

РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ПО ЖИРНОКИСЛОТНОМУ СТАТУСУ СМОЛТОВ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE) ИЗ НЕКОТОРЫХ РЕК БАССЕЙНОВ БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ

© 2025 Манойлова Д.И., Мурзина С.А., Воронин В.П., Хуртина С.Н.,
Ефремов Д.А., Немова Н.Н.

Институт биологии – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (КарНЦ РАН), г. Петрозаводск, 185910, Республика Карелия, РФ
e-mail: dianamanoylova90@gmail.com, murzina.svetlana@gmail.com, voronen-viktor@mail.ru,
denisefremov@list.ru, nnnemova@gmail.com

Поступила в редакцию 30.06.2025. После доработки 26.08.2025. Принята к публикации 31.08.2025

Проведено биохимическое профилирование жирных кислот (ЖК) смолтов интродуцированной в реки Белого и Баренцево морей горбуши, что позволило выявить взаимосвязь между факторами среды обитания смолтов и метаболическими превращениями ЖК, включая индексы их конвертации, отражающие активность ключевых ферментов липидного метаболизма (десатураз и элонгаз). Показано наибольшее содержание докозагексаеновой кислоты 22:6(n-3) до 31% для смолтов горбуши из холодноводной р. Воронья (2.1 °C), что указывает на её существенную роль в компенсаторных реакциях на уровне биомембран к температурным условиям обитания. Установлены высокие значения индексов липогенности 16:0/18:2(n-6) и 20:5(n-3)/18:3(n-3), отражающей биосинтез ЖК по n-3 пути. Факторный анализ состава ЖК смолтов горбуши из исследованных рек позволил выделить и ранжировать ЖК и их группировки у смолтов горбуши. Полученные данные о ЖК составе молоди горбуши, а также значения индексов их конвертации указывают на значимую роль ЖК в процессах роста и развития смолтов, разнокачественность по ЖК статусу которых связана с процессами их адаптации к условиям окружающей среды в том числе на метаболическом уровне.

Ключевые слова: жирные кислоты (ЖК), биохимическая адаптация, смолты, горбуша, Белое море, Баренцево море.

DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-122-136

Введение

Популяция горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792)), которая была интродуцирована в реки на северо-западе России во второй половине XX века с Дальнего Востока, представлена преимущественно нечётной нерестовой линией. Среди лососёвых рыб данный вид характеризуется наиболее коротким (двухлетним) жизненным циклом [Зубченко и др., 2004] и демонстрирует успешную адаптацию к новым условиям обитания [Гордеева и др., 2015]. Известно, что важное значение для адаптации молоди рыб к различным факторам среды имеет состояние так называемой «биохимической преадаптации», которое позволяет организму успешно приспособиться к смене среды обитания, в том числе при переходе из пресной воды на морскую. Жирные кислоты (ЖК), особенно по-

линенасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), играют важную роль в метаболизме рыб и являются не только энергетическими и структурными компонентами, но и активными метаболитами, участвующими в регуляции иммунных и гормональных процессов [Sargent et al., 2002; Tocher, 2003]. У анадромных видов, таких как горбуша, фаза смолтификации сопровождается интенсивными метаболическими перестройками, включая ремоделирование липидных структур клеток, поскольку жирнокислотный состав тканей у рыб может служить чувствительным (лабильным) маркером как их физиологического состояния, так и влияния условий окружающей среды [Iverson et al., 2004]. Биохимические адаптации жирнокислотного состава липидов [Tocher, 2003] отражают процессы конверсии n-3 и n-6

ПНЖК семейств, которые играют ключевую роль в обеспечении энергетических потребностей и структурной целостности клеточных мембран [Sargent et al., 2002]. Эти процессы включают изменения ключевых метаболических индексов соотношений ЖК [Monroig et al., 2013] и зависят от сложного взаимодействия эндогенных факторов (генетическая детерминированность ферментативных систем) и экзогенных условий (трофическая база, температурный режим, солёность) [Hazel, 1995]. Особое значение имеют п-3 и п-6 ПНЖК, не только участвующие в регуляции физиологических процессов, но и выступающие предшественниками важнейших биологически активных соединений – эйкозаноидов [Calder, 2015]. В настоящей работе особое внимание уделено профилированию жирнокислотного состава и комплексному анализу индексов конвертации ключевых ЖК, что позволяет оценить влияние на эти процессы факторов среды обитания смолтов горбуши (*O. gorbuscha*), обитающих в реках, впадающих в Белое и Баренцево моря, различающихся по температурному режиму и составу кормовых объектов. Такой подход позволяет не только выявить межгрупповые и межпопуляционные различия [Iverson et al., 2004], но и установить их возможные причины, что имеет важное значение для понимания механизмов адаптации вида к различным условиям обитания [Gladyshev et al., 2013].

