипид биологических мембран), а также снижение концентрации фосфатидилинозитола (ФИ) отмечалось в гепатопанкреасе мидий в ходе их акклимации к лабораторным условиям (см. табл. 2). Важно подчеркнуть, что содержание мембранных липидов (фосфолипидов и холестерина), а также жирнокислотный

состав фосфолипидов жабр не подвергались значительным изменениям в процессе акклимации моллюсков к новым лабораторным условиям. Вероятно, у двустворчатых моллюсков, жабры которых в первую очередь подвергаются воздействию внешних факторов среды обитания, присутствует система регуляции гомеостаза липидного и жирнокислотного состава мембран с включением в них ПНЖК из внутренних резервов организма [Soudant et al., 1998; Pernet et al., 2008]. Так, пониженное содержание некоторых ПНЖК n-3 и n-6 семейств в составе искусственного корма в значительной степени отразилось на жирнокислотном составе триацилглицеринов жабр, а также фосфолипидов и триацилглицеринов гепатопанкреаса. Низкий уровень полиеновых жирных кислот, главным образом n-3 ПНЖК (эйкозапентаеновой 20:5n-3 и докозагексаеновой 22:6n-3 кислот), и некоторых n-6 ПНЖК в составе триацилглицеринов жабр и гепатопанкреаса у акклимированных моллюсков (см. табл. 3), вероятно, свидетельствует об использовании данных жирных кислот в качестве собственного внутреннего резерва для поддержания необходимого уровня ненасыщенности мембранных фосфолипидов жабр и гепатопанкреаса. В отличие от жабр, в составе фосфолипидов гепатопанкреаса отмечались значительные перестройки на уровне жирнокислотного состава. Несмотря на накопление короткоцепочечных насыщенных жирных кислот 12:0 и 14:0, в составе фосфолипидов гепатопанкреаса наблюдалось снижение концентрации НЖК за счет длинноцепочечных представителей – 16:0, 18:0, 20:0, 22:0 и 24:0 и общее повышение уровня ненасыщенности (см. табл. 3) благодаря повышенному содержанию n-3 полиеновых кислот (рост соотношения n-3/n-6 за счет снижения уровня n-6 ПНЖК), моноеновых 16:1n-7 и 18:1n-7 кислот, а также метилэтеризированных жирных кислот (НМРЖК). Вероятно, у акклимированных моллюсков в условиях недостаточного поступления эссенциальных фитопланктонных n-3 ПНЖК в гепатопанкреасе активируется дополнительный синтез НМРЖК [Zhukova, 1991], который возможен также благодаря высоким концентрациям их метаболитических предшественников – моноеновых 16:1n-7 и 18:1n-7 кислот. Известно, что НМРЖК в составе фосфолипидов мембран, так же как и полиеновые кислоты обычного строения, участвуют в поддержании жидкостности липидного бислоя, которая, как известно, обеспечивает работу мембранно-связанных ферментов, ионных каналов и рецепторов [Barnathan, 2009].

Заключение

Исследование модификаций липидного и жирнокислотного спектра мидий *M. edulis* Белого моря в результате акклимации их к лабораторным условиям с использованием искусственного корма в качестве источника пищи показало, что состав различных классов липидов и их жирных кислот, главным образом гепатопанкреаса моллюсков, зависит от состава пищи. Установленные модификации состава липидов гепатопанкреаса у акклимированных моллюсков преимущественно на уровне жирнокислотного спектра энергетической (триацилглицерины) липидной фракции вызваны, по-видимому, недостатком эссенциальных фитопланктонных ПНЖК n-3 семейства в исследуемом корме. Кроме того, показано, что состав мембранных липидов и их жирных кислот жабр практически не зависит от источника пищи, тогда как жирнокислотный спектр триацилглицеринов достаточно точно отражает спектр трофических жирных кислот.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН за возможность проводить исследования на станции, а также лично заведующему станцией к. б. н. А. А. Сухотину за предоставленные пробы сестона.

Финансовое обеспечение работ осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0003, гранта Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ 1642.2012.4 и НШ-1410.2014.4.

