

УДК 577.115.3:591.36:597.558.253(268.46)

СВЕТЛАНА АЛЕКСАНДРОВНА МУРЗИНА

кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
murzina.svetlana@gmail.com

ЗИНАИДА АНАТОЛЬЕВНА НЕФЕДОВА

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
zned@krc.karelia.ru

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ПЕККОЕВА

младший научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
pek-svetlana@mail.ru

ДМИТРИЙ ЛЮДВИГОВИЧ ЛАЙУС

кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
dlajus@gmail.com

ТАТЬЯНА СОСЛАНОВНА ИВАНОВА

ассистент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет» (Санкт-Петербург, Российская Федерация)
tut2000@gmail.com

НИНА НИКОЛАЕВНА НЕМОВА

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
nemova@krc.karelia.ru

ВАРИАЦИИ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИПИДНОГО МЕТАБОЛИЗМА У МОЛОДИ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) ИЗ РАЗНЫХ БИОТОПОВ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ*

Проведено исследование липидов и жирных кислот молоди трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) из двух биотопов в Керетском архипелаге Кандалакшского залива Белого моря – высокопродуктивного нерестилища колюшки с плотными зарослями морской травы zostеры (губа Сельдяная) и нерестилища в мелководной лагуне с менее плотными зарослями zostеры (в проливе Сухая Салма). Показаны различия между молодью из двух биотопов по содержанию запасных триацилглицеринов, структурных фосфолипидов, полиеновых, физиологически значимых, 22:6 ω -3 и 20:5 ω -3 жирных кислот, а также по показателям отношений эссенциальных 18:3 ω -3/18:2 ω -6 кислот и суммарных полиненасыщенных жирных кислот семейств ω -3/ ω -6. Полученные результаты можно связать как с различием в питании (на уровне видового состава кормовых объектов, их массовости и доли в питании, с разным содержанием липидов и липотропных веществ), так и с воздействием абиотических факторов (температуры прежде всего), что в конечном счете может влиять на интенсивность метаболических процессов у молоди колюшки.

Ключевые слова: молодь, колюшка, липиды, жирные кислоты, питание

ВВЕДЕНИЕ

Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) в настоящее время является наиболее многочисленным видом в Белом море [17], хотя она и не входит в число промысловых рыб. Половозрелой она становится в возрасте одного года, продолжительность ее жизни три-четыре года. Взрослые особи проводят большую часть жизни в открытом море, где питаются планктоном, в период нереста (с мая по июль) подходят к берегам, где также поедают бентос и икру как других видов рыб, так и свою собственную [1].

В Белом море на протяжении последнего столетия численность колюшки сильно менялась, причем в теплые периоды увеличивалась [11]. Последний подъем наблюдается с конца 1990-х годов. В связи с массовостью вида в настоящий период колюшка играет большую роль в трофических цепях экосистемы Белого моря, и флуктуации ее численности связаны с изменением во всей экосистеме Белого моря, что, в частности, подтверждается данными о питании хищных рыб в периоды высокой и низкой численности [11]. Поэтому важно иметь представление о факторах и механизмах изменения численности колюшки. Такие сведения могут быть получены при комплексных исследованиях разных аспектов как ауто-, так и синэкологии колюшки. К настоящему времени проведены исследования, дающие представление о пространственном распределении вида в Белом море [17], о роли колюшки в трофических цепях прибрежной зоны Белого моря [11], [12], зараженности паразитами [21], связи молоди с подводной растительностью [22].

С применением эколого-биохимических методов исследования можно получить важную информацию о жизнедеятельности организма и его адаптации к локальным условиям [5], [6], [7]. Изменение биохимических характеристик часто предваряет морфологические, генетические, физиологические ответы, поэтому такого рода данные представляют большой интерес в контексте более глубокого и всестороннего исследования биологии данного вида. Следует отметить, что биохимические исследования липидного, в том числе и жирнокислотного, статуса колюшки, обитающей в Белом море, в настоящее время отсутствуют.