Материалы и методика

Образцы мышечной ткани смолтов горбуши (*O. gorbuscha*) были отобраны в весенне-летний период (май–июнь) 2024 г. из 5 рек бассейнов Баренцева (р. Воронья – 69.026582 с.ш., 35.727784 в.д.) и Белого морей (реки Кереть – 66.275553 с.ш., 33.560317 в.д., Умба – 66.676314 с.ш., 34.306131 в.д., Варзуга – 66.268592 с.ш., 36.943375 в.д. и Индёра – 66.254436 с.ш., 37.134568 в.д.). Сбор материала проведён согласно разрешениям Североморского территориального управления Росрыболовства № 5120240317118, № 5120240317117 и № 7820240317366. Средняя длина смолтов в р. Воронья (бассейн Баренцева моря) составила $3,3 \pm 0,04$ см (17 экз.), тогда как в беломорских реках данный

показатель составлял $3,34 \pm 0,02$ см (86 экз.). Температурный режим на момент сбора проб в реках бассейна Белого моря составил: р. Кереть – $9,7^\circ\text{C}$, р. Умба – $5,4^\circ\text{C}$, р. Варзуга – $9,1^\circ\text{C}$, р. Индёра – $8,7^\circ\text{C}$. В то же время температура воды в р. Воронья (бассейн Баренцева моря) была ниже в 2–3 раза по сравнению с реками бассейна Белого моря и составила в среднем $2,1^\circ\text{C}$. Кормовая база исследуемых рек различалась по качественному и количественному составу [Ефремов и др., 2025 (*в печати*)] и была представлена в основном планктонными ракообразными подклассов *Copepoda* и *Cladocera*, а также, в меньшей степени, амфибиотическими насекомыми ранних стадий развития.

Отобранные на биохимический анализ образцы мышечной ткани индивидуально фиксировали в жидком азоте ($t = -197^\circ\text{C}$) и хранили в замороженном состоянии до транспортировки в лабораторию. В лабораторных условиях образцы ткани смолтов горбуши гомогенизировали с использованием гомогенизатора OV-5 (Velp, Italy) и перефиксировали в смеси растворителей хлороформ:метанол в соотношении 2 к 1 (по объёму) для последующей экстракции липидов по методу Дж. Фолча [Folch et al., 1957].

Полученные экстракты подвергали кислотному метилированию для последующего хроматографического разделения смеси жирных кислот методом газовой хроматографии (ГХ) [Цыганов, 1971]. Качественное и количественное ЖК профилирование мышечной ткани смолтов осуществляли с использованием газовых хроматографов, оснащённых моноквадрупольным масс-селективным детектором (ГХ-МС) «Маэстро-αМС» («Интерлаб», Россия) и пламенно-ионизационным детектором (ГХ-ПИД) «Хроматэк-Кристалл 5000.2» (ЗАО «Хроматэк», Россия) соответственно. Разделение смеси ЖК проводили на капиллярной хроматографической колонке с полярной фазой HP-88 60 м * 0,25 мм * 0,20 мкм (Agilent, США) в режиме программируемой температуры термостата: $t^\circ(\text{нач}) - 140^\circ\text{C}$ (удержание 5 мин), увеличение t° со 140 до 240°C со скоростью $4^\circ\text{C}/\text{мин}$, $t^\circ(\text{конеч})$ равна 240°C (удержание 2 мин). В качестве подвижной фазы использовался гелий (для ГХ-МС) и азот (для

ГХ-ПИД). Идентификацию индивидуальных ЖК в образцах осуществляли в режиме Scan (на ГХ-МС) в диапазоне сканирования от 50 до 400 m/z. Полученные данные анализировались с использованием программного обеспечения (ПО) «Мастер Аналитик v. 1.025» и библиотеки NIST'17. Количественный расчёт проводили методом внешнего стандарта с построением градуировочной кривой на ГХ-ПИД. В качестве внешнего стандарта использовалась смесь аналитически чистых стандартных веществ Supelco 37 (Sigma-Aldrich, США) с известными концентрациями. Количественную обработку полученных хроматограмм осуществляли с использованием ПО «Хроматэк-Аналитик v 3.1».

Для характеристики этапов конвертации ЖК в метаболизме горбуши, а также для косвенной оценки активности ферментных систем на основе полученных жирнокислотных профилей были рассчитаны следующие индексы – 20:2(n-6)/18:2(n-6) (элонгаза 5 или элонгаза 8); 18:0/16:0 (элонгаза в совокупности с другими ферментами); 16:1/16:0 (десатураза Δ9); cis18:1(n-9)/18:0 (десатураза Δ9); 20:4(n-6)/20:3(n-6) (десатураза Δ5); 18:3(n-3)/cis18:2(n-6) (десатураза Δ15, определение доминирования пути биосинтеза n-3 или n-6); 20:4(n-6)/cis18:2(n-6) (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-6 путь); 20:5(n-3)/18:3(n-3) (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 или 8, n-3 путь); 16:0/cis18:2(n-6) (индекс липогенности). Дополнительно был проведён анализ изменения некоторых характерных для процесса смолтификации индексов, в частности изменение содержания ПНЖК за счёт (n-3) ПНЖК (например, cis22:6(n-3)), соотношение (n-3)/(n-6) ПНЖК, индексы 18:3(n-3)/18:2(n-6) и 22:6(n-3)/18:3(n-3), а также содержание НЖК и общей ненасыщенности липидов в мышцах.

Биохимические исследования были выполнены на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования ЦКП КарНЦ РАН.

Статистический анализ

Статистическую обработку результатов проводили на языке программирования R (версия 4.2.2.) в среде разработки RStudio (<https://www.posit.co>) с использованием до-

полнительных пакетов: readxl (версия 1.3.1), tidyverse (версия 1.3.0), pastecs (версия 1.1.1), vegan (версия 2.5–7), factoextra (версия 1.0.7), psych (версия 2.5.6), GPArotation (версия 3–1).