Литература

- Озернюк Н. Д. Феноменология и механизмы адаптационных процессов. М.: МГУ, 2003. 215 с.
- Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Экология. Паразитофауна. Биохимия. Петрозаводск: КФАН СССР, 1972. Вып. 1. С. 150–163.
- Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лабор. дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Alkanani T., Parrish C. C., Thompson R. J., McKenzie C. H. Role of fatty acids in cultured mussels, *Mytilus edulis*, grown in Notre Dame Bay, Newfoundland // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2007. Vol. 348. P. 33–45. doi: 10.1016/j.jembe.2007.02.017
- Arduini A., Pescechera A., Dottori S. et al. High performance liquid chromatography of long-chain acylcar-

nitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // *Journal of Lipid Research*. 1996. Vol. 37. P. 684–689.

Barnathan G. Non-methylene-interrupted fatty acids from marine invertebrates: occurrence, characterization, and biological properties // *Biochimie*. 2009. Vol. 91 (6). P. 671–678. doi: 10.1016/j.biochi.2009.03.020.

Bayne B. Aspects of the metabolism of *Mytilus edulis* during starvation // *Netherlands Journal of Sea Research*. 1973. Vol. 7. P. 399–410. doi: 10.1016/0077-7579(73)90061-6.

Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol. Determination in Serum. A Rapid Direction Method // *S. A. Med. J.* 1974. Vol. 48 (7). P. 250–256.

Fokina N. N., Ruokolainen T. R., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Lipid composition in response to temperature changes in blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2015. Vol. 95 (08). P. 1629–1634. doi: 10.1017/S0025315415000326.

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. Vol. 226. P. 497–509.

Freites L., Fernandez-Reiriz M. J., Labarta U. Fatty acid profiles of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) mussel of subtidal and rocky shore origin // *Comp. Biochem. Physiol. B*. 2002. No 2. P. 453–461. doi: 10.1016/S1096-4959(02)00057-X.

Hochachka P. M., Somero G. N. *Biochemical Adaptation*. Oxford: Princeton University Press, 2002. 478 p.

Khardin A. S., Aizdaicher N. A., Latyshev N. A. Changes in the fatty acid composition of hepatopancreas of the mollusk *Mytilus trossulus* fed on microalgae // *Russian Journal of Marine Biology*. 2003. Vol. 29 (6). P. 378–382. doi: 10.1023/B:RUMB.0000011706.89867.ec.

Nogueira L., Garcia D., Trevisan R. et al. Biochemical responses in mussels *Perna perna* exposed to diesel B5 // *Chemosphere*. 2015. Vol. 134. P. 210–216. doi: 10.1016/j.chemosphere.2015.04.034.

Pernet F., Tremblay R., Redjah I. et al. Physiological and biochemical traits correlate with differences in growth rate and temperature adaptation among groups of the eastern oyster *Crassostrea virginica* // *J. Exp. Biol.* 2008. Vol. 211 (6). P. 969–77.

Petterson A. K., Turchini G. M., Jahangard S. et al. Effects of different dietary microalgae on survival, growth, settlement and fatty acid composition of

blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*) larvae // *Aquaculture*. 2010. Vol. 309 (1). P. 115–124. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.09.024.

Soudant P., Marty Y., Moal J. et al. Fatty acid composition of polar lipid classes during larval development of scallop *Pecten maximus* (L.) // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 1998. Vol. 121 (3). P. 279–288. doi: 10.1016/S1095-6433(98)10130-7.

Thompson R. J., Ratcliffe N. A., Bayne B. L. Effects of starvation on structure and function in the digestive gland of the mussel (*Mytilus edulis* L.) // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1974. Vol. 54 (03). P. 699–712. http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400022864.

Trevisan R., Arl M., Sacchet C. L. et al. Antioxidant deficit in gills of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) exposed to chlorodinitrobenzene increases menadione toxicity // *Aquatic toxicology*. 2012. Vol. 108. P. 85–93. doi: 10.1016/j.aquatox.2011.09.023.

