

УДК 577.115.3.591.351.597.556.33

ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ ПРОФИЛЬ МЫШЦ МОЛОДИ *LEPTOCLINUS MACULATUS* (STICHAEIDAE) ИЗ ЗАЛИВОВ КОНГСФЬОРД И РИПФЬОРД, АРХИПЕЛАГ ШПИЦБЕРГЕН

© 2022 г. С. Н. Пеккоева^{1, *}, В. П. Воронин¹, С. Фальк-Петерсен²,
Й. Берге^{3, 4, 5}, Н. Н. Немова¹, С. А. Мурзина¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН – ИБ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

²Акваплан-нива, Фрам-центр, Тромсё, Норвегия

³Арктический университет Норвегии, Тромсё, Норвегия

⁴Университетский центр архипелага Шпицберген, Лонгйир, Норвегия

⁵Норвежский университет естественных и технических наук,
Центр автономных морских операций и систем, Трондхейм, Норвегия

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

Поступила в редакцию 09.11.2021 г.

После доработки 06.12.2021 г.

Принята к публикации 10.12.2021 г.

Исследован жирнокислотный состав общих липидов и их отдельных классов (фосфолипидов и триацилглицеринов) в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* на разных стадиях развития из заливов Конгсфьорд и Рипфьорд акватории архипелага Шпицберген в летний период. У молоди лептоклина из Конгсфьорда, в отличие от молоди из Рипфьорда, с возрастом повышается содержание жирных кислот 20:1n-9 и 22:1n-11, являющихся биомаркерными для веслоногих ракообразных рода *Calanus*. На переходной с пелагического к придонному образу жизни и придонной стадиях развития у молоди из Конгсфьорда уровень жирных кислот 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 снижается или остаётся неизменным, а у рыб из Рипфьорда, напротив, возрастает. Доминирование этих мононенасыщенных жирных кислот в составе триацилглицеринов подтверждает их пищевое происхождение, а их уровень отражает различия в кормовой базе рыб из исследованных заливов. Более высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах молоди лептоклина из Рипфьорда может указывать на адаптивные изменения в биомембранах мышц в ответ на более низкую температуру воды.

Ключевые слова: лептоклин пятнистый *Leptoclinus maculatus*, постэмбриональное развитие, молодь, жирные кислоты, Арктика.

DOI: 10.31857/S0042875222050162

Водные организмы арктических экосистем, в том числе рыбы, обитают в условиях постоянного воздействия комплекса специфических факторов среды (низкие значения температуры; экстремальные смены режима освещённости, связанные с чередованием полярного дня и ночи; изменение ледового покрова и др.), в связи с чем имеют ряд метаболических адаптивных особенностей для обитания в северных широтах (Falk-Petersen et al., 1986, 1990; Lee et al., 2006; Berge et al., 2015; Мурзина, 2019). Лептоклин пятнистый *Leptoclinus maculatus* (Stichaeidae) (Fries, 1838) широко распространён в Баренцевом и Норвежском морях, в акватории арх. Шпицберген и встречается далеко к северу от него (Нельсон, 2009; Mecklenburg et al., 2011). Это экологически важный представитель арктическо-бореальной ихтиофауны, который имеет высокие

адаптивные возможности к росту и развитию в условиях Арктики, в первую очередь, за счёт энергетических запасов в форме липидов и их жирнокислотных компонентов (Мурзина, 2010; Пеккоева и др., 2017; Murzina et al., 2020; Pekkoeva et al., 2020). Липиды как незаменимые источники энергии, неотъемлемые структурные молекулы, а также биологически активные вещества особенно важны для успешного развития молоди рыб в условиях низкой температуры воды в высоких широтах (Кауфман, 2015; Мурзина, 2010, 2019). У молоди лептоклина пятнистого липиды локализованы в форме отдельных капель между мышечными волокнами и в значительных количествах сосредоточены в специальном органе – липидном мешке (до 92% сухой массы мешка) (Falk-Petersen et al., 1986; Мурзина, 2010; Пеккоева,

20188). Такое тканеспецифическое аккумулярование липидов у лептоклина (в отличие от других видов арктических рыб), по-видимому, обеспечивает длительный период развития (до 5 лет) его молоди с последовательным прохождением стадий развития от L1 до L5 (согласно классификации Мейер Оттесен с соавторами) и дальнейшим переходом к придонному образу жизни половозрелых особей (Meyer Ottesen et al., 2011; Пеккоева и др., 2017; Немова и др., 2018).

Адаптивные механизмы трансформации веществ и энергии в раннем онтогенезе гидробионтов арктических экосистем практически не изучены. Исследования в этой области важны для понимания роли липидов и жирных кислот, в том числе физиологически ценных полиненасыщенных и мононенасыщенных, поступающих в организм при питании, в процессе развития рыб в специфических условиях высоких широт. Ранее в наших исследованиях были получены данные о содержании жирных кислот и их значении в постэмбриональном развитии (стадии развития L1–L5) молоди лептоклина пятнистого из Конгсфьорда в полярную ночь (Пеккоева и др., 2019; Pekkoeva et al., 2020).

Цель данной работы – изучить в сравнительном аспекте изменения жирнокислотного состава общих липидов, а также состава структурных и запасных липидных классов в мышцах молоди лептоклина пятнистого из арктическо-бореального зал. Конгсфьорд и высокоарктического зал. Рипфьорд акватории арх. Шпицберген в летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в августе 2018 г. в научной экспедиции на борту научно-исследовательского судна “Helmer Hanssen” (Арктический университет Норвегии) в рамках обучающего курса “AV320/820 – Zooplankton in Svalbard waters” Университетского центра на Шпицбергене. Отлов рыб проводили с использованием пелагического и донного тралов в акватории арх. Шпицберген, в заливах Конгсфьорд (78°57' с.ш. 11°56' в.д) и Рипфьорд (80°17' с.ш. 22°15' в.д), относимых соответственно к арктическо-бореальному и арктическому доменам. Заливы различались температурой поверхностных (Конгсфьорд – 4, Рипфьорд – 5.4°C) и глубинных (Конгсфьорд – 1.5, Рипфьорд – 0–0.5°C) слоёв воды. Солёность воды в заливах была одинакова и составляла в среднем 34.7‰.

Молодь лептоклина разделяли на стадии развития (L1, L2, L3, L4, L5) на основе морфофизиологических характеристик – размерно-весовых показателей, окраски и пигментации тела, наличия и параметров липидного мешка согласно классификации Мейер Оттесен с соавторами (Meyer Ottesen et al., 2011) и данных нашей предыдущей работы (Пеккоева и др., 2017). На стадии развития L1

молодь пелагическая с прозрачным телом и развивающимся липидным мешком; на стадии L2 – образ жизни пелагический, тело прозрачное с несколькими меланофорами, липидный мешок развит, некрупный; L3 – молодь также ведёт пелагический образ жизни, тело молочно-белого цвета с меланофорами, липидный мешок более крупный; L4 – молодь начинает переходить к придонному образу жизни, тело светло-жёлтое с меланофорами, липидный мешок крупный; L5 – в большей степени ведёт придонный образ жизни (как взрослые особи), липидный мешок в состоянии резорбции (Meyer Ottesen et al., 2011; Пеккоева и др., 2017). В нашей работе в соответствии с возможностями сбора материала проводили анализ молоди лептоклина из Конгсфьорда на стадиях развития L1–L4 и Рипфьорда на стадиях L1–L5. Анализировали жирнокислотный состав общих липидов (ОЛ) и их отдельных классов – структурных фосфолипидов (ФЛ) и запасных триацилглицеринов (ТАГ) в мышечной ткани молоди (по 7 экз. на каждой стадии развития в двух повторностях) из соответствующих заливов. Детальное описание процесса анализа представлено нами ранее (Воронин и др., 2021).

