

УДК 597 + 577.1

ДИНАМИКА ЛИПИДОВ И НЕКОТОРЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В МЫШЦАХ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ БЕЛОГО МОРЯ ПРИ КРАТКОСРОЧНОМ ГОЛОДАНИИ И ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ПИТАНИЯ

**А. Е. Бахвалова¹, С. А. Мурзина², В. П. Воронин², С. Н. Пеккоева²,
Т. Р. Руоколайнен², Д. Л. Лайус¹, Т. С. Иванова¹, Н. Н. Немова²**

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Проведено исследование сравнительной динамики липидов и некоторых жирных кислот в мышцах половозрелых самок и самцов колюшки трехиглой из Белого моря при ее аквариальном содержании в условиях экспериментального кратковременного голодания и последующего возобновления питания при разных режимах кормления. Наиболее существенные различия и избирательность использования липидов продемонстрированы между самками и самцами рыб в процессе аквариального эксперимента, включающего их голодание и разные режимы питания. Полученные результаты свидетельствуют о способности метаболических систем мышц самцов колюшки к быстрому восстановлению и накоплению необходимого уровня липидов после прекращения голодания. В мышцах самок уровень общих липидов при голодании изменяется за счет первоочередного использования энергетических липидов до их полной утилизации, а также отдельных структурных липидов. Увеличение уровня холестерина в мышцах самцов и самок в условиях голодания и при возобновлении питания может указывать на возможное усиление глюконеогенеза и повышение резистентности организма. Установлена специфичность расщепления отдельных физиологически значимых полиненасыщенных жирных кислот – докозагексаеновой у самцов и эйкозапентаеновой у самок, что, скорее всего, связано с их особой физиологической ролью, которую они выполняют в организме рыб. Показано, что временные изменения для различных липидов и жирных кислот при голодании и исследованных режимах возобновления питания различаются и отражают физиолого-биохимический статус организма, а также функциональную роль и значимость отдельных групп липидов в организме.

Ключевые слова: колюшка трехиглая; Белое море; липиды; жирные кислоты; голодание; питание.

**A. E. Bakhvalova, S. A. Murzina, V. P. Voronin, S. N. Pekkoeva,
T. P. Ruokolainen, D. L. Lajus, T. S. Ivanova, N. N. Nemova. THE
DYNAMICS OF LIPIDS AND SOME FATTY ACIDS IN THE MUSCLES OF THE
WHITE SEA THREESPINE STICKLEBACK DURING SHORT-TERM FASTING
AND UNDER DIFFERENT FEEDING REGIMENS**

The comparative dynamics of lipids and some fatty acids in the muscles of mature females and males of threespine stickleback from the White Sea kept in aquariums under

the conditions of experimental short-term fasting and subsequent renewal of nutrition under different feeding regimens was studied. The most significant differences and the selectivity of lipid utilization are demonstrated between females and males in the process of an aquarium experiment, including their fasting and various dietary regimens. The results indicate the ability of the metabolic systems of male stickleback muscles to rapidly recover and store the requisite level of lipids after the termination of fasting. The relatively constant level of total lipids during fasting in the muscles of females can be explained by its maintenance due to the priority, up to the full, use of energy lipids, as well as individual structural lipids. The increase of the cholesterol level in the muscles of males and females during fasting and after the resumption of nutrition is most likely due to increased gluconeogenesis and increased resistance of the organism. A specificity of the expenditure of certain physiologically significant polyunsaturated fatty acids was observed – docosahexaenoic in males and eicosapentaenoic in females, most probably due to their special physiological roles in the fish organism. The temporal changes in the content of different lipids and fatty acids during fasting and the investigated feeding resumption regimens differ, reflecting the physiological and biochemical status of the organism, as well as the functional role and significance of individual lipid groups in the organism.

Key words: threespine stickleback; White Sea; lipids; fatty acids; fasting; nutrition.

Введение

Верхние и нижние трофические уровни морских экосистем обычно характеризуются высоким видовым разнообразием, в то время как промежуточный уровень включает небольшое число видов мелких пелагических рыб. При высокой их численности изучение именно этих видов, образующих так называемую «осиную талию» экосистемы, может дать важную информацию для понимания механизмов изменений в экосистемах [Cury et al., 2000]. В Белом море к таким видам относятся, например, трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758). Увеличение ее численности в Белом море на несколько порядков, которое имело место за последние одно-два десятилетия [Лайус и др., 2013; Bakhvalova et al., 2016], привело к тому, что колюшка в настоящее время составляет примерно 95 % численности рыб в прибрежной зоне моря в летний период, когда происходит ее нерест [Ivanova et al., 2016]. Сезонные миграции колюшки из открытой части моря в прибрежную зону и обратно приводят к горизонтальному перемещению вещества и энергии и в определенной степени к качественному и количественному обогащению прибрежных акваторий биогенными компонентами. Состав пищи, ее сбалансированность и доступность обеспечивают и поддерживают процессы роста и развития организма, размножения и формирования численности отдельных поколений в популяциях рыб Белого моря, в том числе колюшки трехиглой. Взрослая колюшка в первой половине лета примерно в течение месяца обитает около берегов, где не только нерестится, но и активно питается, в том числе и собственной икрой. Причем самки питаются

несколько активнее и разнообразнее ухаживающих за гнездом и потомством самцов [Демчук и др., 2018]. Известно, что неотъемлемым звеном жизненного цикла самцов колюшки трехиглой, например, после нереста является неполное голодание, при этом часто нормальная функциональная и двигательная активность сохраняется [Лайус и др., 2013]. В процессе голодания изменяется интенсивность и направленность многих эндогенных взаимосвязанных метаболических реакций и процессов, которые могут иметь в том числе компенсаторный характер, например, при продолжающемся голодании вне физиологического оптимума [Jezierska et al., 1982; Osako et al., 2003]. К числу таких адаптивных биохимических систем относятся липиды и их жирнокислотные компоненты, которые выполняют важные функции в клеточном метаболизме, прежде всего как источник энергетических резервов и субстратов для пластического обмена [Tocher, 2003; Arts et al., 2009]. Липиды играют важную роль в формировании биопродуктивности водных экосистем северных регионов [Møller, 2006]. При этом следует отметить, что характер ответной биохимической реакции с участием липидов на тканевом и клеточном уровнях при изменении или недостатке пищи, в том числе при неполном или полном голодании, колюшки трехиглой остается невыясненным. Исследования изменений липидного статуса и их связи с характером питания разных видов беломорских рыб могут иметь значение при анализе динамики численности стада рыб и межвидовых пищевых взаимоотношений.

Целью настоящей работы было исследование сравнительной динамики липидов и некоторых жирных кислот в мышцах половозрелых самок и самцов колюшки трехиглой из Белого

Таблица 1. Характеристика анализируемого материала трехиглой колюшки Белого моря в природных условиях, во время 7-дневного голодания (1) и при разных режимах питания (8-е (2) и 9-е (3) сутки опыта)

Table 1. Characteristics of the analyzed material of the White Sea threespine stickleback in natural conditions, during the 7-day fasting (1) and under different feeding regimes of nutrition – 8th day (2) and 9th day (3) of the experiment

Режим содержания Regime of fish keeping	Лагуна Колюшковая Lagoon Kolyushkovaya (0)		Аквариальный эксперимент Aquarian experiment					
			(1)		(2)		(3)	
Пол Sex	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Объем выборки Number of samples	8	8	5	5	8	3	7	4
TL	6,7 ± 0,13	6,6 ± 0,04	6,6 ± 0,14	7,0 ± 0,04	6,7 ± 0,13	6,6 ± 0,04	6,6 ± 0,14	7,0 ± 0,04
SL	6 ± 0,14	6,5 ± 0,13	5,9 ± 0,07	6,3 ± 0,27	6 ± 0,12	6,8 ± 0,25	6,3 ± 0,07	6,6 ± 0,29
TW	2,7 ± 0,24	3,4 ± 0,26	2,4 ± 0,07	2,5 ± 0,32	2,4 ± 0,14	2,8 ± 0,24	3,0 ± 0,13	3,1 ± 0,52

Примечание. Общая (TL) и стандартная (SL) длина тела, общая масса тела (TW). Данные представлены в виде $M \pm m$ (выборочная ошибка).