Trevisan R., Mello D. F., Uliano-Silva M. et al. The biological importance of glutathione peroxidase and peroxiredoxin backup systems in bivalves during peroxide exposure // *Marine environmental research*. 2014. Vol. 101. P. 81–90. doi: 10.1016/j.marenvres.2014.09.004.

Viarengo A., Canesi L. Mussels as biological indicators of pollution // *Aquaculture*. 1991. Vol. 94 (2). P. 225–243. http://dx.doi.org/10.1016/0044-8486(91)90120-V.

Viso A. C., Marty J. C. Fatty acids from 28 marine microalgae // *Phytochemistry*. 1993. Vol. 34, No 6. P. 1521–1533. doi: 10.1016/S0031-9422(00)90839-2.

Widdows J., Donkin P. Mussels and environmental contaminants: bioaccumulation and physiological aspects // Gosling E. (ed). *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and aquaculture*. Elsevier, Amsterdam, 1992. P. 383–424.

Zhukova N. V. The pathway of the biosynthesis of non-methylene-interrupted dienoic fatty acids in mollusks // *Comp. Biochem. Physiol. B*. 1991. Vol. 100. P. 801–804. doi: 10.1016/0305-0491(91)90293-M.

Zhukova N. V., Imbs A. B., Fa Yi L. Diet-induced changes in lipid and fatty acid composition of *Artemia salina* // *Comp. Biochem. Physiol. B*. 1998. Vol. 120. P. 499–506. doi: 10.1016/S0305-0491(98)10036-6.

Поступила в редакцию 10.09.2015

References

Cyganov Je. P. Metod prjamogo metilirovanija lipidov posle TSH bez jeljuirovanija s silikagelem [Method for direct methylation of lipids after TLC without elution with silica gel]. *Labor. Delo [Lab. Science]*. 1971. No 8. P. 490–493.

Ozernyuk N. D. Fenomenologiya i mekhanizmy adaptacionnyh processov [Phenomenology and adaptation mechanisms]. Moscow: MGU, 2003. 215 p.

Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Lipidy ryb. 1. Metody analiza [Fish lipids. 1. Methods of analysis]. Lososevye (Salmonidae) Karelii. Jekologija. Parazitofauna. Biohimija [...]. Petrozavodsk: KFAN SSSR. 1972. Iss.1. P. 150–163.

Alkanani T., Parrish C. C., Thompson R. J., McKenzie C. H. Role of fatty acids in cultured mussels, *Mytilus edulis*, grown in Notre Dame Bay, Newfoundland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007. Vol. 348. P. 33–45. doi: 10.1016/j.jembe.2007.02.017

Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarroini A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies. *Journal of Lipid Research*. 1996. Vol. 37. P. 684–689.

Barnathan G. Non-methylene-interrupted fatty acids from marine invertebrates: occurrence, characterization,

and biological properties. *Biochimie*. 2009. Vol. 91 (6). P. 671–678. doi: 10.1016/j.biochi.2009.03.020.

Bayne B. Aspects of the metabolism of *Mytilus edulis* during starvation. *Netherlands Journal of Sea Research*. 1973. Vol. 7. P. 399–410. doi: 10.1016/0077-7579(73)90061-6.

Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol. Determination in Serum. A Rapid Direction Method. *S. A. Med. J.* 1974. Vol. 48 (7). P. 250–256.

Fokina N. N., Ruokolainen T. R., Bakhmet I. N., Nemova N. N. Lipid composition in response to temperature changes in blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2015. Vol. 95 (08). P. 1629–1634. doi: 10.1017/S0025315415000326.

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. Vol. 226. P. 497–509.

Freites L., Fernandez-Reiriz M. J., Labarta U. Fatty acid profiles of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) mussel of subtidal and rocky shore origin. *comp. Biochem. Physiol. B*. 2002. No 2. P. 453–461. doi: 10.1016/S1096-4959(02)00057-X.

Hochachka P. M., Somero G. N. *Biochemical Adaptation*. Oxford: Princeton University Press, 2002. 478 p.