Для каждой группы проб (смотов из разных рек вылова) была рассчитана описательная статистика, включающая распределение выборки, среднее арифметическое, ошибку дисперсии и др. Оценку достоверности различий жирнокислотных компонентов и рассчитанных на их основе индексов по нескольким параметрам осуществляли при помощи перестановочного многомерного дисперсионного анализа с применением матриц расстояний (ADONIS) с последующим (при наличии достоверных различий) использованием попарного непараметрического теста Вилкоксона–Манна–Уитни для выявления точечных различий между двумя индивидуальными реками. Оценку статистического сходства между выборками осуществляли с использованием алгоритма сходства ANOSIM.

Для оценки влияния размерно-весовых характеристик и факторов среды на качественный и количественный жирнокислотный состав мышечной ткани горбуши из разных рек использовали метод канонического анализа соответствий (ССА) [Шитиков, Мастицкий, 2017]. Выявление наилучшей метрики расстояния между исходной и моделируемой матрицами в многомерном пространстве признаков осуществляли с применением коэффициента корреляции Спирмена. Кластеризацию рек вылова горбуши по количественным показателям жирнокислотного состава мышц осуществляли методом k-средних (k-means). Оценку оптимального количества кластеров в выборке проводили с использованием индекса Калински–Харабаша. Для обнаружения «скрытых» структур и групп (скоррелированных между собой переменных) в жирнокислотном профиле мышечной ткани горбуши использован разведочный факторный анализ [Кабаков, 2016].

Результаты и обсуждение

Установлены достоверные различия между горбушей из разных рек вылова по жирнокислотному профилю (% от суммы ЖК) мышечной ткани, что свидетельствует о чёт-

ких различиях условий обитания и адаптации жирнокислотного метаболизма к ним. Отмечено, что для рек Варзуга и Индэра более характерно накопление физиологически значимых кислот *cis20:5(n-3)* и *cis22:6(n-3)*, а также *cis22:1(n-9)* и *cis22:5(n-3)* у смолтов. Напротив, для горбуши из р. Кереть характерно более высокое содержание *n-6* ПНЖК (*cis18:2(n-6)*, *cis20:4(n-6)*), а также МНЖК (*cis16:1(n-7)*, *cis20:1(n-9)*) и НЖК 14:0 по сравнению со смолтами горбуши из других рек. Полученные результаты указывают на различия в воздействии факторов среды обитания (температурных и кормовых) на регуляцию метаболизма ЖК у смолтов горбуши из разных рек. За счёт различий в экологических условиях обитания в исследованных реках может складываться специфика структуры объектов питания и их сообществ, что, в свою очередь, определяет жирнокислотный состав корма и смолтов горбуши.

Индикаторы смолтификации на уровне ЖК – повышение содержания ПНЖК за счёт (*n-3*) ПНЖК, в частности *cis22:6(n-3)* повышение соотношений *n-3/n-6* ПНЖК,

18:3(*n-3*)/18:2(*n-6*), 22:6(*n-3*)/18:3(*n-3*), снижение НЖК и повышение общей ненасыщенности липидов – у исследованных смолтов соотносились с таковыми на уровне липидного обмена в части снижения общих липидов, снижения ТАГ и соотношения ТАГ/ФЛ [Мурзина и др., 2025 неопубл.].

Установлены достоверные различия в мышцах смолтов горбуши из разных рек вылова по жирнокислотному профилю (% от суммы ЖК), что свидетельствует об адаптации жирнокислотного состава молоди к условиям обитания в реках с разным температурным режимом. Использование канонического анализа соответствий (ССА) для основных ЖК (содержание которых превышало 1% от суммы) позволило установить различия между близкорасположенными реками бассейна Белого моря (реки Варзуга и Индэра, $ССА1 < 0$) и остальными исследованными реками – Кереть, Умба и Воронья ($ССА1 > 0$) по процентному содержанию ЖК в мышцах горбуши (рис. 1).