Note. Total (TL) and standard (SL) body length, total body weight (TW). The data are presented in the form $M \pm m$ (selective error).

моря при аквариальном ее содержании в условиях экспериментального кратковременного голодания и последующего возобновления питания при разных режимах кормления.

Материалы и методы

Половозрелые особи (самки и самцы) колюшки трехиглой по завершении нереста (июль) отлавливались с помощью равнокрылого невода длиной 7 м в лагуне Колюшковая (N66°31'32.62", E33°64'59.53") – полуизолированной акватории пролива Сухая Салма (Кандалакшский залив, Белое море). Эта акватория, мелководная и умеренно заросшая zostерой, оценивается как благоприятное нерестилище для колюшки. Соленость в лагуне несколько ниже, чем в море, и составляет 16–18 ‰. Давление со стороны хищников низкое, здесь лишь изредка встречаются керчаковые рыбы, активно потребляющие колюшку [Bakhvalova et al., 2016]. Численность колюшки в июне 2016 г. составляла 33–37 экз./м², при соотношении самцов к самкам 1 : 1,29. В планктоне доминирует копепода *Acartia longiremis* (Н. В. Полякова, неопубликованные данные), а бентос представлен олигохетами и личинками ортокладин, которые являются кормовыми объектами колюшки.

Постановку аквариального эксперимента проводили на базе УНБ СПбГУ «Беломорская». Отловленных рыб помещали в три соединенных между собой аквариума объемом 20 л каждый с проточной системой подачи морской воды с сохранением физических параметров среды (температура и соленость). Среднее значение температуры – 22,5 °С, солености – 17 ‰. Все рыбы голодали в течение 7 дней, после чего они

делились на три группы: 1) голодание в течение 7 дней; 2) 8-е сутки опыта, с питанием в течение 1 ч. после голодания; 3) 9-е сутки опыта, с питанием в течение 24 ч. после голодания. Кормом являлся природный планктон с доминированием в нем копеподы *Acartia longiremis*. Контролем служили рыбы из того же невода, выловленные в Сухой Салме, не подвергавшиеся голоданию.

У каждой особи фиксировались мышцы в 96% этаноле. У рыб измеряли общую (TL) (от рыла до конца хвостового плавника) и стандартную (SL) (от рыла до конца чешуйного покрова) длину тела и определяли общую массу тела (TW). Объем материала представлен в таблице 1.

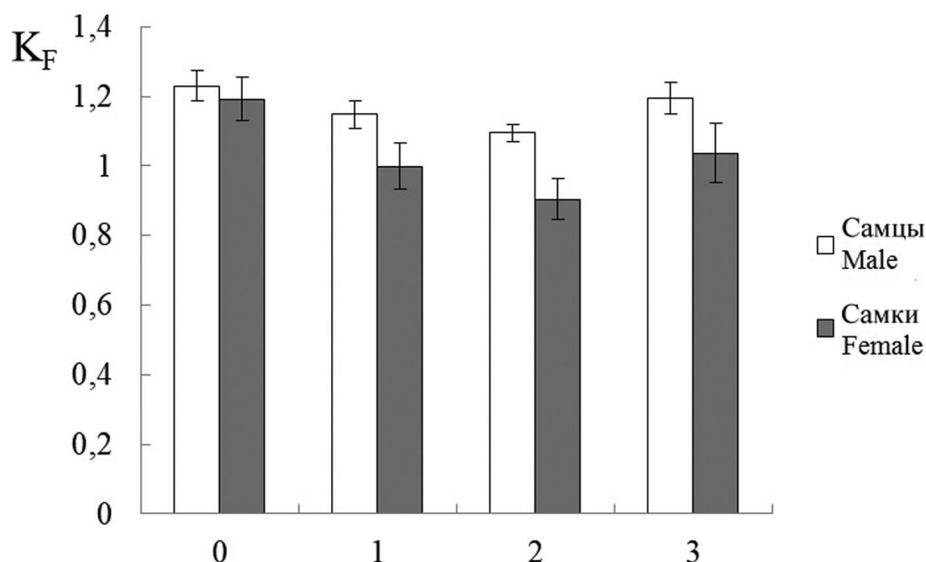
Для всех рыб был определен коэффициент упитанности по формуле Фултона (K_F):

$$K_F = \frac{TW}{SL^3} * 100,$$

где TW – масса рыбы, г; SL – стандартная длина тела, см.

Липидный и жирнокислотный статус мышц самок и самцов колюшки оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), общих фосфолипидов (ФЛ) и их индивидуальных классов – фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилинозитола (ФИ), фосфатидилсерина (ФС), сфингомиелина (СФМ) и лизофосфатидилхолина (ЛФХ), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС) и отдельных жирных кислот (ЖК) общих липидов.

В лаборатории пробы мышц перефиксировали смесью хлороформ : метанол (2 : 1 по объему). Пробы гомогенизировали и липиды экстрагировали по методу Фолча [Folch et al.,



Изменение коэффициента упитанности (K_F) трехиглой колюшки Белого моря в природных условиях (0), во время 7-дневного голодания (1) и при разных режимах питания – 8-е (2) и 9-е (3) сутки опыта

Change in the fatness ratio (K_F) of the white-throat stickleback in the White Sea in natural conditions (0), during the 7-day fasting (1) and under different feeding regimes regimes of nutrition – 8th day (2) and 9th day (3) of the experiment

1957], концентрировали досуха с помощью роторно-вакуумной установки. Выделенные липиды фракционировали на пластинках Silufol (Kavalier, Чехия) в системе растворителей петролейный эфир : серный эфир : уксусная кислота (90 : 10 : 1 по объему). Количественное определение суммарных ФЛ, ТАГ и ЭХС проводили гидроксаматным методом [Walsh et al., 1965; Сидоров и др., 1972], ХС – методом Энгельбрехта [Engelbrecht et al., 1974] и выражали в процентах сухого вещества.

Количественное определение отдельных классов ФЛ (ФХ, ФЭА, ФИ, ФС, СФМ, ЛФХ) проводили методом высокоэффективной газожидкостной хроматографии [Arduini, 1996] на стальной колонке Nucleosil 1007 («Элсико», Россия). Подвижная фаза – ацетонитрил : гексан : метанол : ортофосфорная кислота (918 : 30 : 30 : 17,5). Детектирование проводили по степени поглощения света при 206 нм. Для идентификации отдельных пиков исследуемых фосфолипидов на хроматограмме использовали стандартные растворы ФЛ (Sigma Aldrich, США). Содержание ФЛ-компонентов оценивали по значениям площадей пиков на хроматограмме.

Состав и содержание ЖК общих липидов после метанолиза [Цыганов, 1971] определяли методом газовой хроматографии. Метилловые эфиры ЖК разделяли на хроматографе «Кристалл 5000.2» (ХРОМАТЭК, Россия) с капиллярными колонками ZB-FFP, используя в качестве

внутреннего стандарта бегеновую ЖК (22:0) (Sigma Aldrich, США), хроматограммы обрабатывали с помощью компьютерной программы «Хроматэк Аналитик». ЖК-статус оценивали индивидуально по содержанию отдельных ЖК и их соотношениям.

Статистическая обработка данных осуществлялась с использованием программ MS Excel 2010 и Statistica 10.0. Достоверность различий между содержанием липидов у колюшки из разных экспериментов оценивали с помощью критерия Стьюдента (t-test). Для оценки различий по таким показателям, как упитанность, доля ОЛ, ФЛ, ТАГ, ЭХС и ХС (% сухого вещества), у рыб разного пола на разных этапах эксперимента был проведен двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA (фактор 1 – этап эксперимента, фактор 2 – пол рыбы).