С другой стороны, трехиглая колюшка – очень популярный объект исследований в области генетики, эволюционной биологии, паразитологии, этологии, экспериментальной биологии, является одним из наиболее часто изучаемых модельных видов рыб, заслуживших статус «супермодели» [15]. В связи с этим можно полагать, что колюшка имеет высокий потенциал для того, чтобы стать модельным объектом и в области экологической биохимии.

Настоящая работа посвящена сравнительному изучению профиля и содержания липидов, в том

числе жирных кислот (ЖК), молоди трехиглой колюшки, обитающей в двух разных биотопах в Белом море, различающихся трофоэкологическими факторами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Настоящая работа проводилась в два этапа: полевой и экспериментальный.

Полевые сборы

Пробы молоди были собраны 20 августа 2014 года в губе Сельдяная и безымянной лагуне в проливе Сухая Салма («лагуна Сухая»). Общая длина тела колюшек составляла $22,1 \pm 0,6$ и $21,7 \pm 0,5$ мм, а численность – 210 и 40 экз./м² в губе Сельдяная и лагуне Сухая соответственно.

Губа Сельдяная ($66^{\circ}33'80,66''$ N, $33^{\circ}62'25,16''$ E) – залив треугольной формы с широким входом глубиной до 8 м. Вершина губы мелководная с небольшим пресным стоком. В губе имеется плотное поселение зостеры (плотность побегов – около 1500–2000 экз./кв. м, М. В. Иванов, неопубл. дан.), на литорали дно каменистое, глубже – илистое. Это сравнительно более высокопродуктивное нерестилище колюшки. В таких биотопах плотность производителей может превышать 100 экз./кв. м [17]. В губе довольно много хищных рыб, питающихся колюшкой [11]. Питание молоди исследовано в [12].

Лагуна Сухая ($66^{\circ}31'32,62''$ N, $33^{\circ}64'59,53''$ E) – полуизолированный залив площадью 0,064 кв. км, глубиной до 4 м и с обширными мелководьями, соединяющийся с морем мелководной протокой. Незначительное опреснение за счет слабого берегового стока и атмосферных осадков. Дно илистое. Заросли зостеры менее плотные, чем в губе Сельдяной (300–500 экз./кв. м, М. В. Иванов, неопубл. дан.), обильны зеленые нитчатые водоросли. Плотность колюшки здесь обычно несколько ниже, чем в губе Сельдяная (Т. С. Иванова, М. В. Иванов, Д. Л. Лайус, неопубл. дан.). Здесь имеется одна преобладающая форма планктона – копепода *Acartia longiremis* (Н. В. Полякова, неопубл. дан.). Плотность молоди колюшки в лагуне обычно ниже, чем в губе Сельдяная [21].

Экспериментальный этап

Липидный статус молоди колюшки оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ), триацилглицеринов (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС) и жирных кислот (ЖК) общих липидов: насыщенные жирные кислоты (НЖК), мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК), а также полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК).

Индивидуальные пробы молоди фиксировали 96 % спиртом по 1 мл, затем гомогенизировали в 10-кратном объеме смеси хлороформ : метанол (2 : 1) и хранили при температуре +4 °С до анализа. Липиды экстрагировали в системе растворителей хлороформ : метанол (2 : 1 по объему)

по методу Фолча [14] и 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, ЭХС проводили гидроксаматным методом [9], [24], ХС – методом Энгельбрехта [13] и выражали в процентах сухой массы.

После экстракции и очистки общих липидов проводили метанализ жирных кислот общих липидов [10], после чего метиловые эфиры жирных кислот разделяли и идентифицировали методом газожидкостной хроматографии с применением хроматографа «Кристалл 5000.2» (ЗАО «ХРОМА-ТЭК», Йошкар-Ола, Россия). В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую кислоту (22:0) (Sigma Aldrich, USA). Идентификацию ЖК осуществляли сравнением хроматографических подвижностей, имеющих на хроматограмме пиков (времени удерживания и логарифмических индексов) с таковыми для стандартных ЖК, при этом использовали стандартные растворы метиловых эфиров жирных кислот (Sigma Aldrich, USA) при помощи компьютерной программы по обработке хроматограмм «Хроматэк Аналитик».

Работа проведена с использованием научного оборудования центра коллективного пользования «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера» (ЦКП ИБ КарНЦ РАН).