Отмечено, что для рек Варзуга и Индэра более характерно накопление физио-

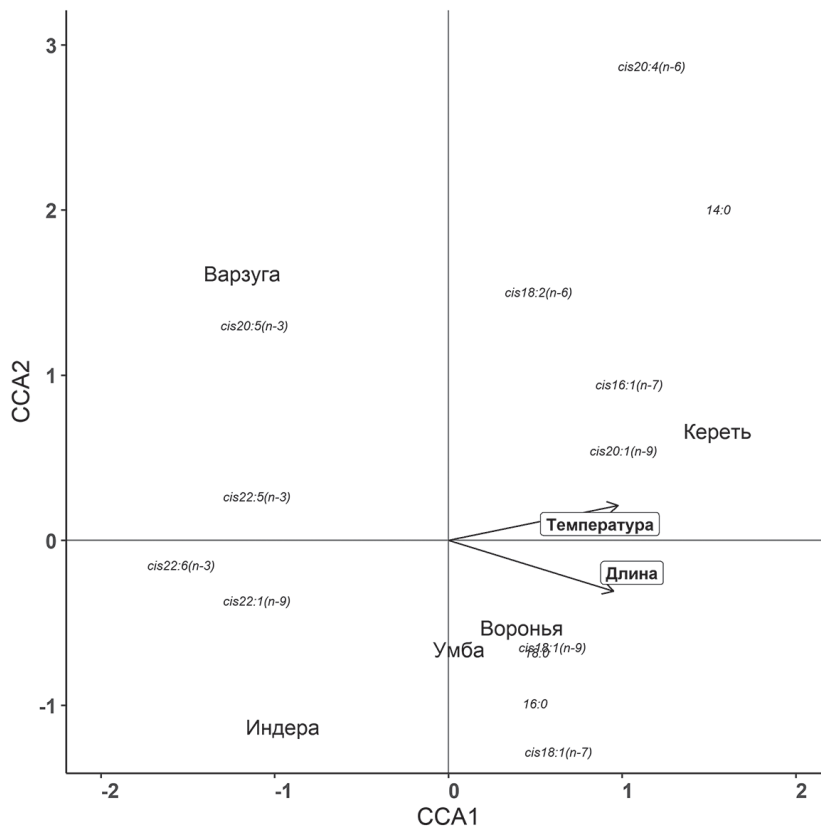


Рис. 1. Канонический анализ соответствий (ССА) проб горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей по содержанию индивидуальных жирных кислот (% от суммы ЖК) в зависимости от показателей размерно-весовых характеристик особей и температурных условий среды.

логически значимых кислот *cis*20:5(n-3) и *cis*22:6(n-3), а также *cis*22:1(n-9) и *cis*22:5(n3) у смолтов. Напротив, для горбуши из р. Кереть характерно более высокое содержание n-6 ПНЖК (*cis*18:2(n-6), *cis*20:4(n-6)), а также МНЖК (*cis*16:1(n-7), *cis*20:1(n9)) и 14:0 ЖК по сравнению со смолтами горбуши из других рек. Напомним, что в р. Кереть зафиксирована сравнительно высокая температура воды (9,7–11,5 °С), тогда как в других реках данный показатель не превышал 9,1 °С: р. Воронья – 2,1 °С, р. Умба – 5,4 °С, р. Индёр – 7,4–8,7 °С, р. Варзуга – 9,1 °С. При этом для рек Кереть, Варзуга, у которых температура воды зафиксирована выше 9 °С, формируется группа вдоль оси ССА2 > 0. За счёт различий в гидрологических [Statzner & Higler, 1986; Allan & Castillo, 2007], температурных [Ward & Stanford, 1982 и Caissie, 2006], трофических [Vannote et al., 1980] и в других условиях в обследованных реках может складываться различающаяся структура местообитания, в частности трофическая структура биотопа: доступность, численность, видовой состав объектов питания и их сообществ, что, безусловно, оказывает существенное влияние на жирнокислот-

ный состав кормовой базы молоди горбуши [Wallace & Webster, 1996; Poff, 1997; Merritt et al., 2017; Hauer & Lamberti, 2017]. Известно, что зообентос отдельных водотоков характеризуется специфичностью по уровню и соотношению эссенциальных ЖК. Ранее в наших исследованиях [Khurtina et al., 2024] было показано, что состав кормовых объектов оказывает влияние на жирнокислотный профиль молоди атлантического лосося.

Методом перестановочного многомерного дисперсионного анализа с применением матриц расстояний (ADONIS) установлены достоверные различия между горбушей из разных рек вылова по биохимическим индексам, используемым для оценки активности ферментов – *p*-value < 0,001. Анализ сходства (ANOSIM) горбуши из разных рек по биохимическим индексам мышц позволил установить аналогичность особей горбуши с некоторыми различиями (некоторым перекрытием) – *R* = 0,1425, *p*-value < 0,001.

Степень перекрытия проб горбуши из разных рек в многомерном пространстве признаков (индексов конвертации жирных кислот) представлена на рис. 2. Установлено, что практически все исследованные индексы

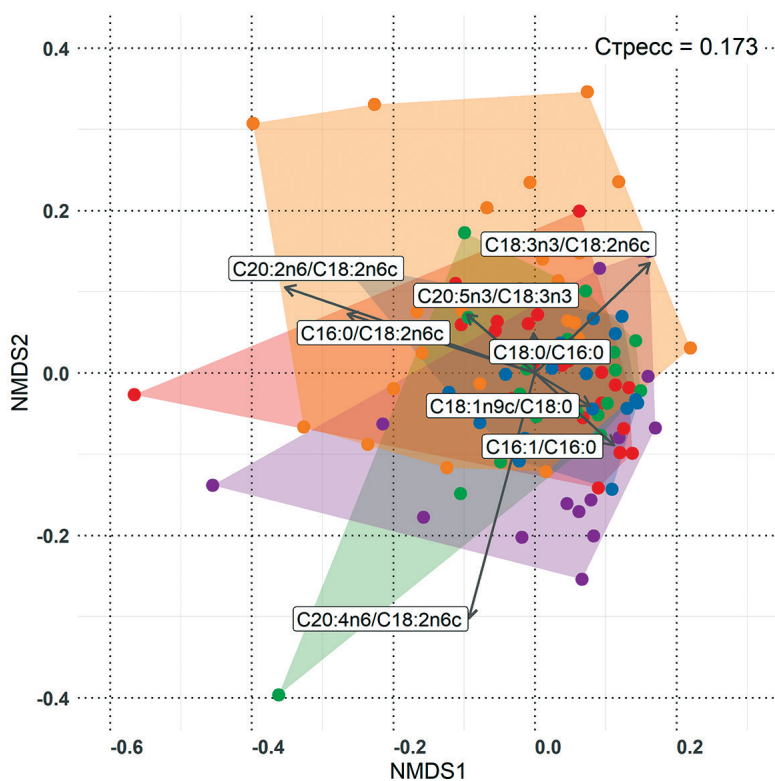


Рис. 2. Анализ NMDS-проб горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей по содержанию индексов ферментов.