Экспериментальная работа проведена с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

В настоящем исследовании показано, что упитанность самок колюшки достоверно ниже упитанности самцов (рис.), при этом фактор пола вносит достоверные различия ($p = 0,007$; $F = 7,95$) в данный показатель, в то время как этап эксперимента оказывает меньшее влия-

ние ($p = 0,004$; $F = 5,9$). Коэффициент упитанности колюшки при голодании существенно снижался (в большей степени у самцов) по сравнению с особями контрольной группы. При возобновлении питания (8-е сутки) наблюдалось увеличение упитанности у колюшки обоих полов по сравнению с контролем и с рыбами, которые голодали (рис.).

Установлена динамика ОЛ и отдельных липидных классов, в том числе некоторых ключевых ЖК в мышцах самок и самцов трехиглой колюшки, содержащихся в режиме голодания (7 дней) и при возобновлении питания (8-е и 9-е сут. (табл. 2)). Показаны достоверные различия по уровню ОЛ, ФЛ и ТАГ в мышцах самок и самцов рыб, что подтверждается данными дисперсионного анализа ($p = 0,003$; $p = 0,004$; $p = 0,03$ соответственно). Содержание ОЛ, ФЛ и ХС в мышцах колюшки достоверно различается при разных режимах кормления ($p = 0,01$; $p = 0,00001$; $p = 0,00000$ соответственно).

Мышцы, самцы

В мышцах количество ОЛ в период голодания уменьшилось в 1,7 раза (9,41 vs 5,61 % сухого вещества) за счет существенного расходования ТАГ – 2,56 vs 0,33 % сухого вещества, а также общих ФЛ (6,27 и 3,41 %) – преимущественно за счет ФХ, ФЭА, ЛФХ, ФС, СФМ, по сравнению с таковым у особей контрольной группы (в % сухого вещества: 4,47 и 2,39; 1,13 и 0,68; 0,08 и 0,05; 0,19 и 0,13; 0,03 и 0,004 соответственно). При возобновлении питания (8-е сут.) и заборе материала после 1 ч. питания показано дальнейшее снижение уровня ОЛ до 4,7 % сухого вещества, за счет тех же липидов, а также ЭХС (0,35 и 0,04 % сухого вещества). Повышение уровня ОЛ до 6,81 % сухого вещества у рыб, за счет ТАГ и ХС, показано на 9-е сут. при неограниченном питании в течение 24 ч., по сравнению с таковым у самцов из контрольной группы и при голодании. Количество ХС значительно увеличилось у самцов в ходе аквариального эксперимента по сравнению с рыбами из лагуны Колюшковая (0,09 % сухого вещества). Максимальный уровень ХС показан для рыб при голодании – 1,35 % сухого вещества, далее при возобновлении питания (8-е и 9-е сут.) – 0,98 и 1,01 % сухого вещества соответственно. При этом показатель ХС/ФЛ достоверно увеличивался у рыб в аквариальных условиях по сравнению с таковым в мышцах самцов контрольной группы (табл. 2). Следует отметить, что количество ФИ достоверно не изменялось.

Количество ПНЖК, среди которых доминировали ЖК семейства (n-3) за счет 22:6(n-3)

докозагексаеновой кислоты (ДГК) и 20:5(n-3) эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК), а также минорной 22:5(n-3) докозапентаеновой кислоты (ДПК), было наибольшим в ЖК-спектре самцов колюшки контрольной группы (41,97; 22,32; 7,67 и 4,01 % суммы ЖК соответственно). При этом количество ПНЖК семейства (n-6) составляло 4,39 % суммы ЖК, в которых арахидоновая кислота (АРА), 20:4(n-6) – 2,14 % суммы ЖК и 18:2(n-6) – 1,65 %. Второе место по количеству занимали МНЖК (32,95 % суммы ЖК), в которых существенная доля определялась следующими ЖК (в порядке уменьшения) – 18:1(n-9), 20:1(n-9), 18:1(n-7), 22:1(n-11) и 16:1(n-7) (табл. 2). Количество НЖК составляло 25,01 % суммы ЖК, в которых ведущей являлась 16:0 пальмитиновая кислота (15,02 % суммы ЖК), а также 18:0 стеариновая (4,95 % суммы ЖК).

Уровень ПНЖК, в том числе семейства (n-3) и отдельных ЖК – ДГК, в ходе аквариального эксперимента в мышцах самцов достоверно не изменялся по сравнению с контрольной группой, но существенно снижался у рыб при возобновлении питания на 9-е сут. Количество ЭПК (% суммы ЖК) достоверно увеличивалось в мышцах самцов при голодании (10,63) и при возобновлении кормления, 8-е сут. (11,52), по сравнению с таковым у рыб контрольной группы (7,67) и при возобновлении кормления, 9-е сут. (5,17). Содержание 18:3(n-3), 18:4(n-3) и 22:5(n-3) варьировало и было наибольшим в мышцах самцов контрольной группы по сравнению с таковым у рыб при голодании и при двух режимах кормления (табл. 2). Достоверное увеличение количества АРА показано в мышцах самцов при голодании и при возобновлении питания (8-е сут.) по сравнению с таковым у рыб контрольной группы (3,3 и 4,04 vs 2,14 % суммы ЖК соответственно). Уровень АРА у рыб при возобновлении питания (9-е сут.) не отличался от такового в мышцах самцов из контрольной группы – 2,12 и 2,14 % суммы ЖК соответственно. Коэффициент (n-3)/(n-6), характеризующий направление и интенсивность синтеза ЖК данных семейств ПНЖК, снижался у рыб в аквариальном эксперименте и был наименьшим у самцов при возобновлении кормления (9-е сут.) (4,51) по сравнению с таковым у особей из контрольной группы (8,29).

Установлено снижение количества МНЖК за счет 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-7) и 20:1(n-9) в мышцах самцов во время голодания и при возобновлении питания (8-е сут.) по сравнению с таковым у рыб из контрольной группы и при кормлении (9-е сут.), у которых их уровень не различался (табл. 2).

Таблица 2. Содержание общих липидов и их отдельных классов (общих фосфолипидов, фосфатидилхолина, фосфатидилэтаноламина, фосфатидилсерина, фосфатидилинозитола, сфингомиелина, лизофосфатидилхолина, триацилглицеринов, эфиров холестерина и холестерина) (% сухой массы), а также жирных кислот общих липидов (% суммы ЖК) в мышцах трехиглой колюшки Белого моря в природных условиях, во время 7-дневного голодания (1) и при разных режимах питания – 8-е (2) и 9-е (3) сутки опыта

Table 2. The content of total lipids and their individual classes (total phospholipids, phosphatidylcholine, phosphatidylethanolamine, phosphatidylserine, phosphatidylinositol, sphingomyelin, lysophosphatidylcholine, triacylglycerols, cholesterol esters and cholesterol) (% dry weight), as well as fatty acids of total lipids (% of total FA) in the muscles of the White Sea threespine stickleback in natural conditions, during the 7-day fasting (1) and under different feeding regimes of nutrition – 8th day (2) and 9th day (3) of the experiment