Экстракцию ОЛ из материала проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957) смесью хлороформ–метанол (2 : 1 по объёму) с помощью ротационного испарителя Hei-VAP Advantage ML/G3 (“Heidolph”, Германия). Индивидуальные классы липидов ФЛ и ТАГ выделяли на специальных пластинах HPTLC Silicagel 60 F254 Premium Purity (“Merck”, Германия) с использованием комплекса оборудования для высокоэффективной тонкослойной хроматографии CAMAG (“CAMAG”, Швейцария), включающего полуавтоматический аппликатор Linomat 5 для нанесения проб на пластину, автоматическую камеру ADC 2 для разделения общих липидов на классы, дериватизатор Derivatizer для автоматического опрыскивания пластин, нагреватель TLC Plate Heater 3 для проявления пятен липидных классов, спектроденситометр Camag TLC Scanner для сканирования пятен и проведения расчётно-измерительных процедур. Определение профиля жирных кислот (ЖК) проводили методом газожидкостной хроматографии на хроматографе “Хроматэк – Кристалл-5000.2” (Россия) с капиллярными колонками Zebron FFAP. В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую ЖК (22 : 0) (“Sigma Aldrich”, США). Для анализа применяли метиловые эфиры ОЛ, ФЛ и ТАГ, которые получали с использованием кислотного катализатора (ацетилхлорид) (Цыганов, 1971). Обработку хроматограмм проводили с применением компьютерной программы “Хроматек Аналитик” (ЗАО “Хроматек” Россия).

Статистическая обработка данных проведена в открытой программируемой среде R (R Core Team, 2021). Достоверность различий данных определяли

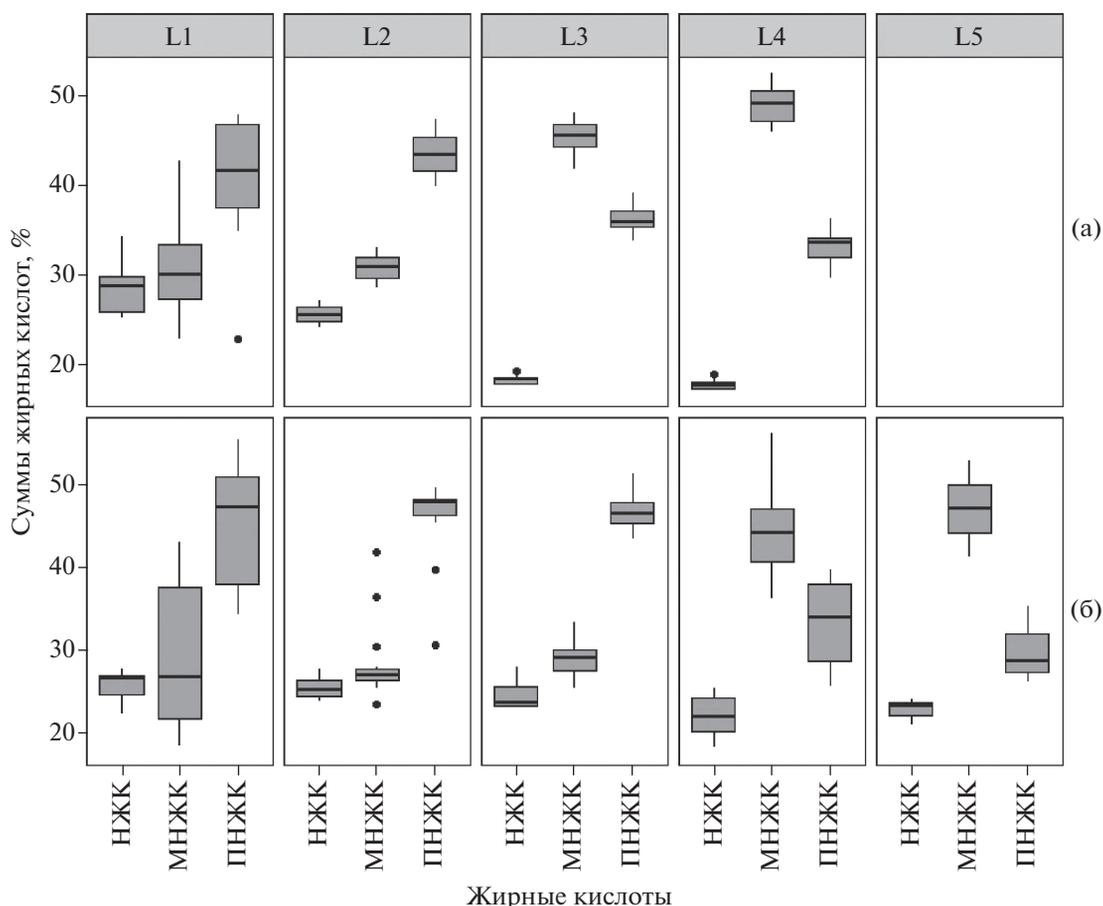


Рис. 1. Содержание групп жирных кислот общих липидов в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* на разных стадиях развития (L1–L5) из заливов Конгсфьорд (а) и Рипфьорд (б) акватории арх. Шпицберген в августе 2018 г.: НЖК, МНЖК, ПНЖК – насыщенные, мононенасыщенные, полиненасыщенные жирные кислоты; (|) – пределы варьирования показателя (25–75% данных заключены в прямоугольники), (–) – медиана, (●) – выбросы.

с использованием непараметрического критерия Уилкоксона–Манна–Уитни (Кабаков, 2014). Различия между значениями жирнокислотных показателей считали достоверными при $p \leq 0.05$. Биохимический анализ выполнен на базе лаборатории экологической биохимии Института биологии Карельского научного центра РАН (КарНЦ РАН) с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра КарНЦ РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жирные кислоты общих липидов

В жирнокислотном профиле лептоклина пятнистого можно выделить ряд преобладающих в количественном отношении ЖК. Среди насыщенных ЖК (НЖК) доминируют 14:0, 16:0, 18:0 и 20:0; в группе мононенасыщенных ЖК (МНЖК) – 16:1n-7, 18:1n-7, 18:1n-9, 20:1n-9 и 22:1(n-11); среди полиненасыщенных ЖК (ПНЖК) – 18:4n-3, 20:5n-3, 22:5-3 и 22:6n-3. В мышцах лептоклина

на ранних стадиях постэмбрионального развития по количественному содержанию преобладают ПНЖК, при этом у молоди из Конгсфьорда на стадиях развития L1–L2 их уровень составляет до 43% суммы ЖК, а из Рипфьорда на стадиях L1–L3 – до 47%. У рыб старшего возраста как из Конгсфьорда, так и из Рипфьорда начинают доминировать МНЖК – соответственно до 49 и 45% (рис. 1).