Статистическая обработка

Результаты проведенных экспериментов были обработаны с применением общепринятых методов вариационной статистики [3] с помощью компьютерных программ Excel и Stadia.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Липидный статус

У молоди колюшки из двух исследованных местообитаний уровень суммарных липидов достоверно не различался (9,75 и 9,98 % сухой массы, в губе Сельдяная и лагуне Сухая соответственно), большую их долю составляют структурные липиды – ФЛ и ХС (табл. 1). Молодь, обитающая в Сухой лагуне, по сравнению с таковой из Сельдяной губы, отличалась достоверно более высоким уровнем ФЛ (6,40 и 5,18 соответственно), но значительно более низкой долей запасных ТАГ (0,50 и 1,32 % соответственно) и показателями отношений: ТАГ/ФЛ (0,08 и 0,27 соответственно) и ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС (0,13 и 0,29 соответственно).

Жирнокислотный спектр

Жирнокислотный спектр общих липидов молоди колюшки из двух местообитаний заметно различался. Рыбы из Сельдяной губы по сравнению с таковыми из Сухой лагуны характеризу-

Таблица 1

Содержание общих липидов и липидных классов (фосфолипиды, триацилглицерины, эфиры холестерина, холестерин) (% суммы; % сухого вещества) у молоди трехиглой колюшки из разных мест обитания (губы Сельдяной и лагуны Сухой)

Место обитания	Сельдяная	Сухая
n	14	14
% сухого вещества		
ОЛ	9,75 ± 0,44	9,98 ± 0,60
ФЛ	5,18 ± 0,39	6,40 ± 0,43*
ТАГ	1,32 ± 0,15	0,50 ± 0,08*
ЭХС	0,86 ± 0,11	0,67 ± 0,14
ХС	2,39 ± 0,16	2,42 ± 0,32
ХС/ФЛ	0,49 ± 0,05	0,40 ± 0,06
ТАГ/ФЛ	0,27 ± 0,04	0,08 ± 0,02*
ТАГ+ЭХС/ФЛ+ХС	0,29	0,13

Примечание. Значения представлены в виде: М ± m; n – число проб, ОЛ – общие липиды, ФЛ – фосфолипиды, ТАГ – триацилглицерины, ЭХС – эфиры холестерина, ХС – холестерин; * – значение достоверно отличается от такового у молоди Сельдяной губы (p ≤ 0,05; ANOVA).

ются доминированием и более высоким содержанием ПНЖК (44,08 и 34,10 % от суммы ЖК соответственно) с превалированием ПНЖК ω-3 семейства, в основном за счет докозагексаеновой 22:6ω-3 (23,30 и 13,03 % от суммы ЖК соответственно), а также эйкозапентаеновой 20:5ω-3 (8,03 и 5,30 % соответственно) кислот (табл. 2). У молоди колюшки из Сельдяной губы установлен и более высокий показатель отношения суммарных ПНЖК семейств ω-3/ω-6 (7,92 и 4,65 соответственно). У особей из Сельдяной губы была ниже доля эссенциальной линоленовой 18:3ω-3 кислоты (0,74 и 2,29 % от суммы ЖК соответственно) и более низкий показатель отношения эссенциальных 18:3ω-3/18:2ω-6 кислот, что указывает на ее пониженный уровень в кормовых организмах. Однако, несмотря на низкий уровень пищевой 18:3ω-3 кислоты у молоди из Сельдяной губы, содержание ее метаболического производного 22:6ω-3 кислоты было в 1,8 раза выше, чем у таковых из Сухой лагуны.