Режим содержания Regime of fish keeping	Лагуна Колюшковая Lagoon Kolyushkovaya (0)		Аквариальный эксперимент Aquarian experiment					
	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)		
Длина, см Total length, cm	7,3 ± 0,13	6,7 ± 0,13	7,0 ± 0,26	6,6 ± 0,04	7,4 ± 0,17	6,6 ± 0,14	7,5 ± 0,24	7,0 ± 0,04
Пол Sex	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Число проб Number of samples	8	8	5	5	8	3	7	4
ОЛ TL	9,41 ± 1,3 ²³	5,46 ± 0,58 ⁴	5,61 ± 0,24 ¹³	4,62 ± 0,28	4,7 ± 0,27 ²	5 ± 0,42	6,81 ± 1,32	3,87 ± 0,14 ¹
ФЛ PL	6,27 ± 0,45 ²³⁴	4,34 ± 0,65 ⁴	3,41 ± 0,2 ¹	3 ± 0,23 ⁴	3,63 ± 0,31 ¹	3,54 ± 0,5	3,79 ± 0,52 ¹	2,81 ± 0,37 ²
ФИ PI	0,14 ± 0,02	0,078 ± 0,01 ⁴	0,12 ± 0,01	0,08 ± 0,02	0,11 ± 0,01	0,12 ± 0,03	0,12 ± 0,03	0,03 ± 0,01 ¹
ФС PS	0,19 ± 0,02 ²³⁴	0,14 ± 0,02 ⁴	0,13 ± 0,01 ¹	0,11 ± 0,03	0,13 ± 0,02 ¹	0,14 ± 0,03	0,12 ± 0,02 ¹	0,06 ± 0,01 ¹
ФЗА PEA	1,13 ± 0,08 ²³⁴	0,79 ± 0,13 ⁴	0,68 ± 0,04 ¹⁴	0,55 ± 0,11	0,74 ± 0,08 ¹⁴	0,69 ± 0,07	0,44 ± 0,02 ¹²³	0,41 ± 0,05 ¹
ФХ PC	4,47 ± 0,34 ²³⁴	2,92 ± 0,42	2,39 ± 0,17 ¹	2,17 ± 0,24	2,54 ± 0,21 ¹	2,46 ± 0,39	3,03 ± 0,46 ¹	2,22 ± 0,36
ЛФХ LPC	0,08 ± 0,007 ²⁴	0,101 ± 0,03	0,05 ± 0,008 ¹	0,05 ± 0,008	0,06 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,04 ± 0,003 ¹	0,05 ± 0,01
СФМ SFM	0,03 ± 0,002 ²³⁴	0,02 ± 0,004 ²³⁴	0,004 ± 0,001 ¹⁴	0,004 ± 0,001 ¹	0,01 ± 0,001 ¹	0,007 ± 0,002 ¹	0,008 ± 0,002 ¹²	0,005 ± 0,001 ¹
Неизвестные Unknown	0,24 ± 0,03 ²³⁴	0,29 ± 0,07 ²³⁴	0,05 ± 0,004 ¹	0,05 ± 0,01 ¹	0,04 ± 0,01 ¹	0,06 ± 0,01 ¹	0,03 ± 0,01 ¹	0,05 ± 0,004 ¹
ТАГ TAG	2,56 ± 0,79 ²³	0,33 ± 0,14	0,5 ± 0,16 ¹³	0,29 ± 0,25	0,05 ± 0,06 ¹²	0	1,86 ± 1,06	0,05 ± 0,02
ЭХС ECHOL	0,49 ± 0,25	0,29 ± 0,1 ²	0,35 ± 0,12 ³	0,08 ± 0,01 ¹	0,04 ± 0,03 ²	0,08 ± 0,07	0,19 ± 0,08	0,36 ± 0,12
ХС CHOL	0,09 ± 0,04 ²³⁴	0,49 ± 0,23 ²³	1,35 ± 0,14 ¹³	1,24 ± 0,25 ¹	0,98 ± 0,12 ¹²	1,38 ± 0,23 ¹	1,01 ± 0,1 ¹	0,65 ± 0,35
ХС/ФЛ CHOL/PL	0,02 ± 0,01 ²³⁴	0,16 ± 0,09	0,41 ± 0,06 ¹	0,43 ± 0,12	0,29 ± 0,05 ¹	0,41 ± 0,11	0,31 ± 0,06 ¹	0,27 ± 0,16
14:0	2,68 ± 0,34 ²³	1,43 ± 0,17 ²	1,47 ± 0,21 ¹⁴	0,96 ± 0,05 ¹	1,17 ± 0,16 ¹⁴	1,08 ± 0,14	2,7 ± 0,49 ²³	2,13 ± 0,76

Таблица 2 (окончание)
Table 2 (continued)

Режим содержания Regime of fish keeping	Лагуна Колушковая Lagoon Kolyushkovaya (0)		Аквариальный эксперимент Aquarian experiment (2)			(3)		
			(1)					
16:0	15,02 ± 0,4523	17,63 ± 0,28	17,25 ± 0,261	17,67 ± 0,12	16,93 ± 0,271	17,27 ± 0,18	19,13 ± 1,99	16,05 ± 0,54
18:0	4,95 ± 0,4923	7,55 ± 0,232	7,82 ± 0,621	9,97 ± 0,3514	8,84 ± 0,511	9,03 ± 1,14	7,47 ± 1,32	6,67 ± 0,9623
20:0	1,24 ± 0,143	1,18 ± 0,142	1,58 ± 0,1	1,8 ± 0,121	1,82 ± 0,061	1,82 ± 0,24	2,31 ± 0,58	1,45 ± 0,1
ΣНЖК ΣSFA	25,01 ± 0,7723	29,35 ± 0,42	29,43 ± 0,721	32,2 ± 0,6314	30,06 ± 0,691	30,64 ± 1,284	33,71 ± 4,09	27,5 ± 1,0223
16:1(n-7)	3,27 ± 0,3623	2,55 ± 0,23	2 ± 0,131	2,04 ± 0,13	1,75 ± 0,081	1,93 ± 0,151	3,15 ± 0,6	2,53 ± 0,61
18:1(n-9)	13,13 ± 0,72	11,82 ± 0,35	12,01 ± 0,164	12,89 ± 0,51	11,96 ± 0,344	12,08 ± 0,64	16,29 ± 1,4823	13,86 ± 1,24
18:1(n-7)	3,72 ± 0,2323	3,8 ± 0,183	3,27 ± 0,31	3,23 ± 0,29	2,78 ± 0,061	2,87 ± 0,241	3,89 ± 0,54	3,23 ± 0,46
20:1(n-9)	5,88 ± 123	2,34 ± 0,38	3,14 ± 0,6514	1,44 ± 0,13	2,77 ± 0,5914	2 ± 0,76	6,95 ± 1,4323	5,18 ± 1,92
22:1(n-11)	3,33 ± 0,733	0,74 ± 0,2	1,03 ± 0,35	0,54 ± 0,06	0,97 ± 0,311	0,84 ± 0,28	2,6 ± 0,85	2,95 ± 1,32
ΣМНЖК ΣMUFA	32,95 ± 2,523	23,92 ± 0,92	25,19 ± 0,9814	23,71 ± 0,62	23,96 ± 1,1314	23,86 ± 1,47	37,23 ± 4,0723	31,34 ± 5,81
18:2(n-6)	1,65 ± 0,13	1,37 ± 0,113	1,45 ± 0,12	1,13 ± 0,1	1,33 ± 0,111	1 ± 0,11	1,27 ± 0,22	1,38 ± 0,2
20:4(n-6)	2,14 ± 0,3823	2,89 ± 0,452	3,3 ± 0,371	4,42 ± 0,171	4,04 ± 0,341	4,13 ± 0,51	2,12 ± 0,92	3,09 ± 0,88
Σ (n-6) ПНЖК Σ (n-6) PUFA	4,39 ± 0,3223	5,29 ± 0,312	5,47 ± 0,261	6,35 ± 0,211	6,13 ± 0,311	5,85 ± 0,53	4,27 ± 0,92	5,33 ± 0,79
18:3(n-3)	0,37 ± 0,03234	0,25 ± 0,0323	0,2 ± 0,041	0,15 ± 0,021	0,23 ± 0,051	0,13 ± 0,031	0,22 ± 0,081	0,26 ± 0,05
18:4(n-3)	0,57 ± 0,1 ²³	0,16 ± 0,04	0,25 ± 0,07 ¹	0,13 ± 0,01	0,15 ± 0,02 ¹	0,11 ± 0,02	0,28 ± 0,15	0,32 ± 0,1
20:5(n-3)	7,67 ± 0,78 ²³	11,16 ± 0,55	10,63 ± 0,39 ¹⁴	11,74 ± 0,42	11,52 ± 0,45 ¹	11,76 ± 0,5	5,17 ± 1,83 ²	8,63 ± 1,6
22:5(n-3)	4,01 ± 0,14 ²³⁴	3,64 ± 0,12 ²	3,27 ± 0,22 ¹	3,04 ± 0,17 ¹	3,19 ± 0,19 ¹⁴	3,14 ± 0,36	2,11 ± 0,51 ¹³	3,38 ± 0,32
22:6(n-3)	22,32 ± 1,08 ⁴	24,18 ± 1,07 ²	22,96 ± 0,58 ⁴	20,11 ± 1,14 ¹	21,79 ± 0,62 ⁴	21,74 ± 1,79	11,52 ± 3,55 ¹²³	20,6 ± 3,26
Σ (n-3) ПНЖК Σ (n-3) PUFA	35,85 ± 1,53 ⁴	40,05 ± 1,22 ²	38,27 ± 0,67 ⁴	36,02 ± 0,94 ¹	37,97 ± 0,82 ⁴	37,82 ± 2,47	20,97 ± 5,52 ¹²³	34,32 ± 4,86
ΣПНЖК ΣPUFA	41,97 ± 1,8 ⁴	46,67 ± 1,13	45,26 ± 0,81 ⁴	43,97 ± 0,71	45,83 ± 0,91 ⁴	45,37 ± 1,97	29 ± 5,37 ¹²³	41,14 ± 5,36
(n-3)/(n-6)	8,29 ± 0,32 ²³⁴	7,78 ± 0,57 ²	7,06 ± 0,33 ¹⁴	5,7 ± 0,33 ¹	6,32 ± 0,38 ¹⁴	6,63 ± 0,93	4,51 ± 0,68 ¹²³	6,48 ± 0,5
16:0/18:1(n-9)	1,17 ± 0,09 ²³	1,5 ± 0,06	1,44 ± 0,02 ¹	1,38 ± 0,06	1,42 ± 0,04 ¹	1,44 ± 0,08	1,22 ± 0,15	1,19 ± 0,12