Достоверное повышение содержания МНЖК в мышцах лептоклина из Конгсфьорда в процессе развития происходит за счёт 20:1n-9 (с 8 до 20%), 22:1n-11 (с 5 до 13%) и 16:1n-7 (с 3 до 4%). При этом содержание олеиновой ЖК (18:1n-9) достоверно понижается с 11 (на стадиях развития L1 и L2) до 6% (L3 и L4). Другие идентифицированные МНЖК составляют не более 2% для каждой ЖК. У рыб из Рипфьорда, наоборот, содержание 18:1n-9 повышается с 8 до 11% суммы ЖК от стадии развития L1 к L5 ($p \leq 0.05$). Достоверный рост содержания МНЖК у молоди от стадии L3 к L5 происходит также за счёт 16:1n-7 (с 5 до 11%) и

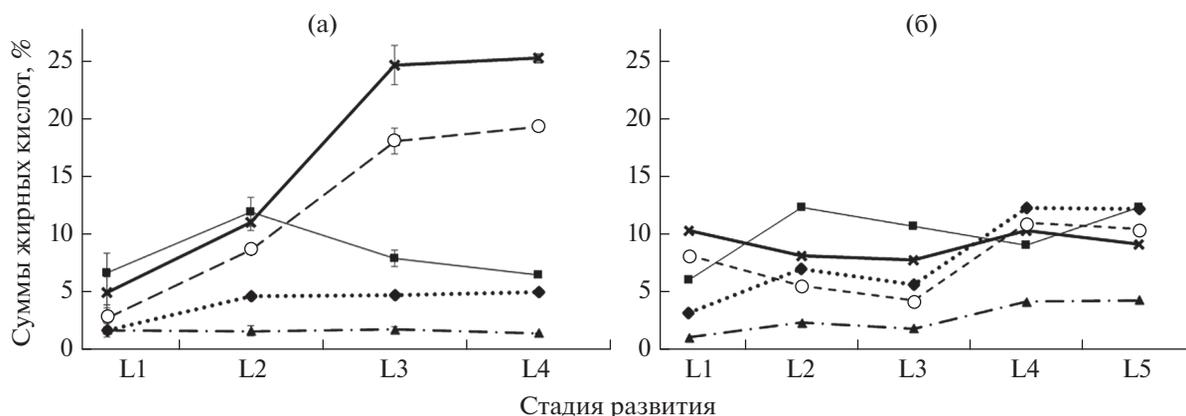


Рис. 2. Содержание доминирующих в составе триацилглицеринов мононенасыщенных жирных кислот в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptoclinus maculatus* на разных стадиях развития из заливов Конгсфьорд (а) и Рипфьорд (б) акватории арх. Шпицберген в августе 2018 г. Кислота: (—◆—) — 16:1n-7, (—■—) — 18:1n-9, (—▲—) — 18:1n-7, (—×—) — 20:1n-9, (—○—) — 22:1n-11. (⊥) — ошибка среднего арифметического.

18:1n-7 (с 2 до 5%). Значимых изменений содержания 20:1n-9 (7–10%) и 22:1n-11 (3–8%) у молоди из Рипфьорда не выявлено.

Понижение содержания ПНЖК в процессе развития молоди лептоклина в двух исследованных фьордах происходит за счёт доминирующих на всех стадиях развития ЖК семейства n-3, в частности 20:5n-3 — эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) и 22:6n-3 — докозагексаеновой кислоты (ДГК). У молоди из Конгсфьорда установлено понижение содержания ЭПК и ДГК соответственно с 11 до 8% и с 20 до 9%, а у рыб из Рипфьорда — с 14 до 10% и с 21 до 8% ($p \leq 0.05$). Содержание других незаменимых жирных кислот — 18:2n-6, 18:3n-3 и физиологически значимой 20:4n-6 — составляет для каждой не более 2% и не имеет значительных вариаций по стадиям развития лептоклина. У молоди лептоклина на стадиях развития L1 и L2 выявлен наиболее высокий показатель соотношения ПНЖК n-3/n-6 в мышцах (до 12 у рыб из Конгсфьорда и до 16 — из Рипфьорда).

У рыб из Конгсфьорда отмечено снижение содержания НЖК в процессе развития (28.4 и 25.7% суммы ЖК соответственно на стадиях L1 и L2 и 18.4 и 17.9% — на стадиях L3 и L4) в основном за счёт пальмитиновой ЖК (16:0) (с 17 до 10% суммы ЖК) ($p \leq 0.05$). У особей из Рипфьорда содержание НЖК в мышцах также достоверно выше у рыб на стадиях развития L1 и L2 (26% суммы ЖК), чем у молоди на других стадиях (22–24%) за счёт понижения содержания ЖК 16:0 с 16 до 13%.

Жирные кислоты фосфолипидов и триацилглицеринов

Установлено, что НЖК и ПНЖК доминируют в составе ФЛ, а МНЖК — в ТАГ молоди лепто-

клина пятнистого на всех исследованных стадиях развития, за исключением рыб на стадии L1, которые отличаются наиболее высоким содержанием НЖК (в основном за счёт 16:0). При этом в процессе дальнейшего развития начиная со стадии L2 содержание НЖК снижается, а содержание ПНЖК возрастает в ФЛ, а МНЖК — в ТАГ. Среди ПНЖК в мышцах молоди преобладают ЖК семейства n-3 за счёт ДГК и ЭПК. Содержание этих кислот выше в ФЛ, чем в ТАГ, на всех стадиях развития (таблица).

Профиль ЖК ТАГ мышц лептоклина из исследованных фьордов имеет значимые различия по МНЖК. Содержание в ТАГ ЖК 20:1n-9 и 22:1n-11 у рыб на стадии развития L1 из Рипфьорда (соответственно 10 и 8% суммы ЖК) выше, чем у рыб из Конгсфьорда (5 и 3%) (таблица). В процессе развития лептоклина из Конгсфьорда содержание этих ЖК значительно повышается со стадии развития L2 к стадии L4 (соответственно до 25 и 19%), а у рыб из Рипфьорда тренд на повышение этих кислот не выявлен (рис. 2). При этом содержание других ЖК (18:1n-9, 18:1n-7, 16:1n-7) более высокое у молоди лептоклина из Рипфьорда, особенно на стадиях развития L4 и L5. Показатель соотношения 22:1n-11/20:1n-9 в ТАГ у рыб из Конгсфьорда и Рипфьорда на стадиях L1–L3 составляет соответственно 0.6 и 0.8. При этом у молоди из Рипфьорда на стадиях L4 и L5 он выше — 1.1.