Khardin A. S., Aizdaicher N. A., Latyshev N. A. Changes in the fatty acid composition of hepatopáncreas of the mollusk *Mytilus trossulus* fed on microalgae. *Russian Journal of Marine Biology*. 2003. Vol. 29 (6). P. 378–382. doi: 10.1023/B: RUMB.0000011706.89867.ec.

Nogueira L., Garcia D., Trevisan R., Sanches A. L. M., da Silva Acosta D., Dafre, A. L., ... de Almeida E. A. Biochemical responses in mussels *Perna perna* exposed to diesel B5. *Chemosphere*. 2015. Vol. 134. P. 210–216. doi: 10.1016/j.chemosphere.2015.04.034.

Pernet F., Tremblay R., Redjah I., Sévigny J. M., Gionet C. Physiological and biochemical traits correlate with differences in growth rate and temperature adaptation among groups of the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *J. Exp. Biol.* 2008. Vol. 211 (6). P. 969–77.

Pettersen A. K., Turchini G. M., Jahangard S., Ingram B. A., Sherman, C. D. Effects of different dietary microalgae on survival, growth, settlement and fatty acid composition of blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*) larvae. *Aquaculture*. 2010. Vol. 309 (1). P. 115–124. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.09.024.

Soudant P., Marty Y., Moal J., Masski H., François Samain J. Fatty acid composition of polar lipid classes during larval development of scallop *Pecten maximus* (L.). *comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 1998. Vol. 121 (3). P. 279–288. doi: 10.1016/S1095-6433(98)10130-7.

Thompson R. J., Ratcliffe N. A., Bayne B. L. Effects of starvation on structure and function in the digestive gland of the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1974. Vol. 54 (03). P. 699–712. <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315400022864>.

Trevisan R., Arl M., Sacchet C. L., Engel C. S., Danielli N. M., Mello D. F., ... Dafre A. L. Antioxidant deficit in gills of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) exposed to chlorodinitrobenzene increases menadione toxicity. *Aquatic toxicology*. 2012. Vol. 108. P. 85–93. doi: 10.1016/j.aquatox.2011.09.023.

Trevisan R., Mello D. F., Uliano-Silva M., Delapetra G., Arl M., Dafre A. L. The biological importance of glutathione peroxidase and peroxiredoxin backup systems in bivalves during peroxide exposure. *Marine environmental research*. 2014. Vol. 101. P. 81–90. doi: 10.1016/j.marenvres.2014.09.004.

Viarengo A., Canesi L. Mussels as biological indicators of pollution. *Aquaculture*. 1991. Vol. 94 (2). P. 225–243. [http://dx.doi.org/10.1016/0044-8486\(91\)90120-V](http://dx.doi.org/10.1016/0044-8486(91)90120-V).

Viso A. C., Marty J. C. Fatty acids from 28 marine microalgae. *Phytochemistry*. 1993. Vol. 34, No 6. P. 1521–1533. doi: 10.1016/S0031-9422(00)90839-2.

Widdows J., Donkin P. Mussels and environmental contaminants: bioaccumulation and physiological aspects. In: Gosling E. (ed). *The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and aquaculture*. Elsevier. Amsterdam, 1992. P. 383–424.

Zhukova N. V. The pathway of the biosynthesis of non-methylene-interrupted dienoic fatty acids in mollusks. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 1991. Vol. 100. P. 801–804. doi: 10.1016/0305-0491(91)90293-M.

Zhukova N. V., Imbs A. B., Fa Yi L. Diet-induced changes in lipid and fatty acid composition of *Artemia salina*. *Comp. Biochem. Physiol. B*. 1998. Vol. 120. P. 499–506. doi: 10.1016/S0305-0491(98)10036-6.

Received September 10, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Фокина Наталья Николаевна

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

CONTRIBUTORS:

Fokina, Natalia

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

Немова Нина Николаевна

директор, главный научный сотрудник лаб. экологической
биохимии, 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) 571879

Бахмет Игорь Николаевич

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

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) 571879

Bakhmet, Igor

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