Примечание. ОЛ – общие липиды, ФЛ – общие фосфолипиды, ФИ – фосфатидилинозитол, ФС – фосфатидилсерин, ФЭА – фосфатидилэтаноллин, ФХ – фосфатидилхолин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин, ТАГ – триацилглицерины, ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты. Значения представлены в виде: М ± m. Надстрочные цифры над средним значением липидного показателя показывают достоверность отличий (p ≤ 0,05): ¹ – значение достоверно отличается от такового у колюшки из лагуны Колушковая, ² – 7 дн. голодания, ³ – 1 ч. питания, ⁴ – 24 ч. питания. Парные сравнения проводили только в рамках группы самцов и самок.

Note. TL – total lipids, PL – total phospholipids, PI – phosphatidylinositol, PS – phosphatidylserine, PEА – phosphatidylethanolamine, PC – phosphatidylcholine, LPC – lysophosphatidylcholine, SFM – sphingomyelin, TAG – triacylglycerols, ECHOL – cholesterol esters, CHOL – saturated fatty acids, MUFA – monounsaturated fatty acids, PUFA – polyunsaturated fatty acids. The values are given in the form: M ± m. Supernumerary figures over the average value of the lipid index show the reliability of the differences (p ≤ 0,05): ¹ – the value significantly differs from that of the stickleback from the lagoon Kolyushkovaya, ² – 7 days of fasting, ³ – 1 hour of nutrition, ⁴ – 24 hours of nutrition. The pairwise comparisons were conducted only within the framework of a group of males and females.

Схожая вариация уровня НЖК за счет 14:0, 16:0, 18:0, 20:0 также показана в мышцах самцов – увеличение его при голодании и при возобновлении питания (8-е сут.) по сравнению с уровнем у контрольной группы и при возобновлении кормления (9-е сут.).

Коэффициент интенсивности метаболизма 16:0/18:1(n-9) увеличивался у рыб при голодании и при возобновлении питания (8-е сут.) – 1,44 и 1,42 – по сравнению с таковым у рыб из контрольной группы и при возобновлении питания (9-е сут.), у которых он не различался – 1,17 и 1,22.

Мышцы, самки

В мышцах самок уровень ОЛ варьирует в значительно меньшей степени, чем у самцов, и достоверно снижается только у особей при возобновлении питания (9-е сут.) по сравнению с таковым у контрольной группы (3,87 и 5,46 % сухого вещества). Соответствующее снижение количества показано для ТАГ, при этом их уровень слабодетектируем (следовые количества) в мышцах самок в аквариальном эксперименте при возобновлении кормления (8-е сут.), а также общих ФЛ за счет ФЭА, ФС и СФМ (табл. 3). В том числе исчерпываются запасы ЭХС у рыб при голодании по сравнению с контрольной группой, но их уровень восстанавливается при возобновлении питания (9-е сут.). Уровень ХС увеличивается при голодании по сравнению с контрольной группой (1,24 vs 0,49 % сухого вещества) и снижается в мышцах самок при возобновлении питания (9-е сут.), достоверно не различаясь с таковым контрольной группы (0,65 и 0,49 % сухого вещества). При этом направление варьирования значений коэффициента ХС/ФЛ у исследуемых особей соответствует динамике уровня ХС.

Уровень доминирующих ПНЖК в мышцах самок в контрольной группе и в ходе аквариального эксперимента не различался и был в пределах от 41,14 до 46,67 % суммы ЖК. Количество ЖК семейств (n-3) и (n-6) за счет ДГК, ДПК и АРА разнонаправленно изменяется – снижается и повышается соответственно – в мышцах самок при голодании по сравнению с таковым контрольной группы (табл. 2). Коэффициент (n-3)/(n-6) в мышцах самок оставался относительно стабильным и достоверно снижался только у рыб при голодании по сравнению с контролем (табл. 2). Количество МНЖК у исследуемых рыб достоверно повысилось при возобновлении кормления (9-е сут.). При этом установлено единственное достоверное снижение уровня 16:1(n-7) и 18:1(n-7) в мышцах

самок при возобновлении питания (8-е сут.) по сравнению с контрольной группой. Наибольшие достоверные вариации показаны для НЖК, за счет 18:0, уровень которых незначительно увеличивался у особей при голодании и при возобновлении питания на 8-е сут. по сравнению с контрольной группой, а затем снижался до количества контрольных особей.

Коэффициент интенсивности метаболизма 16:0/18:1(n-9) в мышцах исследованных рыб достоверно не различался.

Обсуждение

Мышцы трехиглой колюшки накапливают липиды в большей степени для собственных нужд и поддержания своих функциональных возможностей, связанных с активным движением, перемещениями (миграциями) на длительные дистанции, противостоянием потоку и многим другим. При этом качественный и количественный состав липидов мышц демонстрирует высокую ценность рассматриваемой рыбы как промежуточного звена в перемещении вещества и энергии в форме этих многообразных биохимических веществ, в том числе физиологически значимых ЖК, к консументам более высоких порядков, которыми в том числе являются коммерчески значимые виды рыб (навага, сельдь, треска и другие). Для лососевых рыб, например, показана более четкая и широкая динамика количества липидов в мышцах, чем в печени, ввиду того, что мышцы выполняют роль энергетического депо [Лизенко и др., 1980].

В настоящем исследовании мышцы самцов колюшки в летний сезон в природных условиях характеризовались большим количеством ОЛ, чем мышцы самок, что, возможно, связано с участием липидов мышц в процессах нереста у самок, о чем может также свидетельствовать более низкий уровень энергетических ТАГ, в том числе МНЖК, которые являются структурными компонентами этой группы липидов. Таким образом, показаны достоверные различия по уровню ОЛ, ФЛ и ТАГ в мышцах самок и самцов, что подтверждается данными дисперсионного анализа. Содержание ОЛ, ФЛ и ХС в мышцах колюшки достоверно различается при разных режимах кормления. При этом различий в уровне ЭХС в мышцах исследованных рыб по полу или на разных этапах эксперимента не установлено, что указывает на сравнительно низкую степень вовлеченности и значимости этой группы запасных липидов (минорных по количеству) в мышцах колюшки при данных условиях.