Не выявлено достоверных различий среди двух группировок рыб по содержанию суммарных МНЖК, в которых превалируют «пищевые» ЖК – фитопланктонная 18:1ω-9, а также 20:1ω-9, 22:1ω-11 кислоты, которые синтезируются только веслоногими рачками – копеподами, однако установлены достоверные различия по специфическим минорным кислотам (17:1ω-7 и 20:1ω-7, бактериальное происхождение) – повышенная их доля отмечена у особей из Сухой лагуны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Более высокое содержание запасных ТАГ (в 2,6 раза), а также показателей отношений запасных липидов (ТАГ + ЭХС) к структурным

Таблица 2
Жирнокислотный состав молоди (% суммы ЖК) трехглавой колюшки из разных мест обитания (губы Сельдяной и лагуны Сухой)

Место обитания	Сельдяная	Сухая
n	14	14
14:0	2,67 ± 0,12	3,81 ± 0,37*
16:0	17,91 ± 0,40	20,24 ± 0,96*
18:0	5,83 ± 0,18	7,61 ± 0,46*
20:0	1,80 ± 0,13	2,36 ± 0,24
∑ НЖК	30,23 ± 0,54	37,10 ± 1,69*
16:1ω-9	0,99 ± 0,05	1,20 ± 0,10
16:1ω-7	2,68 ± 0,15	2,90 ± 0,34
16:1ω-5	0,22 ± 0,01	0,17 ± 0,01
17:1ω-7	0,62 ± 0,03	1,06 ± 0,14*
18:1ω-9	7,48 ± 0,17	7,89 ± 0,33
18:1ω-7	2,29 ± 0,11	2,47 ± 0,12
20:1ω-9	5,30 ± 0,88	6,08 ± 0,65
20:1ω-7	0,18 ± 0,02	0,27 ± 0,03*
22:1ω-11	5,06 ± 0,91	5,78 ± 0,71
22:1ω-9	0,74 ± 0,11	0,90 ± 0,20
∑ МНЖК	25,56 ± 1,75	28,73 ± 3,45
18:2ω-6	1,03 ± 0,08	1,37 ± 0,18
20:4ω-6	1,16 ± 0,09	1,62 ± 0,19*
∑ ω-6 ПНЖК	5,06 ± 0,44	6,18 ± 0,77
18:3ω-3	0,74 ± 0,10	2,29 ± 0,39*
18:4ω-3	1,04 ± 0,11	0,89 ± 0,12
20:5ω-3	8,03 ± 0,33	5,30 ± 0,61*
22:5ω-3	2,22 ± 0,13	2,33 ± 0,25
22:6ω-3	23,30 ± 0,66	13,03 ± 1,53*
∑ ω-3 ПНЖК	37,24 ± 1,18	26,09 ± 2,51*
∑ ПНЖК	44,08 ± 1,39	34,10 ± 2,83
(ω-3)/(ω-6)	7,92 ± 0,59	4,65 ± 0,54*
16:0/18:1(ω-9)	2,40 ± 0,04	2,57 ± 0,09*

Примечание. Значения представлены в виде: $M \pm m$; n – число проб, НЖК – насыщенные жирные кислоты, МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты, ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты; * – значение достоверно отличается от такового у молоди Сельдяной губы ($p \leq 0,05$; ANOVA).

(ФЛ + ХС) у молоди из Сельдяной губы в период роста отражает, скорее всего, более благоприятные условия питания (как качественный состав пищи, так и ее обилие) и обеспечивает создание энергетических резервов в форме ТАГ и ЭХС. Накопление у молоди энергетического потенциала (в форме липидов) в физиологических пределах имеет функциональное значение, определяя их высокую физическую активность и возможность находить и потреблять больше корма, что способствует их быстрому росту и развитию [5], [7].

На процессы запасаения и расходования липидов, главным образом энергетических ТАГ, в организме рыб оказывает влияние комплекс факторов, среди которых ведущую роль играют экологические – температурный режим и кормовая база (разнообразие видов, их массовость и питательная ценность) [8], [16], [18].

Проведенные ранее исследования кормовой базы молоди колюшки в данном биотопе показали, что в составе питания в двух исследованных биотопах встречались как планктонные организмы (инфузория *Helicostomella subulate*, копеподы *Acartia longiremis*, *Temora longicornis* и *Microsetella norvegica*), так и бентосные (Oligochaetae и Orthocladinae). В двух местобитаниях копеподы составляли основной объект питания, хотя в лагуне это была *A. longiremis*, а в губе Сельдяной – *T. longicornis* и *M. norvegica*. Не исключено, что эта разница приводит к обнаруженным различиям в составе липидов у молоди. При этом необходимо помнить и о том, что эти местобитания несколько отличаются и по другим характеристикам. В частности, небольшое, но статистически достоверное различие в содержании ФЛ у молоди из разных биотопов может являться следствием адаптивных реакций на разные условия среды обитания, в частности на более высокую температуру в мелководной лагуне.