достоверно коррелируют с индивидуальными пробами горбуши разных рек при построении проекции на осях главных координат, за исключением индекса, описывающего активность фермента C18:0/C16:0.

Статистический анализ попарного сравнения биохимических индексов конвертации ЖК в мышцах горбуши исследованных рек позволил установить точечные достоверные различия между группами (табл. 1).

Объединённый статистический анализ биохимических индексов в мышцах горбуши из исследуемых рек и кластеризация данных рек по биохимическим показателям представлены на тепловой карте (рис. 3).

Использование метода ССА для биохимических индексов активности ферментов в мышцах смолтов горбуши позволило установить различия между близкорасположенными реками бассейна Белого моря (реки Варзуга и Индэра, $ССА1 > 0$) и остальными исследованными реками – Кереть, Умба и Воронья ($ССА1 < 0$) (рис. 4). Отмечено, что для рек Варзуга и Индэра более характерна активность n-3 пути и FADS2 соответственно. При этом реки Кереть и Варзуга, в которых температура воды зафиксирована выше 9 °С, формируют группу вдоль оси $ССА2 < 0$.

Наиболее выраженные различия наблюдались в содержании в мышцах смолтов длин-

Таблица. 1. Содержание жирных кислот (% от суммы ЖК) в мышцах горбуши из исследованных рек

Жирные кислоты	р. Кереть	р. Умба	р. Варзуга	р. Индэра	р. Воронья
14:0	2,42±0,29 ^{A,B,C,D}	1,57±0,09 ^{A,E,F,G}	1,21±0,06 ^{B,E}	1,26±0,09 ^{C,F}	1,19±0,12 ^{D,G}
iso15:0	0,08±0,04 ^{C,D}	0,05±0,04	0,04±0,02 ^H	0±0 ^{C,H}	0,01±0,01 ^D
15:0	0,5±0,07 ^{B,C,D}	0,38±0,04 ^{E,F,G}	0,26±0,02 ^{B,E,I}	0,23±0,02 ^{C,F}	0,22±0,02 ^{D,G,I}
16:0	23,03±1,2 ^{B,C,D}	26,27±1,2 ^{E,F,G}	16,81±0,47 ^{B,E}	17,99±1,05 ^{C,F}	15,7±0,33 ^{D,G}
cis16:1(n-9)	0,61±0,08	0,64±0,08	0,65±0,06	0,67±0,06	0,57±0,04
cis16:1(n-7)	6,37±0,44 ^{A,B,C,D}	4,62±0,25 ^{A,E,G}	3,75±0,21 ^{B,E}	4,12±0,29 ^C	3,77±0,15 ^{D,G}
17:0	0,25±0,0 ^{B,C,D}	0,27±0,02 ^{E,F,G}	0,13±0,01 ^{B,E,I}	0,14±0,01 ^{C,F,J}	0,11±0,01 ^{D,G,I,J}
18:0	8,56±0,47 ^{B,C,D}	9,41±0,39 ^{E,F,G}	6,21±0,24 ^{B,E,I}	6,61±0,41 ^{C,F,J}	5,6±0,11 ^{D,G,I,J}
trans18:1(n-9)	0,03±0,01	0,03±0,02	0,02±0	0,01±0	0,05±0,03
cis18:1(n-12)	0,45±0,07 ^B	0,3±0,04	0,24±0,02 ^{B,H}	0,35±0,04 ^H	0,29±0,03
cis18:1(n-9)	21,71±1,17 ^{B,C,D}	19,75±0,93 ^{E,F,G}	14,95±0,34 ^{B,E}	17,14±0,98 ^{C,F}	15,82±0,32 ^{D,G}
cis18:1(n-7)	4,32±0,24 ^{B,C,D}	4,56±0,13 ^{E,F,G}	2,9±0,07 ^{B,E}	3,34±0,2 ^{C,F}	3±0,12 ^{D,G}
cis18:1(n-5)	1,01±0,08 ^{B,C,D}	0,85±0,07 ^G	0,75±0,04 ^B	0,78±0,06 ^C	0,66±0,05 ^{D,G}
trans18:2(n-6)	0,15±0,09 ^A	0,12±0,02 ^{A,F,G}	0,09±0,02 ^{H,I}	0,06±0,02 ^{F,H}	0,06±0,03 ^{G,I}
cis18:2(n-6)	1,63±0,11 ^{A,B,C,D}	1,32±0,05 ^{A,F,G}	1,23±0,05 ^{B,I}	1,19±0,04 ^{C,F,J}	1,06±0,05 ^{D,G,I,J}
20:0	0,14±0,03 ^{A,D}	0,23±0,02 ^{A,E,F,G}	0,16±0,02 ^{E,I}	0,12±0,03 ^F	0,08±0,03 ^{D,G,I}
cis18:3(n-3)	0,74±0,07	0,69±0,07	0,74±0,04	0,75±0,07	0,76±0,06
cis20:1(n-9)	1,59±0,12 ^{A,B,C,D}	1,11±0,08 ^A	0,93±0,04 ^B	1,08±0,1 ^C	0,99±0,06 ^D
cis18:4(n-3)	0,92±0,32 ^{A,B,C,D}	0,26±0,06 ^A	0,49±0,18 ^B	0,33±0,06 ^C	0,3±0,06 ^D
cis20:2(n-6)	0,18±0,04 ^{A,B,C,D}	0,15±0,06 ^{A,E}	0,13±0,02 ^{B,E}	0,1±0,01 ^C	0,12±0,02 ^D
cis20:3(n-3)	0,05±0,02	0,02±0,01 ^{E,F,G}	0,07±0,01 ^{E,I}	0,04±0,01 ^F	0,04±0,01 ^{G,I}
cis20:4(n-6)	0,5±0,07 ^{A,B,C,D}	0,23±0,03 ^{A,F}	0,29±0,02 ^B	0,32±0,03 ^{C,F}	0,29±0,03 ^D
cis22:1(n-9)	0,81±0,08 ^{A,B,C,D}	1,08±0,08 ^{A,E,F,G}	1,39±0,04 ^{B,E}	1,29±0,08 ^{C,F}	1,34±0,04 ^{D,G}
cis20:4(n-3)	1,08±0,1 ^A	0,7±0,06 ^{A,E,F,G}	1,27±0,08 ^E	1,11±0,08 ^F	1,31±0,07 ^G
cis20:5(n-3)	5,53±0,76 ^{B,C,D}	5,35±0,59 ^{E,F,G}	9,57±0,23 ^{B,E}	8,24±0,61 ^{C,F}	9,2±0,2 ^{D,G}
cis24:1(n-9)	0,87±0,07 ^B	1,12±0,1 ^{E,F,G}	0,69±0,05 ^{B,E,H}	0,84±0,07 ^{F,H}	0,73±0,04 ^G
cis22:5(n-3)	2,7±0,34 ^{B,C,D}	2,49±0,28 ^{E,F,G}	4,69±0,15 ^{B,E}	4,36±0,34 ^{C,F}	5,11±0,1 ^{D,G}
cis22:6(n-3)	12,74±1,94 ^{B,C,D}	15,61±1,92 ^{E,F,G}	29,33±0,7 ^{B,E}	26,76±2,07 ^{C,F}	30,73±0,62 ^{D,G}