Результаты, свидетельствующие о том, что упитанность самок меньше упитанности самцов колюшки, согласуются с данными ранее опубликованных работ [Демчук и др., 2018]. Упитанность самцов и самок колюшки, обусловленная изменениями липидного спектра мышц, также может быть отражением уровня гиперфагии, которая, как показано в исследованиях на лососевых [Jobling et al., 1993], а также колюшковых [Zhu et al., 2003], наблюдается при долговременном ограничении или дисбалансе питания, сопровождающемся критическим снижением жировых запасов [Won, Borski, 2013].

Качественный состав липидов и ЖК у обоих полов контрольной группы был сходен. Некоторые различия в количественном содержании связаны с более высоким уровнем ПНЖК (включая кислоты семейств (n-3) и (n-6)), коэффициента (n-3)/(n-6), количества НЖК, а также с более низким количеством общих ФЛ и МНЖК у самок. Таким образом, для самок и самцов колюшки, обитающих в природных условиях в период завершения нереста, показано отсутствие половых различий в качественном составе липидов, но обнаружена количественная дифференциация липидного спектра.

Ранее [Мурзина и др., 2018] была показана тканевая неоднородность и специфичность липидного и ЖК-спектра в мышцах, печени и гонадах трехиглой колюшки Белого моря, обитающей в прибрежной зоне в нерестовый период. Был установлен высокий уровень ПНЖК в мышцах и гонадах самок в преднерестовый период, в основном семейства (n-3), в которых доминировали эссенциальные ЭПК и ДГК. При этом показано, что основным органом депонирования липидов у колюшки является печень, ее функциональная роль, по-видимому, значительно шире, чем у мышц, и она участвует в поддержании энергетического и пластического обмена, в синтезе веществ стероидной природы для обеспечения надлежащего функционирования всех органов и систем. Так, в наших исследованиях показано [Мурзина и др., 2019], что качественный и количественный состав липидов и некоторых ЖК в печени и гонадах отражает взаимосвязь этих органов в преднерестовый и нерестовый периоды, в том числе в формировании «метаболически» активной икры в зависимости от трофических условий нерестилищ.

Наиболее существенные различия и избирательность использования липидов продемонстрированы между самками и самцами рыб в процессе аквариального эксперимента, включающего их голодание и разные режимы питания. Прежде всего следует отметить более

драматическое снижение количества ОЛ при голодании у самцов, однако после возобновления питания их уровень достоверно не различается с таковым у рыб из контрольной группы. При этом в мышцах самок количество ОЛ при голодании не изменялось, и их уровень в этой ткани у самок достоверно снижается по сравнению с контрольной группой только при возобновлении питания (9-е сутки). Эти результаты согласуются с синхронным изменением упитанности рыб.

Полученные данные могут свидетельствовать о способности метаболических систем мышц самцов колюшки к быстрому восстановлению и накоплению необходимого уровня липидов после прекращения голодания. Относительно постоянный уровень ОЛ в мышцах самок при голодании может объясняться его поддержанием за счет первоочередного использования энергетических липидов – ТАГ – до их полной утилизации при голодании, а также отдельных ФЛ за счет ключевых структурных ФЭА и ФХ. Особая значимость в поддержании жизнедеятельности организма обоих полов в условиях голодания была показана для ТАГ (основной молекулярной формы депонирования энергии), что вполне можно рассматривать как единый механизм развития ответной реакции на условия голодания и ограниченности пищи у рыб [Лизенко и др., 1980; Sargent et al., 1999; Godavarthy et al., 2012]. Высокая лабильность установлена для ФЛ, при этом использование индивидуальных липидных классов в механизмах компенсаторных реакций, направленных на поддержание гомеостаза в условиях голодания, различалось для самок и самцов. В мышцах самцов снижается также и общий уровень ФЛ, структурных липидов. Известно, что их использование у рыб происходит в том случае, когда исчерпаны запасы энергетических липидов или их уровень критически снижен, в этих условиях ФЛ также начинают включаться в процессы энергетического обмена. Компенсаторный характер снижения количества ФЛ достигается за счет включения сложных биохимических механизмов, позволяющих, с одной стороны, их катаболизировать, а с другой – обеспечивать избирательность их трансформации. Так, в мышцах самцов в ходе аквариального эксперимента наблюдается альтерация ФХ, ФЭА, ЛФХ, возможно, благодаря этому достигается баланс между выполнением структурной и энергетической функции данных ФЛ. За счет этого механизма, а также за счет увеличения уровня другого представителя структурных липидов – ХС – в мышцах обеспечивается поддержание надлежащих фи-

зико-химических свойств липидного окружения биомембран, что обеспечивает необходимую работу мембраносвязанных ферментов и их комплексов [Arts et al., 2009], в том числе ферментов энергетического обмена. Изменением уровня ХС и соотношения ХС/ФЛ достигается вязкость мембраны, оптимальная для поступления необходимых компонентов для обеспечения функционирования всех систем клеточного метаболизма в условиях голодания и при возобновлении питания.

Следует отметить, что резких изменений уровня ФИ и ФС, которые принимают участие в передаче клеточных сигналов [Крепс, 1981], в том числе при стрессовом воздействии, не установлено. Однако для ФС показано незначительное, но достоверное его снижение у самцов рыб в ходе аквариального эксперимента по сравнению с контрольной группой, а для ФИ – уменьшение его содержания в мышцах самок при возобновлении кормления (9-е сут.) по сравнению с контрольной группой. ФИ является одним из источников образующихся с участием фосфолипаз С-диглицеридов, которые выполняют роль сигнальных молекул [Ипатова, 2005]. Кроме того, известно, что ФИ является предшественником фосфоинозитов, которые образуются под действием гормонов и ряда других эффекторов [Berrigge, 1987].

Увеличение уровня ХС в мышцах самцов и самок в условиях голодания и при возобновлении питания было установлено и для других видов рыб, при этом степень его вариации различается у разных видов [Лизенко и др., 1980; Godavarthy et al., 2012]. Считается, что за счет изменения его уровня у рыб при голодании, наряду с энергетическими липидами, достигается удовлетворение необходимых потребностей организма в энергии, поскольку используется для синтеза глюкозы. Кроме того, ХС используется для синтеза желчных кислот в организме, при голодании эти процессы сдерживаются. В одной из работ [Godavarthy et al., 2012] предполагается, что в условиях голодания ХС выступает предшественником гормонов стресса, которые могут либо способствовать усилению глюконеогенеза, либо повышать сопротивляемость организма. При долговременном голодании (60 дн.) у анабаса (*Anabas testudineus*) также продемонстрировано увеличение содержания ХС [Godavarthy et al., 2012]. Ранее нами было показано накопление ХС в печени пятнистого лептокллина (*Leptoclinus maculatus*), что рассматривалось как защитный механизм, снижающий окисляемость мембранных липидов в специфических условиях [Мурзина, 2010; Murzina et al., 2012].

В описанных выше экспериментах коэффициент интенсивности метаболизма (определяемый соотношением 16:0/18:1(n-9)) [Arts et al., 2009] в мышцах самок колюшки достоверно не изменялся, что может косвенно свидетельствовать о физиолого-биохимической устойчивости этой ткани и преадаптации организма к изменению питания. У самцов при голодании и при возобновлении кормления (8-е сут.) этот коэффициент повышался, что подтверждает высказанное выше предположение о том, что для поддержания гомеостаза при изменении условий питания у самцов необходимо участие определенных компенсаторных механизмов, включающих изменения качественного и количественного состава липидов и их ЖК.

Особо интересным при анализе роли ЖК в поддержании гомеостаза колюшки в условиях голодания является то, что в мышцах самцов при голодании достоверно не изменяется (по сравнению с контрольной группой) уровень ПНЖК, в том числе семейства (n-3) и отдельных ЖК – ДГК. Однако при возобновлении питания (на 9-е сут.) эти показатели существенно снижались. В аналогичных условиях (при голодании и возобновлении питания) в мышцах самок сумма ПНЖК также не различалась. Незначительные вариации показаны только для ДГК в мышцах самок при голодании по сравнению с таковым контрольной группы.