Итак, условия обитания (трофозоологические факторы) молоди колюшки во многом влияют на их физиолого-биохимическое состояние, в том числе на уровень липидов (в большей степени энергетических ТАГ), выполняющих важные функции в метаболических процессах как в целом организме, так и на клеточном уровне. Здесь необходимо отметить, что в генетическом отношении колюшка из нерестилищ, расположенных на расстоянии нескольких километров друг от друга, отличаться не может, так как она зимует довольно далеко от берегов, а в лагуне остаются только единичные экземпляры (Т. С. Иванова, М. В. Иванов, Д. Л. Лайус, неопубл. дан.). Поэтому предпосылки для популяционной структурированности колюшки в столь небольших географических масштабах отсутствуют.

Функции тех или иных липидов во многом определяются спектром их жирных кислот, которые наиболее быстро включаются в адаптивные реакции организма. Высокий уровень физиологически значимой 22:6ω-3 кислоты у личинок колюшки, возможно, связан с потреблением ими планктонных простейших (инфузорий, составляющих первые звенья детритной пищевой цепи и обладающих способностью синтезировать ПНЖК, в том числе докозагексаеновую 22:6ω-3 и другие кислоты) [2]. Действительно, доля инфузории *H. subulate* в питании молоди из Сельдяной губы была заметно выше, чем в Сухой лагуне [21]. В литературе имеются сведения о тесной

корреляции между содержанием 22:6 ω -3 кислоты в липидах половых продуктов производителей и выживаемостью развивающейся икры и личинок рыб [19], [23]. Более высокий показатель отношения суммарных ПНЖК семейств ω -3/ ω -6 у молоди колюшки из губы Сельдяная имеет определенное функциональное значение для роста и развития молоди рыб, что было показано и в других работах [6], [7], [20].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном исследовании показано, что молодь трехиглой колюшки из разных местообитаний в Белом море различается по количественным характеристикам липидов, в том числе жирных кислот. Эти различия, скорее всего, отражают адаптивный ответ на разные условия обитания, поскольку генетические отличия колюшки из

исследованных районов практически исключены.

Можно полагать, что наиболее вероятным фактором установленных различий у молоди колюшки является специфика липидного и ЖК состава доминирующих видов кормовых объектов в каждом из биотопов.

Полученные результаты дают основания предположить, что стабильность регуляции жизненных функций в различных экологических условиях обеспечивается структурными перестройками липидных систем организма, которые являются следствием изменения соотношений отдельных классов липидов и жирных кислот. Это свидетельствует о перспективности исследования липидов и жирных кислот как инструмента для изучения механизмов адаптации колюшки к изменениям условий среды.

* Финансовое обеспечение работы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 0221-2014-0033). Участие Д. Л. Лайуса поддержано грантом РФФИ 17-04-00027.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдель-Малек С. А. Питание взрослой трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) в Кандалакшском заливе Белого моря // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 31–36.
2. Жукова Н. В. Жирные кислоты морских организмов: таксономические и трофические маркеры: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2009. 50 с.
3. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
4. Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.
5. Немова Н. Н., Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Рипатти П. О. Липидный статус молоди и взрослых особей беломорской сельди *Clupea palasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) // Доклады Академии наук. 2015. Т. 460. № 4. С. 475–480.
6. Немова Н. Н., Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Павлов Д. С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–212.
7. Нефедова З. А., Мурзина С. А., Веселов А. Е., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 4. С. 639–645.
8. Сидоров В. С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 1983. 240 с.
9. Сидоров В. С., Лизенко Е. И., Болгова О. М., Нефедова З. А. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность липидов ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии: Сб. науч. тр. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1972. С. 150–163.
10. Цыганов Э. П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
11. 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 // Evolutionary Ecology Research. 2016. № 3. P. 317–334.
12. Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2015. Vol. 95. № 8. P. 1635–1643.
13. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // South African Medical Journal. 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–356.
14. Folch J., Lees M., Sloane Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // The journal of biological chemistry 1957. Vol. 226. № 5. P. 497–509.
15. Gibson G. The synthesis and evolution of a supermodel // Science. 2005. № 307. P. 1890–1891.
16. Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. NY: Oxford University press, 2002. 466 p.
17. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // Evolutionary ecology research 17. 2016. № 3. P. 301–315.
18. Iverson S. J. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination // M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz (Eds.). Lipids in aquatic ecosystems, Springer, 2009. P. 281–309.
19. Kaitaranta J. K., Linko R. R. Fatty acids in the roe lipids of common food fishes // Comp. Biochem. and Physiol. 1984. Vol. B79. № 3. P. 331–334.