В мышцах лептоклина из обоих исследованных заливов среди НЖК в ФЛ и ТАГ преобладают 16:0 и 20:0. Содержание НЖК более высокое в составе ФЛ по сравнению с ТАГ, при этом оно выше в мышцах молоди из Конгсфьорда, чем из Рипфьорда. В ФЛ мышц молоди из Рипфьорда отмечено более высокое содержание ПНЖК (таблица). Содержание физиологически ценных ДГК и ЭПК в

ФЛ на стадии развития L1 более чем в два раза выше у рыб из Рипфьорда, чем из Конгсфьорда.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования показали понижение содержания НЖК и ПНЖК и повышение МНЖК в процессе роста и развития молоди *L. maculatus* в Конгсфьорде и Рипфьорде в летний период. Сходная тенденция в динамике ЖК ОЛ была ранее выявлена для молоди лептоклина из Конгсфьорда, выловленной в зимний период (Пеккоева и др., 2019), что позволяет выделить онтогенетические закономерности изменения данных групп ЖК в раннем развитии лептоклина в акватории арх. Шпицберген. Установленное высокое содержание НЖК и ПНЖК в составе ФЛ подтверждает их важное значение на ранних стадиях развития молоди лептоклина как структурных молекул в составе биомембран. ПНЖК участвуют в регуляции биофизических свойств – обеспечивают их морфологическую стабильность и способствуют повышению текучести, тем самым поддерживают работу мембраносвязанных белков и их комплексов, обеспечивая их транспортную и рецепторную активность при понижении температуры окружающей среды. В то же время НЖК наряду с холестерином, наоборот, способствуют повышению микровязкости биомембран (Sargent et al., 1995, 2002; Tocher, 2003). Более высокий уровень ПНЖК в ФЛ у молоди лептоклина из Рипфьорда может указывать на адаптивные изменения в биомембранах мышц в ответ на более низкие значения температуры. ПНЖК необходимы для развития нервной и зрительной систем, пигментации молодого организма, могут выступать в качестве источника метаболической энергии в раннем онтогенезе рыб (Шатуновский, 1980; Sargent et al., 2002; Tocher, 2003; Parrish, 2009; Antonny et al., 2015). Определение спектра ЖК липидов и динамики их содержания у молоди рыб представляется важным для понимания их роли в метаболических процессах в ходе роста и развития организма (Мурзина и др., 2009; Мурзина, 2010; Немова и др., 2015).

Высокое содержание ПНЖК семейства n-3 в мышцах молоди лептоклина за счёт ДГК и ЭПК является отличительной эколого-биохимической характеристикой морских холодноводных рыб, к которым относится и исследуемый вид. Выявленное более высокое содержание ПНЖК семейства в ФЛ, чем в ТАГ, на всех стадиях развития лептоклина в исследованных фьордах указывает на специфичность жирнокислотного состава классов липидов согласно выполняемой ими функции в определённых условиях среды. При этом следует отметить более высокий показатель соотношения суммарных ПНЖК n-3/n-6 (до 12 у лептоклина из Конгсфьорда и до 16 – из Рипфьорда) по сравне-

нию с другими видами морских рыб, например из Тихого океана, у которых он варьирует от 5 до 8 (Murillo et al., 2014).

Повышение содержания МНЖК у молоди лептоклина на поздних стадиях развития (L3 и L4) связано с накоплением в процессе питания рыб запасных липидов (ТАГ) (Немова и др., 2021), в которые, как правило, включаются эти ЖК и могут быть использованы в качестве источников энергии (Sargent et al., 1995; Lloret et al., 2014). Следует отметить, что изменение в составе ЖК (доминирование МНЖК) у лептоклина пятнистого из Конгсфьорда происходит со стадии развития L3, тогда как у рыб из Рипфьорда – только со стадии L4. Различия в сравнительно более медленном накоплении запасных липидов (Немова и др., 2021) и их жирнокислотных компонентов (показано в этой работе) у молоди лептоклина изученных стадий развития из Рипфьорда могут быть связаны с вероятной ограниченной доступностью их кормовых объектов (зоопланктона), присутствие и обилие которых зависят от влияния водных масс, ледового покрова, периодов вегетации фитопланктона и развития зоопланктона в этом высокоарктическом заливе. Конгсфьорд, являясь модельным фьордом для проведения многих биологических исследований, находится под влиянием как арктических водных масс и пресных вод его ледников, так и тёплых солёных атлантических вод (Cottier, 2005). В то время как высокоарктический Рипфьорд подвергается сильному влиянию холодных и пресных арктических вод, и потому может быть покрыт льдом до восьми месяцев в году (Wang et al., 2013).

Сравнительный анализ содержания отдельных МНЖК у молоди лептоклина из Рипфьорда и Конгсфьорда позволил выявить некоторые трофоэкологические взаимоотношения вида со средой обитания. В мышцах рыб из Конгсфьорда в летний период показано значительное повышение 20:1n-9, 22:1n-11 со стадии развития L2 к стадии L5. Сходный тренд был отмечен для молоди в зимний период (Pekkoeva et al., 2020). Также установлено, что 20:1n-9 и 22:1n-11 включаются в основном в структуру ТАГ, как и другие, имеющие пищевое происхождение ЖК. Известно, что поступающие с кормом МНЖК преобладают в ТАГ у морских рыб (*Thunnus* spp., *Salmo* spp.), занимая позиции sn-1 и sn-3 (Zhang et al., 2018). Полученные нами данные указывают на питание лептоклина веслоногими ракообразными (Copepoda) рода *Calanus*, которые способны синтезировать 20:1n-9 и 22:1n-11 *de novo* (Kattner, Hagen, 1995; Lee et al., 2006; Graeve et al., 2008). По данным отчёта зоопланктологов (Arctic Marine Zooplankton, 2018), работавших параллельно в научном рейсе, в точках сбора проб в Конгсфьорде и Рипфьорде одними из массовых среди веслоногих ракообразных рода *Calanus* были арктический *C. glacialis* и атлантический *C. finmarchicus*. Глубоковод-

Содержание жирных кислот (ЖК) фосфолипидов и триацилглицеринов (% суммы ЖК) в мышцах молоди лептоклина пятнистого *Leptocottus maculatus* на разных стадиях развития из заливов Конгсфьорд и Рипсфьорд в августе 2018 г. (среднее значение и его стандартная ошибка $M \pm SE$)