Несмотря на то что обычно уровень ПНЖК достаточно стабилен при воздействии тех или иных факторов и изменяется только в критических ситуациях [Крепс, 1981], в наших исследованиях обнаружена специфичность расхода отдельных физиологически значимых кислот этого класса – ДГК у самцов и ЭПК у самок, что, скорее всего, связано с их особой физиологической ролью, которую они выполняют в организме рыб [Sargent et al., 1999; Tocher, 2003; Arts et al., 2009]. Например, ДГК селективно удерживается во фракции ФЛ при длительном голодании у золотоголового морского леща [Koven et al., 1989] и палтуса [Rainuzzo et al., 1994].

При соотношении полученных результатов по динамике отдельных липидов и ЖК в мышцах у самок и самцов колюшки в природных условиях, при голодании и при возобновлении питания в аквариальных условиях с данными по упитанности рыб можно заключить, что при возобновлении питания самки и самцы поглощают пищу более активно, на это указывает восстановление уровня ТАГ и некоторых пищевых ЖК у самок, а также повышение уровня ОЛ и в том числе пищевых кислот – 16:1(n-7), 18:1(n-9), 18:1(n-7) и 20:1(n-9) у самцов.

Установленные временные изменения для различных липидов и ЖК при голодании и исследованных режимах возобновления питания различаются и отражают физиолого-биохимический статус организма, который определяется в том числе активностью ферментов липидного и энергетического обмена, а также функциональной ролью и значимостью отдельных групп липидов в организме.

Авторы выражают благодарность УНБ «Беломорская» СПбГУ за возможность сбора и обработки материала на Белом море.

Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0221-2017-0050) и при финансовой поддержке РФФИ, проект № 17-34-50158 мол_нр.

Литература

- Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 42–58. doi: 10.17076/them818
- Ипатов О. М. Фосфолипиды: механизм действия и применения в клинике. М.: Изд. ГУ НИИ БМХ РАМН, 2005. 318 с.
- Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука, 1981. 339 с.
- Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.
- Лизенко Е. И., Чеченков А. В., Полина А. В. Содержание липидов в некоторых органах заводской молоди атлантического лосося в зависимости от возраста, сезона и условий выращивания // Биохимия пресноводных рыб Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980. С. 21–29.
- 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. 184 с.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Воронин В. П., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. Н. Липидный и жирнокислотный статус печени и гонад трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (сем. Колюшковые, Gasterosteidae) с разных нерестилищ в Белом море // Известия РАН. Сер. биол. 2018. № 6. С. 593–602.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Лайус Д. Л., Немова Н. Н. Жирные кислоты колюшки трехиглой *Gasterosteus aculeatus* Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019 (в печати).
- Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Текущая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. № 1. С. 152–163.
- Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лаб. дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarroni A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. 1996. Vol. 3. P. 684–689.
- Arts M. T., Brett M. T., Kainz M. J. Lipids in Aquatic Ecosystems. Dordrecht: Springer, 2009. 377 p. doi: 10.1007/s11745-009-3335-1
- Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 317–334.
- Berridge M. J. Inositol lipids and cell proliferation // Biochem. Biophys. Acta. 1987. Vol. 907. P. 33–45.
- Cury P., Bakun A., Crawford R. J. M., Jarre A., Quinones R. A., Shannon L. J., Verheye H. M. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems // ICES J. Mar. Sci. 2000. Vol. 57. P. 603–618. doi: 10.1006/jmsc.2000.0712
- Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. Afr. Med. J. 1974. Vol. 48. P. 250–356.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.
- Godavarthy P., Kumari Y. S., Bikshapathy E. Starvation induced cholesterologenesis in hepatic and extra hepatic tissues of climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch) // Saudi J. Biol. Sci. 2012. Vol. 19. P. 489–494. doi: 10.1016/j.sjbs.2012.07.004
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality and abundance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 301–315.
- Jeziarska B., Hazel J. R., Gerking S. D. Lipid mobilization during starvation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, with attention to fatty acid // J. Fish Biol. 1982. Vol. 21. P. 681–692.
- Jobling M., Baardvik B. M., Christiansen J. S., Jørgensen E. H. The effects of prolonged exercise training on growth performance and production parameters in fish // Aquacult. Int. 1993. Vol. 1, no. 2. P. 95–111.
- Koven W. M., Kissil G. W., Tandler A. Lipid and n-3 requirements of *Sparus aurata* larvae during starvation and feeding // Aquaculture. 1989. Vol. 79. P. 185–191.
- Møller P. Lipids and stable isotopes in marine food webs in West Greenland. Trophic relations and health implications // PhD thesis, National Environmental Research Institute, Denmark. 2006. 212 p. URL: http://www2.dmu.dk/1_viden/2_Publikationer/3_Ovrige/rapporter/phd_PEM.pdf (дата обращения: 20.09.2018).

Murzina S. A., Meyer Ottesen C. A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N. N., Polyektova O. G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) females from Svalbard waters // *Fish Physiol. Biochem.* 2012. Vol. 38, no. 5. P. 1393–1407. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10695-012-9627-z> (дата обращения: 20.09.2018).

Osako K., Kuwahara K., Saito H., Hossain M. A., Nozaki Y. Effect of starvation on lipid metabolism and stability of DHA content of lipids in horse mackerel (*Trachurus japonicus*) tissues // *Lipids.* 2003. Vol. 38. P. 1263–1267.

Rainuzzo J. R., Reitan K. I., Jorgensen L., Olsen Y. Lipid composition in turbot larvae fed live feed cultured by emulsion of different lipid classes // *Comp. Biochem. Physiol.* 1994. Vol. 107A, no. 4. P. 699–710.

Sargent J., Bell G., McEvoy L., Tocher D., Estevez A. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish // *Aquaculture.* 1999. Vol. 177. P. 191–199.

Tocher D. R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish // *Reviews in Fisheries Science.* 2003. Vol. 11, no. 2. P. 107–184.

Walsh D. E., Banasik O. J., Gilles K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids // *J. Chromatogr.* 1965. Vol. 17. P. 278–287.

Won E., Borski R. Endocrine Regulation of Compensatory Growth in Fish // *Frontiers in Endocrinology.* 2013. Vol. 4, no. 74. P. 1–13.

Zhu X., Wu L., Cui Y., Yang Y., Wootton R. J. Compensatory growth response in three-spined stickleback in relation to feed deprivation protocols // *J. Fish Biol.* 2003. Vol. 62. P. 195–205.

Поступила в редакцию 28.09.2018

References

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Golovin P. V., Laius D. L. Pitanie belomorskoj trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) na nerestilishchakh [Nutrition of the stickleback *Gasterosteus aculeatus* from the White Sea (Linnaeus, 1758) in the spawning grounds]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 42–58.

Ipatova O. M. Fosfogliv: mekhanizm deistviya i primeneniya v klinike [Phosphogliv: mechanism of action and application in the clinic]. Moscow: GU NII BMKH RAMN, 2005. 318 p.

Kreps E. M. Lipidy kletochnykh membran. Evolyutsiya lipidov mozga. Adaptatsionnaya funktsiya lipidov [Lipids of cell membranes. Evolution of brain lipids. Adaptive function of lipids]. St. Petersburg: Nauka, 1981. 339 p.

Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V. "Volny zhizni" belomorskoj kolyushki ["Waves of life" of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013. No. 4. P. 43–52.

Lizenko E. I., Chechenkov A. V., Polina A. V. Soderzhanie lipidov v nekotorykh organakh zavodskoi molodi atlanticheskogo lososya v zavisimosti ot vozrasta, sezona i uslovii vyrashchivaniya [The content of lipids in some organs of the factory juvenile Atlantic salmon, depending on the age, season, and growing conditions]. *Biokhimiya presnovodnykh ryb Karelii* [Biochemistry of freshwater fish of Karelia]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1980. P. 21–29.