20. Pickova J., Kiessling A., Petterson A., Dutta P. C. Comparison of fatty acid composition and astaxanthin content in healthy and by M74 affected salmon eggs from three Swedish river stocks // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B.* 1998. № 120. P. 265–271.
21. Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Evolutionary ecology research.* 2016. Vol. 17. № 3. P. 335–354.
22. Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 2016. URL: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315416000825> (accessed 9.06.2016).
23. Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Reviews in Fisheries Science.* 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
24. 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 // *Journal of Chromatography.* 1965. № 17. P. 278–287.

Murzina S. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Nefedova Z. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Pekkoeva S. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Lajus D. L., St. Petersburg State University (St. Petersburg, Russian Federation)

Ivanova T. S., St. Petersburg State University (St. Petersburg, Russian Federation)

Nemova N. N., Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
(Petrozavodsk, Russian Federation)

VARIATIONS OF CERTAIN PARAMETERS OF LIPID METABOLISM IN JUVENILE STICKLEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) FROM DIFFERENT BIOTOPES OF KANDALAKSHA BAY OF THE WHITE SEA

The study is concerned with the lipid and fatty acids profile in juveniles of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) from two spawning grounds in Keret Archipelago of Kandalaksha Bay of the White Sea: a highly productive inlet with the dense eelgrass population (Seldyanaya Inlet) and a shallow lagoon with eelgrass population of average density (Sukhaya Salma). The differences in juveniles from these habitats in the content of reserve triacylglycerols, membrane phospholipids, polyenic, physiologically important, 22:6 ω -3 and 20:5 ω -3 fatty acids, and indexes of essential 18:3 ω -3/18:2 ω -6 and ω -3/ ω -6 polyenic fatty acids were revealed. The obtained results can be explained by the differences in food composition (on the level of species composition and abundance of forage organisms and their lipid and lipotrophic composition) or by the effect from abiotic factors (mainly temperature), which influence the intensity of metabolic processes in juvenile stickleback.