Кислота, сумма и соотношение кислот	Стадия развития									
	Фосфолипиды					Триацилглицерины				
	L1	L2	L3	L4	L5	L1	L2	L3	L4	L5
14:0	3.0 ± 0.6	3.1 ± 0.1	3.4 ± 0.2	3.1 ± 0.2	—	4.6 ± 1.0	5.4 ± 0.2	5.0 ± 0.1	5.2 ± 0.1	—
	3.1 ± 0.2	3.0 ± 0.2	2.9 ± 0.2	1.9 ± 0.4	1.4 ± 0.1 ^{a,b,c}	5.0 ± 0.5	5.8 ± 0.5	5.5 ± 0.3	4.5 ± 0.4	3.6 ± 0.4 ^{b,c}
16:0	23.1 ± 4.5	26.0 ± 0.5	24.6 ± 1.2	20.9 ± 0.6 ^c	—	11.1 ± 1.6	13.7 ± 1.5	9.9 ± 0.2	9.1 ± 0.2 ^c	—
	18.4 ± 1.3	19.7 ± 1.1	20.0 ± 1.2*	12.2 ± 2.6	11.4 ± 1.4 ^{a,b,c}	12.3 ± 0.8	13.0 ± 0.4	13.4 ± 0.4*	11.1 ± 0.9	10.7 ± 0.5 ^c
18:0	10.2 ± 1.3	5.1 ± 1.0	6.6 ± 0.3 ^a	7.1 ± 1.4	—	8.9 ± 0.5	3.5 ± 0.8	3.0 ± 0.3 ^a	2.2 ± 0.1 ^{a,c}	—
	6.9 ± 0.3	5.2 ± 0.4 ^a	5.8 ± 0.9	5.2 ± 0.7 ^a	5.9 ± 0.6	6.4 ± 1.0	4.1 ± 0.3	4.1 ± 0.4*	3.5 ± 0.5 ^a	3.2 ± 0.3 ^a
20:0	29.7 ± 6.9	7.2 ± 2.4	14.1 ± 1.0 ^a	15.0 ± 1.4	—	30.0 ± 3.3	8.7 ± 1.7	6.0 ± 0.3 ^a	4.2 ± 0.5 ^{a,c}	—
	22.6 ± 2.5	11.5 ± 2.2 ^a	15.8 ± 3.8	16.4 ± 2.8	15.3 ± 2.0	22.5 ± 4.5	12.6 ± 1.6	14.3 ± 1.8*	8.0 ± 1.5 ^{a,c}	4.8 ± 0.8 ^{a,b,c}
ΣНЖК	67.4 ± 4.5	42.8 ± 3.4	49.8 ± 1.9 ^a	48.4 ± 2.0 ^a	—	57.3 ± 2.4	33.1 ± 3.4	24.9 ± 1.0 ^a	22.1 ± 0.8 ^a	—
	53.9 ± 2.1*	41.1 ± 2.1 ^a	46.4 ± 4.2	39.4 ± 5.3 ^{a,*}	37.6 ± 0.8 ^a	48.4 ± 5.1*	37.7 ± 2.0	38.5 ± 2.5*	30.1 ± 3.1 ^{a,*}	24.6 ± 1.59 ^{a,b,c}
16:1n-7	1.7 ± 0.2	1.9 ± 0	2.0 ± 0.1	2.0 ± 0.1	—	1.8 ± 0.3	4.7 ± 0.3	4.8 ± 0.1 ^a	5.1 ± 0.2 ^a	—
	2.6 ± 0.7	3.4 ± 1.0	2.1 ± 0.2	3.5 ± 0.5	3.0 ± 0.6	3.2 ± 0.6*	7.0 ± 0.9 ^a	5.7 ± 0.5 ^a	12.2 ± 2.1 ^a	12.2 ± 2.9 ^{a,c}
18:1n-9	6.8 ± 0.5	9.6 ± 0.3	6.4 ± 0.2	5.1 ± 0.2 ^c	—	6.7 ± 1.7	12.0 ± 1.2	8.0 ± 0.7	6.6 ± 0.2 ^c	—
	7.2 ± 1.2	9.3 ± 1.4	7.1 ± 0.3 ^b	6.5 ± 0.8	5.6 ± 0.6 ^b	6.1 ± 0.4	12.3 ± 1.6 ^a	10.6 ± 0.5 ^a	9.0 ± 0.9 ^a	12.2 ± 2.5 ^a
18:1n-7	2.4 ± 0.2	2.3 ± 0.3	2.4 ± 0.1	1.7 ± 0.1 ^{a,c}	—	1.8 ± 0.6	1.7 ± 0.4	1.8 ± 0.2	1.5 ± 0.03 ^c	—
	1.8 ± 0.4	2.5 ± 0.4	2.0 ± 0.1*	2.8 ± 0.4*	3.2 ± 1.0	1.2 ± 0.1	2.4 ± 0.5 ^a	1.9 ± 0.1 ^a	4.2 ± 0.9 ^{a,*}	4.3 ± 1.1 ^{a,c}
20:1n-9	3.5 ± 1.0	4.9 ± 0.2	5.8 ± 0.3	5.5 ± 0.4	—	5.0 ± 1.4	11.1 ± 0.7	24.6 ± 1.7 ^a	25.2 ± 0.4 ^a	—
	4.5 ± 0.9	3.9 ± 0.6	3.6 ± 0.4*	2.8 ± 0.9	3.1 ± 0.9	10.3 ± 2.6*	8.1 ± 1.4	7.7 ± 0.8*	10.3 ± 4.0*	9.1 ± 3.0
22:1n-11	0.7 ± 0.7	1.0 ± 0.2	1.7 ± 0.3	1.9 ± 0.2	—	2.8 ± 1.2	8.7 ± 0.1	18.5 ± 1.1 ^a	19.3 ± 0.3 ^a	—
	1.8 ± 0.6	1.3 ± 0.5	0.5 ± 0.2*	1.0 ± 0.3	1.2 ± 0.3	8.1 ± 2.0*	5.5 ± 1.2*	4.3 ± 0.3*	11.0 ± 4.1*	10.4 ± 4.9
Σ МНЖК	16.2 ± 2.6	21.8 ± 0.8	20.2 ± 0.6	17.6 ± 0.6 ^c	—	21.7 ± 3.7	43.0 ± 2.9	62.6 ± 1.8 ^a	62.1 ± 0.6 ^a	—
	20.0 ± 3.0	22.5 ± 2.9	17.2 ± 0.8*	18.7 ± 1.1	19.4 ± 1.4	32.7 ± 6.1	39.3 ± 3.1	34.5 ± 1.1*	53.0 ± 4.8 ^{a,c}	55.2 ± 4.0 ^{b,c}
18:2n-6	0.9 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.2 ± 0.02	—	0.7 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.3 ± 0.1 ^a	1.6 ± 0.04 ^{a,c}	—
	1.2 ± 0.1	1.2 ± 0.1	1.1 ± 0	1.2 ± 0.1	1.3 ± 0.4	1.1 ± 0.1*	0.9 ± 0.04	1.2 ± 0.1 ^b	1.0 ± 0.1*	1.4 ± 0.5