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Laius D. L., Nemova N. N. Zhirnye kisloty kolyushki trekhigloi *Gasterosteus aculeatus* Belogo morya [Fatty acids of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea]. *Appl. Biochem. and Microbiol.* 2019 (in press).

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Voronin V. P., Laius D. L., Ivanova T. S., Nemova N. N. Lipidnyi i zhirnokislotsnyi status pecheni i gonad trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (sem. Kolyushkovye, Gasterosteidae) s raznykh nerestilishch v Belom more [Lipid and fatty acid status of the liver and gonads

of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (the family of Kolushkovye, Gasterosteidae) from different spawning grounds in the White Sea]. *Izvestiya RAN* [Proceed. RAS]. 2018. No. 6. P. 593–602.

Murzina S. A. Rol' lipidov i ikh zhirnokislotsnykh komponentov v biokhimicheskikh adaptatsiyakh lyumpena pyatnistogo *Leptoclinus maculatus* severo-zapadnogo poberezh'ya o. Shpitsbergen [The role of lipids and their fatty acid components in biochemical adaptations of the daubed shanny *Leptoclinus maculatus* on the northwestern coast of Svalbard]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk, 2010. 184 p.

Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Lipidy ryb. 1. Metody analiza. Tkanevaya spetsifichnost' ryapushki *Coregonus albula* L. [Fish lipids. 1. Methods of analysis. Tissue specificity of the vendace *Coregonus albula* L.]. *Lososevye (Salmonidae) Karelii* [Salmonidae of Karelia]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1972. Iss. 1. P. 152–163.

Tsyganov E. P. Metod pryamogo metilirovaniya lipidov posle TSKh bez elyuirovaniya s silikagelem [The method of direct methylation of lipids after TLC without elution from silica gel]. *Laboratornoe delo* [Laboratory work]. 1971. No. 8. P. 490–493.

Arduini A., Peschechera A., Dottori S., Sciarroni A. F., Serafini F., Calvani M. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies. *J. Lipid Res.* 1996. Vol. 3. P. 684–689. doi: 10.17076/them818

Arts M. T., Brett M. T., Kainz M. J. Lipids in Aquatic Ecosystems. Dordrecht: Springer, 2009. 377 p. doi: 10.1007/s11745-009-3335-1

Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Laius D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 317–334.

Berridge M. J. Inositol lipids and cell proliferation. *Biochem. Biophys. Acta*. 1987. Vol. 907. P. 33–45.

Cury P., Bakun A., Crawford R. J. M., Jarre A., Quinones R. A., Shannon L. J., Verheye H. M. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*. 2000. Vol. 57. P. 603–618. doi: 10.1006/jmsc.2000.0712

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

Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. P. 497–509.

Godavarthy P., Kumari Y. S., Bikshapathy E. Starvation induced cholesterologenesis in hepatic and extra hepatic tissues of climbing perch, *Anabas testudineus* (Bloch). *Saudi J. Biol. Sci.* 2012. Vol. 19. P. 489–494. doi: 10.1016/j.sjbs.2012.07.004

Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality and abundance. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 301–315.

Jeziarska B., Hazel J. R., Gerking S. D. Lipid mobilization during starvation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, with attention to fatty acid. *J. Fish Biol.* 1982. Vol. 21. P. 681–692.

Jøbling M., Baardvik B. M., Christiansen J. S., Jørgensen E. H. The effects of prolonged exercise training on growth performance and production parameters in fish. *Aquacult. Int.* 1993. Vol. 1, no. 2. P. 95–111.

Koven W. M., Kissil G. W., Tandler A. Lipid and n-3 requirements of *Sparus aurata* larvae during starvation and feeding. *Aquaculture*. 1989. Vol. 79. P. 185–191.

Møller P. Lipids and stable isotopes in marine food webs in West Greenland. Trophic relations and health implications: PhD thesis, National Environmen-

tal Research Institute, Denmark. 2006. 212 p. URL: http://www2.dmu.dk/1_viden/2_Publikationer/3_Ovrige/rapporter/phd_PEM.pdf (accessed: 20.09.2018).

Murzina S. A., Meyer Ottesen C. A., Falk-Petersen S., Hop H., Nemova N. N., Polyektova O. G. Oogenesis and lipids in gonad and liver of daubed shanny (*Leptoclinius maculatus*) females from Svalbard waters. *Fish Physiol. Biochem.* 2012. Vol. 38, no. 5. P. 1393–1407. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10695-012-9627-z> (accessed: 20.09.2018).

Osako K., Kuwahara K., Saito H., Hossain M. A., Nozaki Y. Effect of starvation on lipid metabolism and stability of DHA content of lipids in horse mackerel (*Trachurus japonicus*) tissues. *Lipids*. 2003. Vol. 38. P. 1263–1267.

Rainuzzo J. R., Reitan K. I., Jørgensen L., Olsen Y. Lipid composition in turbot larvae fed live feed cultured by emulsion of different lipid classes. *Comp. Biochem. Physiol.* 1994. Vol. 107A, no. 4. P. 699–710.

Sargent J., Bell G., McEvoy L., Tocher D., Estevez A. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture*. 1999. Vol. 177. P. 191–199.

Tocher D. R. Metabolism and Functions of Lipids and Fatty Acids in Teleost Fish. *Reviews in Fisheries Science*. 2003. Vol. 11, no. 2. P. 107–184.

Walsh D. E., Banasik O. J., Gilles K. A. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids. *J. Chromatogr.* 1965. Vol. 17. P. 278–287.

Won E., Borski R. Endocrine Regulation of Compensatory Growth in Fish. *Frontiers in Endocrinology*. 2013. Vol. 4, no. 74. P. 1–13.

Zhu X., Wu L., Cui Y., Yang Y., Wootton R. J. Compensatory growth response in three-spined stickleback in relation to feed deprivation protocols. *J. Fish Biol.* 2003. Vol. 62. P. 195–205.

Received September 28, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Бакхвалова Анастасия Евгеньевна

стажер-исследователь каф. ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургский государственный университет 16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199034 эл. почта: nastyabakhvalova94@gmail.com тел.: (812) 3213279

Мурзина Светлана Александровна

заведующая лаб. экологической биохимии, к. б. н. Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 эл. почта: murzina.svetlana@gmail.com тел.: (8142) 783615

Воронин Виктор Петрович

стажер-исследователь лаборатории экологической биохимии Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр РАН» ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910 эл. почта: voronen-viktor@mail.ru тел.: (8142) 783615

CONTRIBUTORS:

Bakhvalova, Anastasia

St. Petersburg State University 29 16th Line Vasilevsky Island, 199034 St. Petersburg, Russia tel.: (812) 3213279 e-mail: nastyabakhvalova94@gmail.com

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) 783615

Voronin, Viktor

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

Пеккоева Светлана Николаевна

и. о. научного сотрудника лаб. экологической биохимии
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный
исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: pek-svetlana@mail.ru
тел.: (8142) 783615

Руоколайнен Татьяна Рудольфовна

старший научный сотрудник лаб. экологической биохимии,
к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный
исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: truok@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Лайус Дмитрий Людвигович

доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199034
эл. почта: dlajus@gmail.com
тел.: +79217910368, (812) 3213279

Иванова Татьяна Сослановна

научный сотрудник кафедры ихтиологии и гидробиологии
Санкт-Петербургский государственный университет
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199034
эл. почта: tut2000@gmail.com
тел.: +79312911042, (812) 3213279

Немова Нина Николаевна

главный научный сотрудник, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН, Федеральный
исследовательский центр «Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nemova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 783615

Pekkoeva, Svetlana

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

Ruokolainen, Tatyana

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) 783615

Lajus, Dmitry

St. Petersburg State University
29 16th Line Vasilevsky Island, 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: dlajus@gmail.com
tel.: +79217910368, (812) 3213279

Ivanova, Tatyana

St. Petersburg State University
29 16th Line Vasilevsky Island, 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: tut2000@gmail.com
tel.: +79312911042, (812) 3213279

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