Key words: juveniles, stickleback, lipids, fatty acids, nutrition

REFERENCES

1. Abdel-Malek S. A. Feeding of the adult three spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Kandalaksha Bay [Pitanie vzosroly trekhigloy kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) v Kandalakshskom zalive]. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki* [Scientific reports of high school. Biological sciences]. 1963. № 3. P. 31–36.
2. Zhukova N. V. *Zhirnye kisloty morskikh organizmov: taksonomicheskie i tropicheskie markery: Aftoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Fatty acids of marine organisms: taxonomic and trophic markers. Author's abst. Dr. biol. sci. diss.]. Vladivostok, 2009. 50 p.
3. Ivantseva E. V., Korosov A. V. *Vvedenie v kolichestvennyuyu biologiyu: Ucheb. posobie* [Introduction to quantitative biology: Textbook]. Petrozavodsk. Izd-vo PetrGU, 2011. 302 p.
4. Lajus D. L., Ivanova T. S., Shatskiy E. V., Ivanov M. V. “Waves of life” of the three spine stickleback [“Volny zhizni” belomoskoy kolyushki]. *Priroda* [Nature]. 2013. № 4. P. 43–52.
5. Nemova N. N., Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. N., Ripatti P. O. Lipid status of larvae and adults of the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae) [Lipidnyy status molody i vzosrolykh osobey belomoskoy sel'di *Clupea pallasii marisalbi* Berg (Clupeiformes, Clupeidae)]. *Doklady Akademii nauk* [Reports of the Academy of Science]. 2015. Vol. 460. № 4. P. 475–480.
6. Nemova N. N., Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Pavlov D. S. The effect of environmental conditions on the dynamics of fatty acids in juveniles of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) [Vliyaniye ekologicheskikh uslovy obitaniya na dinamiky zhirnykh kislot u atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.)]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology]. 2015. № 3. C. 206–212.
7. Nefedova Z. A., Murzina S. A., Veselov A. E., Ripatti P. O., Nemova N. N. Heterogeneity of lipids and fatty acids of fingerlings of Atlantic salmon *Salmo salar* L. different in weight and size [Raznokachestvennost' lipidnykh i zhirnokislotnykh spektrov u segoletok atlanticheskogo lososya *Salmo salar* L., razlichayushchikhsya razmernovosovymi kharakteristikami]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Contemporary problems of ecology]. 2014. Vol. 21. № 4. P. 639–645.
8. Sidorov V. S. *Ekologicheskaya biokhimiya ryb. Lipidy* [Ecological biochemistry of fish. Lipids]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 240 p.

9. Sidorov V. S., Lizenko E. I., Bolgova O. M., Nefedova Z. A. Fish lipids. I. Methods of analysis. Tissue specificity of the lipids of the vendace of *Coregonus albula* L. [Lipidy ryb. I. Metody analiza. Tkanevaya spetsifichnost' lipidov ryapushki *Coregonus albula* L.]. *Lososevye Karelii: Sb. nauch. tr.* Petrozavodsk, Karel. filial AN SSSR Publ., 1972. P. 150–163.
10. Tsyganov E. P. Direct methylation of lipids after TLC without elution with silica gel [Metod pryamogo metilirovaniya lipidov posle TSKh bez elyuirovaniya s silikagelem]. *Laboratornoe delo*. 1971. № 8. P. 490–493.
11. 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 // *Evolutionary Ecology Research*. 2016. № 3. P. 317–334.
12. Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polaykova N. V., Mas-Marti E., Lajus D. L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2015. Vol. 95. № 8. P. 1635–1643.
13. Engelbrecht F. M., Mari F., Anderson J. T. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // *South African Medical Journal*. 1974. Vol. 48. № 7. P. 250–356.
14. Folch J., Lees M., Sloane Stanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // *The journal of biological chemistry* 1957. Vol. 226. № 5. P. 497–509.
15. Gibson G. The synthesis and evolution of a supermodel // *Science*. 2005. № 307. P. 1890–1891.
16. Hochachka P. W., Somero G. N. *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. NY: Oxford University press, 2002. 466 p.
17. Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, abundance // *Evolutionary ecology research* 17. 2016. № 3. P. 301–315.
18. Iverson S. J. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination // M. T. Arts, M. T. Brett, M. J. Kainz (Eds.). *Lipids in aquatic ecosystems*, Springer, 2009. P. 281–309.
19. Kaitaranta J. K., Linko R. R. Fatty acids in the roe lipids of common food fishes // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1984. Vol. B79. № 3. P. 331–334.
20. Pickova J., Kiessling A., Petterson A., Dutta P. C. Comparison of fatty acid composition and astaxanthin content in healthy and by M74 affected salmon eggs from three Swedish river stocks // *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B*. 1998. № 120. P. 265–271.
21. Rybkina E. V., Demchuk A. S., Lajus D. L., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Galaktionov K. V. Dynamics of parasite community during early ontogenesis of marine threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Evolutionary ecology research*. 2016. Vol. 17. № 3. P. 335–354.
22. Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of three-spined stickleback juveniles in experimental conditions and in the wild eelgrass // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2016. URL: <http://dx.doi.org/10.1017/S0025315416000825> (accessed 9.06.2016).
23. Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Reviews in Fisheries Science*. 2003. Vol. 11. № 2. P. 107–184.
24. 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 // *Journal of Chromatography*. 1965. № 17. P. 278–287.

Поступила в редакцию 12.10.2017