Окончание таблицы		Стадия развития									
		L1	L2	L3	L4	L5	L1	L2	L3	L4	L5
Кислота, сумма и соотношение кислот	Фосфолипиды					Триацилглицерины					
	20:4n-6	0	0.8 ± 0.2 ^a	0.9 ± 0.3 ^a	1.0 ± 0.1 ^a	—	0.7 ± 0.4	0	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.04	—
	0.1 ± 0.1	0.9 ± 0.1 ^a	0.7 ± 0.2	2.2 ± 0.5 ^a	3.2 ± 0.2 ^{a,b,c}	0.1 ± 0.1	0.2 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2 ^a	0.9 ± 0.3	
Σ n-6 ПНЖК	0.9 ± 0.2	2.7 ± 0.2	2.5 ± 0.3 ^a	3.0 ± 0.2 ^a	—	3.3 ± 1.2	1.8 ± 0.4	1.9 ± 0.2	2.3 ± 0.1	—	
	2.6 ± 0.4*	3.0 ± 0.2	2.6 ± 0.4	5.3 ± 0.8 ^{a,b,c,*}	6.1 ± 0.4 ^{a,b,c}	2.0 ± 0.8	1.9 ± 0.3	2.1 ± 0.3	2.6 ± 0.3	3.2 ± 0.5	
18:3n-3	0.4 ± 0.2	0.8 ± 0.02	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1	—	0	1.2 ± 0.4	0.6 ± 0.03	0.8 ± 0.04 ^c	—	
	0.7 ± 0.2	0.8 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.3 ± 0.1 ^{b,c}	0.2 ± 0.2 ^b	0.5 ± 0.1	0.9 ± 0.2	1.2 ± 0.2 ^{a,*}	0.5 ± 0.1 ^c	0.4 ± 0.1 ^{b,c}	
18:4n-3	1.0 ± 0.5	2.3 ± 0.2	2.5 ± 0.2 ^a	2.7 ± 0.2	—	0.6 ± 0.3	4.6 ± 1.9	3.0 ± 0.1 ^a	4.3 ± 0.1 ^{a,c}	—	
	1.1 ± 0.1	2.1 ± 0.2 ^a	1.6 ± 0.5	1.3 ± 0.4	1.0 ± 0.2 ^b	1.4 ± 0.2	3.4 ± 0.5 ^a	4.3 ± 0.9 ^a	2.0 ± 0.5*	2.2 ± 0.6	
20:5n-3	2.5 ± 1.5	10.0 ± 2.3	8.8 ± 1.0 ^a	10.6 ± 0.8 ^a	—	3.4 ± 0.7	5.0 ± 2.3	2.1 ± 0.4	2.8 ± 0.2	—	
	5.4 ± 0.5*	10.4 ± 1.1 ^a	10.8 ± 1.5 ^a	14.3 ± 3.0 ^a	14.2 ± 0.9 ^a	3.1 ± 0.9	4.7 ± 0.7	5.4 ± 0.6*	4.8 ± 1.1	7.0 ± 1.8	
22:5n-3	7.3 ± 2.1	1.5 ± 1.1	3.5 ± 0.4	2.4 ± 0.5 ^a	—	6.7 ± 1.2	1.8 ± 0.9	1.3 ± 0.1 ^a	0.9 ± 0.2 ^a	—	
	5.1 ± 1.2*	3.0 ± 0.6	2.4 ± 1.5	4.3 ± 0.8*	4.6 ± 0.8	5.9 ± 1.0	4.0 ± 0.6	4.0 ± 0.7*	1.7 ± 0.4 ^{a,b,c}	1.2 ± 0.2 ^{a,b,c}	
22:6n-3	4.2 ± 2.7	17.8 ± 2.8	11.8 ± 1.2	14.4 ± 0.9 ^a	—	5.6 ± 1.5	7.8 ± 2.5	2.6 ± 0.3	3.7 ± 0.2 ^c	—	
	11.0 ± 1.2*	16.8 ± 1.5	17.9 ± 2.2 ^{a,*}	15.9 ± 2.1	16.7 ± 0.4 ^a	4.8 ± 0.8	6.4 ± 0.9	8.3 ± 0.4 ^{a,*}	3.6 ± 0.6 ^c	4.4 ± 0.6 ^c	
Σ n-3 ПНЖК	15.5 ± 4.3	32.7 ± 4.3	27.5 ± 2.2 ^a	31.0 ± 1.9 ^a	—	16.9 ± 2.3	20.9 ± 6.1	10.02 ± 0.8 ^a	12.8 ± 0.5	—	
	23.5 ± 1.9*	33.4 ± 2.5 ^a	33.8 ± 3.6*	36.6 ± 4.4 ^{a,*}	37.01 ± 0.9 ^a	15.9 ± 1.2	19.7 ± 2.2	23.6 ± 1.2 ^{a,*}	17.0 ± 1.8 ^c	15.8 ± 2.4 ^c	
Σ ПНЖК	16.5 ± 4.3	35.4 ± 4.2	30.0 ± 2.4 ^a	34.0 ± 1.8 ^a	—	21.0 ± 1.5	23.9 ± 6.3	12.5 ± 1.0 ^a	15.7 ± 0.5 ^a	—	
	26.1 ± 1.8*	36.5 ± 2.6 ^a	36.4 ± 3.6*	41.9 ± 5.0 ^{a,*}	43.1 ± 1.1 ^a	19.0 ± 1.7	23.0 ± 2.4	27.1 ± 1.6 ^{a,*}	17.0 ± 1.8 ^c	20.3 ± 2.9	
Σ n-3/Σ n-6	11.2 ± 2.7	12.2 ± 2.3	11.8 ± 1.8	10.8 ± 1.1	—	12.4 ± 3.2	11.8 ± 0.8	5.5 ± 0.5	5.7 ± 0.3	—	
	10.3 ± 2.5	11.2 ± 0.8	14.9 ± 3.3	7.2 ± 0.6 ^{b,c}	6.2 ± 0.4 ^{b,c}	11.6 ± 2.9	10.7 ± 1.1	12.3 ± 2.1*	5.0 ± 0.3 ^{b,c}	5.0 ± 0.4 ^{b,c}	
18:3n-3/18:2n-6	0.3 ± 0.1	0.7 ± 0.2	0.5 ± 0.04	0.5 ± 0.05	—	0.6 ± 0.3	0.3 ± 0.04	0.2 ± 0.02	0.2 ± 0.02	—	
	0.6 ± 0.2	0.7 ± 0.03	0.7 ± 0.1	0.2 ± 0.1 ^{b,c,*}	0.1 ± 0.02 ^{b,c}	0.2 ± 0.07	0.4 ± 0.03	0.4 ± 0.03*	0.5 ± 0.07	0.5 ± 0.2	
16:0/18:1n-9	3.3 ± 0.4	2.7 ± 0.04	3.9 ± 0.2	4.2 ± 0.3	—	2.1 ± 0.5	1.1 ± 0.01	1.3 ± 0.1	1.4 ± 0.03	—	
	2.7 ± 0.3	2.3 ± 0.3	2.8 ± 0.2*	2.1 ± 0.3*	2.0 ± 0.05 ^c	2.1 ± 0.2	1.1 ± 0.1 ^a	1.3 ± 0.1 ^a	1.3 ± 0.04 ^{a,*}	0.9 ± 0.1 ^{a,c,d}	
22:1n-11/20:1n-9	0.2 ± 0.02	0.2 ± 0.04	0.3 ± 0.02	0.3 ± 0.02	—	0.6 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.8 ± 0.1	—	
	0.4 ± 0.08	0.3 ± 0.07	0.14 ± 0.02	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.8 ± 0.2	0.7 ± 0.1	0.6 ± 0.1	1.1 ± 0.1 ^{b,c,*}	1.1 ± 0.1 ^{b,c}	

Примечание. НЖК, МНЖК, ПНЖК – ненасыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные жирные кислоты; над чертой – значения показателей у рыб из Конгсфьорда, под чертой – у рыб из Рипфьорда. Отличия достоверны при $p \leq 0.05$ от молоди на стадии развития: ^aL1, ^bL2, ^cL3, ^dL4; * в сравнении с Конгсфьордом. “—” – данные отсутствуют.