Примечание: средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам), имеют достоверные различия между соответствующими реками ($p > 0.05$) по критерию Вилкоксона.



Рис. 3. Тепловая карта биохимических индексов активности ферментов в мышцах горбуши из рек бассейнов Белого и Баренцева морей и кластеризация данных рек по группам.

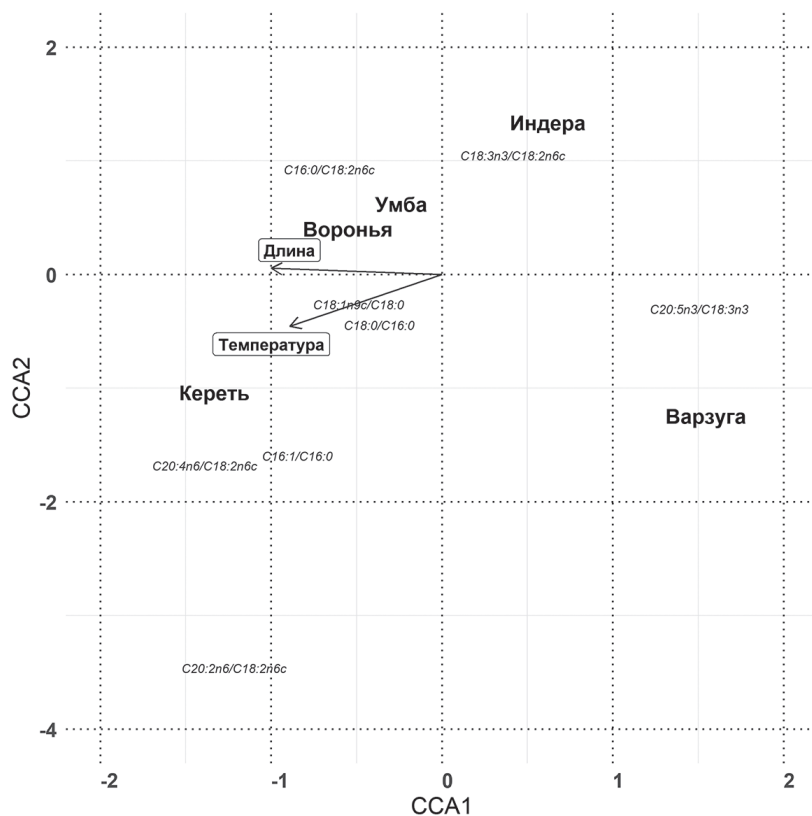


Рис. 4. Канонический анализ соответствий индексов проб горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей.

ноцепочечных омега-3 ПНЖК – докозагексаеновой (ДГК, 22:6(n-3)) и эйкозапентаеновой (ЭПК, 20:5(n-3)) кислот (см. табл. 1).