ный вид *C. hyperboreus* встречался в небольших количествах.

В мышцах молоди лептоклина из Рипфьорда в отличие от рыб из Конгсфьорда в процессе роста и развития в составе ТАГ не происходит значительного повышения содержания 20:1n-9 и 22:1n-11 и, кроме того, показано более высокое содержание других кислот – 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 (особенно у молоди на стадиях развития L4 и L5). Следует отметить, что показатель соотношения 22:1n-11/20:1n-9 в ТАГ изменяется в процессе роста и развития молоди из Рипфьорда. На стадиях L1–L3 он составляет 0.6–0.8, а на L4 и L5 – 1.1. Значения соотношения этих кислот у представителей рода *Calanus* различаются следующим образом: *C. finmarchicus* (<1) < *C. glacialis* (≤1) < *C. hyperboreus* (>1) (Scott et al., 2002). Полученные нами данные могут указывать на присутствие копепоид *C. hyperboreus* в питании придонной молоди лептоклина в Рипфьорде в отличие от молоди в Конгсфьорде, у которой вышеуказанное соотношение не превышало 0.8. Повышение содержания ЖК 22:1n-11 и 20:1n-9 в процессе развития только у молоди лептоклина из Конгсфьорда может свидетельствовать о возможной избирательности в отношении объектов питания (Copepoda), их доступностью и обилием в этом заливе в отличие от Рипфьорда. Идентификация корма рыбами обычно происходит по особым химическим или визуальным раздражителям. Некоторые метаболиты – свободные аминокислоты, нуклеотиды, нуклеозиды и основания аммония, выделяемые организмами, являющимися добычей молодых морских и пресноводных рыб, – считаются мощными индукторами их пищевого поведения (Kolkovski, 2008).

Более высокое содержание жирных кислот 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 у молоди лептоклина из Рипфьорда, особенно на переходной (L4) и придонной (L5) стадиях развития, может быть связано с их дополнительным поступлением при питании. Так, ЖК 18:1n-9 может синтезироваться в организме рыб, но значимые её количества также поступают и с кормовыми объектами, в том числе с зоопланктоном (Tocher, 2003; Dalsgaard et al., 2003). Наряду с веслоногими ракообразными рода *Calanus* массовыми в точках сбора проб в летний период также были веслоногие ракообразные *Oithona similis* (Oithonidae). Эти мелкие ракообразные из акватории арх. Шпицберген в течение всего года характеризуются высоким содержанием кислоты 18:1n-9 (Lischka, Hagen, 2007). Взрослые особи лептоклина пятнистого, ведущие придонный образ жизни, имеют высокое содержание МНЖК 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 (Мурзина, 2010) за счёт питания преимущественно мелкими ракообразными и полихетами, характеризующимися высоким количеством этих кислот, которые поступают с планктоном и бактериями при питании (Dalsgaard et al., 2003). Для морских полихет хо-

лодных вод, например *Pectinaria gouldii*, показано повышенное содержание ЖК 16:1n-7, поступающей по пищевой цепи от диатомовых водорослей (Soreman, Parrish, 2003). Высокое содержание 16:1n-7 обнаружено у ледовых диатомовых водорослей *Nitzschia frigida* в Конгсфьорде (McMahon et al., 2006). Соответственно ЖК 18:1n-9, 16:1n-7 и 18:1n-7 могут поступать дополнительно в организм молоди лептоклина в Рипфьорде по пищевой цепи с зоопланктоном или в составе бактериальной массы. Можно также предположить, что уже на стадиях развития L4 и L5 молодь лептоклина из Рипфьорда (как и взрослые особи) начинает питаться полихетами, с которыми поступают указанные ЖК.

Таким образом, полученные данные по содержанию ЖК ОЛ, а также структурных ФЛ и запасных ТАГ на разных стадиях развития молоди лептоклина пятнистого позволили выявить динамику содержания ЖК в раннем постэмбриональном развитии вида в летний период, а также установить специфические особенности жирнокислотного профиля молоди из Конгсфьорда и Рипфьорда в зависимости от условий окружающей среды (температуры и, в особенности, кормовой базы). У молоди лептоклина из Рипфьорда по сравнению с рыбами из Конгсфьорда в процессе роста и развития не повышается содержание жирных кислот 20:1n-9 и 22:1n-11, биомаркерных для калянусов. Также у молоди из Рипфьорда на стадиях развития L4 и L5 отмечено более высокое содержание других кислот – 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7. Полученные данные указывают на различия в питании молоди лептоклина в исследованных заливах и отражают трофологические взаимоотношения вида со средой обитания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта Президента РФ МК-2188.2020.4 и частично в рамках государственных заданий КарНЦ РАН № 0218–2019–0076, FMEN-2022-0006 (№ г.р. 122032100052-8). Работа Й. Берге и С. Фальк-Петерсена была поддержана проектами ArcticABC (№ 244319) и Deep Impact (№ 300333), финансируемыми Исследовательским советом Норвегии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин В.П., Мурзина С.А., Нефедова З.А. и др. 2021. Сравнительно-видовая характеристика липидов и их динамика в процессе эмбрионального и раннего постэмбрионального развития атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*Salmo trutta* L.) // Онтогенез. Т. 52. № 2. С. 108–119. <https://doi.org/10.31857/S0475145021020099>
- Кабаков Р.И. 2014. Р в действии. Анализ и визуализация данных в программе R. М.: ДМК Пресс, 588 с.
- Кауфман З.С. 2015. Адаптация гидробионтов к существованию в условиях высоких широт // Тр. КарНЦ РАН.

- № 1. С. 3–19.
<https://doi.org/10.17076/eco6>
- Мурзина С.А. 2010. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в биохимических адаптациях люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* F. северо-западного побережья о. Шпицберген: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: КГПА, 26 с.
- Мурзина С.А. 2019. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 46 с.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р. и др. 2009. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. Т. 40. № 3. С. 208–214.
- Нельсон Дж.С. 2009. Рыбы мировой фауны. М.: Либроком, 880 с.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А. и др. 2015. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. № 3. С. 206–206.
<https://doi.org/10.7868/S0367059715030087>
- Немова Н.Н., Рендаков Н.Л., Пеккоева С.Н. и др. 2018. Динамика уровня эстрадиола в ходе метаморфоза люмпена пятнистого (*Leptoclinus maculatus*, Fries, 1838), о-в Западный Шпицберген // Докл. РАН. Т. 482. № 2. С. 228–230.
<https://doi.org/10.31857/S086956520003209-2>
- Немова Н.Н., Пеккоева С.Н., Воронин В.П. и др. 2021. Сравнительное исследование содержания липидов у молоди *Leptoclinus maculatus* из Конгсфьорда и Рипфьорда арх. Шпицберген // Там же. Т. 501. С. 563–568.
<https://doi.org/10.31857/S2686738921060135>
- Пеккоева С.Н. 2018. Изменение липидного состава мышц и липидного мешка представителя арктической ихтиофауны люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* в постэмбриональном развитии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ИЭФБ РАН, 23 с.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А. и др. 2017. Экологическая роль липидов и жирных кислот в раннем постэмбриональном развитии люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) в зимний период // Экология. № 3. С. 186–190.
<https://doi.org/10.7868/S0367059717030131>
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А. и др. 2019. Жирнокислотный состав структурных и энергетических липидов мышц молоди люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (арх. Шпицберген) // Журн. эвол. биохимии и физиологии. Т. 55. № 2. С. 97–103.
<https://doi.org/10.1134/S0044452919020086>
- Цыганов Э.П. 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лаб. дело. № 8. С. 490–493.
- Шатуновский М.И. 1980. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 283 с
- Antonny B., Vanni S., Shindou H., Ferreira T. 2015. From zero to six double bonds: phospholipid unsaturation and organelle function // Trends Cell Biol. V. 25. № 7. P. 427–436.
<https://doi.org/10.1016/j.tcb.2015.03.004>
- Arctic Marine Zooplankton. 2018. AB320/820 Cruise report 2018 / Ed. Daase M. Svalbard: UNIS, 116 p.
- Berge J., Daase M., Renaud P.E. et al. 2015. Unexpected levels of biological activity during the polar night offer new perspectives on a warming Arctic // Curr. Biol. V. 25. № 19. P. 2555–2561.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.024>
- Copeman L.A., Parrish C.C. 2003. Marine lipids in a cold coastal ecosystem: Gilbert Bay, Labrador // Mar. Biol. V. 143. №. 6. P. 1213–1227.
<https://doi.org/10.1007/s00227-003-1156-y>
- Cottier F. 2005. Water mass modification in an Arctic fjord through cross-shelf exchange: the seasonal hydrography of Kongsfjorden, Svalbard // J. Geophys. Res. Oceans. V. 110. № C12. Article C12005.
<https://doi.org/10.1029/2004JC002757>
- Dalsgaard J., St John M., Kattner G. et al. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // Adv. Mar. Biol. V. 46. P. 225–340.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)46005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7)
- Falk-Petersen S., Falk-Petersen I.-B., Sargent J.R. 1986. Structure and function of an unusual lipid storage organ in the Arctic fish *Lumpenus maculatus* Fries // Sarsia. V. 71. № 1. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1080/00364827.1986.10419666>
- Falk-Petersen S., Hopkins C.E., Sargent J.R. 1990. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Proc. 24th European Mar. Biol. Symp. “Trophic relationships in the Marine Environment”. Aberdeen: AUP. P. 315–333.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. V. 226. № 1. P. 497–509.
<https://doi.org/10.1016/s0021-9258%2818%2964849-5>
- Graeve M., Lundberg M., Boer M. et al. 2008. The fate of dietary lipids in the Arctic ctenophore *Mertensia ovum* (Fabricius, 1780) // Mar. Biol. V. 153. № 4. P. 643–651.
<https://doi.org/10.1007/s00227-007-0837-3>
- Kattner G., Hagen W. 1995. Polar herbivorous copepods – different pathways in lipid biosynthesis // J. Mar. Sci. V. 52. № 3–4. P. 329–335.
[https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80048-4](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80048-4)
- Kolkovski S. 2008. Advances in marine fish larvae diets // Proc. IX Simposio Internacional de Nutrición Acuicola “Avances en Nutrición Acuicola IX”. Monterrey: Universidad Autónoma de Nuevo León. P. 20–45.
- Lee R., Hagen W., Kattner G. 2006. Lipid storage in marine zooplankton // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 307. P. 273–306.
<https://doi.org/10.3354/meps307273>
- Lischka S., Hagen W. 2007. Seasonal lipid dynamics of the copepods *Pseudocalanus minutus* (Calanoida) and *Oithona similis* (Cyclopoida) in the Arctic Kongsfjorden (Svalbard) // Mar. Biol. V. 150. № 3. P. 443–454.
<https://doi.org/10.1007/s00227-006-0359-4>
- Lloret J., Shulman G., Malcolm Love R. 2014. Conditions and health indicators of exploited marine fish. Oxford: Wiley Blackwell, 262 p.
- McMahon K.W., Ambrose Jr. W.G., Johnson B.J. et al. 2006. Benthic community response to ice algae and phytoplankton in Ny Ålesund, Svalbard // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 310. P. 1–14.
<https://doi.org/10.3354/meps310001>

- Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. 2011. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // *Mar. Biodivers.* V. 41. № 1. P. 109–140.
<https://doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z>
- Meyer Ottesen C.A., Haakon H., Schou Christiansen J., Falk-Petersen S. 2011. Early life history of the daubed shanny (Teleostei: *Leptoclinus maculatus*) in Svalbard waters // *Ibid.* V. 41. № 3. P. 383–394.
<https://doi.org/10.1007/s12526-010-0079-3>
- Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A. et al. 2020. Tiny but Fatty: Lipids and Fatty Acids in the Daubed Shanny (*Leptoclinus maculatus*), a Small Fish in Svalbard Waters // *Biomolecules.* V. 10. № 3. Article 368.
<https://doi.org/10.3390/biom10030368>
- Murillo E., Rao K.S., Armando A.D. 2014. The lipid content and fatty acid composition of four eastern central Pacific native fish species // *J. Food Compos. Anal.* V. 33. № 1. P. 1–5.
<https://doi.org/10.1016/j.jfca.2013.08.007>
- Parrish C.C. 2009. Essential fatty acids in aquatic food webs // *Lipids in aquatic ecosystems.* N.Y.: Springer. P. 309–326.
- Pekkoeva S.N., Murzina S.A., Nefedova Z.A. et al. 2020. Fatty acid composition of the postlarval daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*) during the polar night // *Polar Biol.* V. 43. № 6. P. 657–664.
<https://doi.org/10.1007/s00300-020-02669-4>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/index.html>. Version 12/2021
- Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V. et al. 1995. Dietary origins and functions of longchain (n–3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // *J. Mar. Biotechnol.* V. 3. № 1. P. 26–28
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. 2002. The lipids // *Fish Nutrition.* San Diego: Academic Press. P. 181–257.
- Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R. 2002. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 235. P. 127–134.
<https://doi.org/10.3354/meps235127>
- Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Rev. Fish. Sci.* V. 11. № 2. P. 107–184.
<https://doi.org/10.1080/713610925>
- Wang C., Shi L., Gerland S. et al. 2013. Spring sea-ice evolution in Rippfjorden (80 N), Svalbard, from in situ measurements and ice mass-balance buoy (IMB) data // *Ann. Glaciol.* V. 54. № 62. P. 253–260.
<https://doi.org/10.3189/2013AoG62A135>
- Zhang H., Zhao H., Zhang Y. et al. 2018. Characterization of positional distribution of fatty acids and triacylglycerol molecular compositions of marine fish oils rich in omega-3 polyunsaturated fatty acids // *BioMed Res. Int.* V. 2018. Article ID 3529682.
<https://doi.org/10.1155/2018/3529682>