Наибольшее содержание ДГК выявлено у смолтов из р. Воронья (31% от суммы ЖК), что существенно превышает показатели для молоди из других рек, особенно из Керети (13%) и Умбы (10%). Подобная же закономерность прослеживается и для ЭПК с наибольшим содержанием у смолтов из рек Варзуга (9,8%) и Воронья (9,6%) и с наименьшим в смолтах из р. Умба (5,5%). Известно, что одним из механизмов поддержания оптимального жидкокристаллического состояния биомембран в условиях низких температур является изменение степени ненасыщенности липидов за счёт ЖК. При этом данный механизм в большей степени поддерживается набором определённых жирных кислот: среди n-3 ПНЖК – это ЭПК и ДГК, а среди МНЖК – универсальной и многофункциональной олеиновой кислотой, которая рассматривается как «фундамент» биомембраны. Таким образом, обеспечивается постоянная работа мембранно-связанных ферментов и поддержание гомеостаза в изменяющихся экзо- и эндогенных условиях [Niebylksi & Salem, 1994; Hazel, 1995]. При понижении температуры воды рыбы демонстрируют увеличение содержания n-3 ПНЖК в тканях, что рассматривают как один из основных механизмов адаптации мембран [Bell et al., 1997]. В нашем исследовании обнаружено, что мышцы смолтов из сравнительно более холодной р. Воронья (2,1 °C) характеризуются самым высоким содержанием ДГК и ЭПК, в то время как в реках с более высокой температурой воды (Кереть – 9,7 °C, Индёра – 8,7 °C) содержание этих кислот в мышцах смолтов ниже. Особи из р. Умба демонстрируют наименьшее количество ДГК при относительно холодной температуре (5,4 °C), что, вероятно, связано с ограниченной доступностью пищевых объектов, богатых n-3 ПНЖК. В формировании жирнокислотного профиля важную роль играет кормовая база, особенно у молоди, которая не способна в достаточной степени синтезировать длинноцепочечные ПНЖК *de novo* [Tocher, 2010]. Основные источники ДГК и ЭПК в пресноводных экосистемах –

водоросли (особенно диатомовые водоросли), а также планктонные и бентосные организмы, потребляющие их. Разнообразие и плотность кормовой базы может существенно различаться в зависимости от продуктивности реки, глубины, скорости течения и трофического статуса. Так, р. Воронья, несмотря на экстремально низкую температуру, характеризуется высокими показателями трофической продуктивности планктона благодаря глубокой проточной системе и возможному влиянию эвтрофных вод из озёр. Это косвенно подтверждается высокой долей n-3 ПНЖК у смолтов – признак обилия фитопланктона и зоопланктона с богатым ПНЖК-профилем.

У смолтов, обитающих в реках Кереть и Умба, повышено содержание МНЖК, в частности пальмитолеиновой кислоты – cis16:1(n-7), достигающей для таковых в Керети 6,3% – наибольшее количество у особей из этой реки по сравнению с другими особями. Мононенасыщенные кислоты являются не только базовыми, каркасными компонентами биомембран, но и энергетическими субстратами, в связи с чем они аккумулируются в организме. Повышенные уровни cis16:1(n-7) и 14:0 ЖК, наблюдаемые у молоди из этих рек, могут быть результатом эндогенного липогенеза и их депонирования за счёт питания кормом, который также является дополнительным источником этих ПНЖК. Схожие результаты были показаны для рыб, населяющих тёплые реки Камчатки: содержание МНЖК повышается в условиях более высокой метаболической активности [Budge et al., 2002]. Содержание линолевой (18:2n-6) и арахидоновой (20:4n-6) кислот составляло 1,3–2% и 0,3% соответственно, что отражает вклад аллохтонного органического вещества (растительного и детритного происхождения) в пищевой рацион исследованных смолтов [Brett et al., 2009; Sushchik et al., 2017]. Морские и пресноводные рыбы различаются потребностью и способностью к конвертации ПНЖК n-6 и n-3 семейств. В синтезе ЖК этих семейств существует конкуренция. Для рыб пресноводных экосистем, включая исследованные виды, cis18:3(n-3) (α-линоленовая кислота) и cis18:2(n-6) (линолевая кислота) являются эссенциальными

жирными кислотами, как и для большинства позвоночных животных [Tocher, 2003; Glencross, 2009]. В пресноводных трофических цепях эти соединения играют ключевую роль как исходные субстраты для синтеза длинноцепочечных ПНЖК [Bell et al., 2016; Nixon et al., 2014]. Для лососёвых рыб показана способность к конвертации посредством последовательных реакций из *cis*18:3(n-3) и *cis*18:2(n-6) не менее, если не более значимых продуктов – *cis*20:5(n-3), *cis*22:6(n-3), *cis*20:4(n-6). Лимитирующим фактором этих превращений является качество и количество пищи и генетическая детерминированность метаболизма. У морских рыб представленные пути метаболических превращений не выражены или подавлены в виду того, что *cis*20:5(n-3), *cis*22:6(n-3) и *cis*20:4(n-6) эссенциальны для морских гидробионтов. И именно эти ЖК являются наиболее существенной и отличительной характеристикой для морских гидробионтов северных широт. Повышенное содержание ДПК (22:5(n-3)) у смолтов из холодных водоёмов (до 5%) отражает её роль как промежуточного метаболита в биосинтезе ДГК [Arts et al., 2001] и участие

в молекулярных перестройках биомембран при низкотемпературной адаптации [Stillwell & Wassall, 2003]. При этом важно учитывать, что данный механизм действует в комплексе с другими компенсаторными механизмами, включая модификацию стеролов и мембранных белков [Hazel, 1995].

Факторный анализ состава ЖК смолтов горбуши из исследованных рек позволил выделить и ранжировать ЖК и их группировки, связанные преимущественно со смолтификацией (рис. 5).

Основную группировку распределяющих особей ЖК составили – 16:0, 18:0, 20:0, *cis*22:5(n-3), *cis*20:5(n-3) и *cis*20:4(n-6). Данную группировку составляют кислоты, связанные с трофической обеспеченностью смолтов и, в зависимости от этого, с их способностью к конвертации таковых в организме. Известно [Ghioni et al., 2002], что лимитирующим фактором этих метаболических превращений является качество и количество пищи и генетическая детерминированность метаболизма. Показано [Pavlov et al., 2009], что в процессе онтогенеза лососёвых наблюдается увеличение содержания арахидоновой

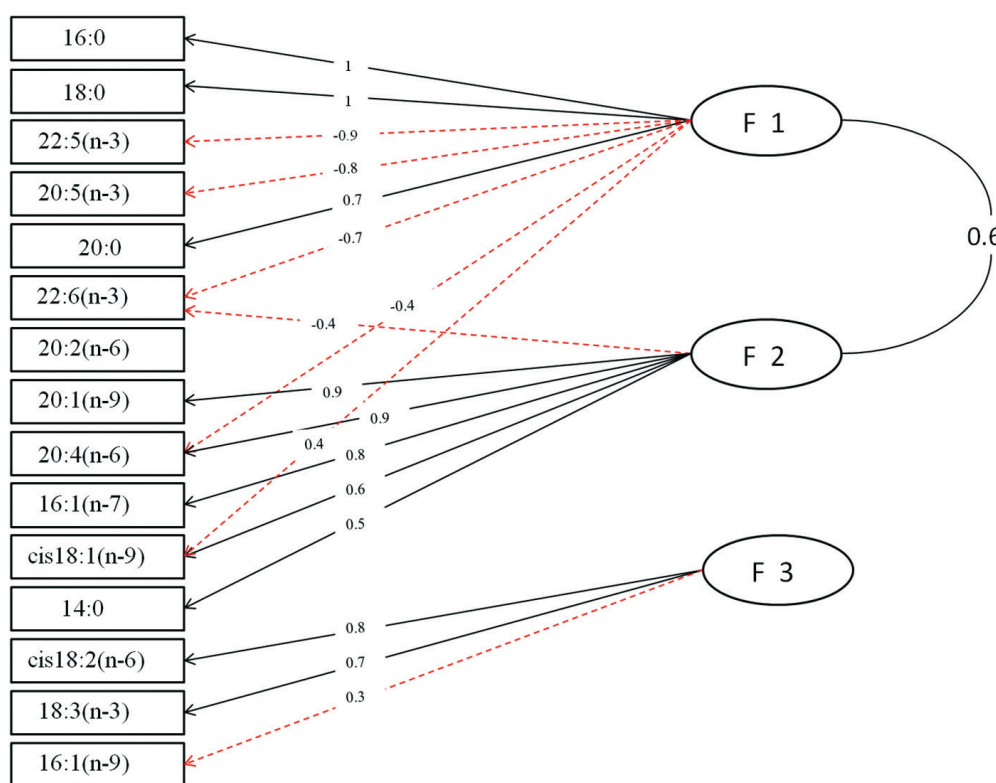


Рис. 5. Факторный анализ жирнокислотного состава проб смолтов горбуши из разных рек бассейнов Белого и Баренцева морей.

кислоты (cis20:4n-6), особенно выраженное на стадии смолтов. Это свидетельствует об активации ферментативных путей десатурации и элонгации ЖК в организме рыб. Ранее было установлено [Sheridan et al., 1989], что подобные метаболические изменения сопряжены с перестройкой гормонального фона, наиболее ярко выраженной у смолтов. Арахидоновая кислота, как известно, служит предшественником биологически активных липидных медиаторов – простагландинов, лейкотриенов и тромбоксанов, оказывающих влияние на гормональную регуляцию [Bell et al., 1995]. Следует отметить, что ЭПК (20:5n-3) также служит субстратом для синтеза эйкозаноидов (серии 3 простагландинов и 5 лейкотриенов), обладающих иной биологической активностью [Serhan et al., 2008]. В настоящем исследовании наблюдаемые корреляции наиболее связаны и выражены по содержанию арахидоновой кислоты у смолтов. Выявленные в рамках данной работы изменения профиля жирных кислот, особенно на стадии смолтов, могут быть связаны с процессами, определяющими переход между пресноводной и морской стадиями жизненного цикла. Такая трансформация липидного состава часто предшествует морской миграции рыб [Peng et al., 2003].

Так как ЭПК и ДГК конвертируются из cis18:3(n-3) – α-линоленовой кислоты (Sargent et al., 1995), можно предположить, что их выделение в отдельный «фактор» обусловлено лимитированной доступностью n-3 ПНЖК-предшественников в пресной воде. Эти ПНЖК особенно необходимы горбуше в нагульный период в море. Кроме того, высокое содержание ПНЖК, содержащихся в мембранах клеток, обуславливает пониженную вязкость этих мембран, а следовательно, и высокую метаболическую активность мембранных ферментов, что в значительной степени определяется питанием [Hochachka, Somero, 2002; Murzina et al., 2014].

Вторую группировку составляют следующие ЖК: cis20:1(n-9), cis20:4(n-6), cis16:1(n-7), 14:0, cis18:1(n-9) и cis22:6(n-3). Жирные кислоты cis20:1(n-9), cis18:1(n-9) и cis16:1(n-7) являются важными компонентами энергетического метаболизма и структуры клеточных

мембран, отражая особенности питания и обмена веществ в период перехода к морскому типу существования [Tocher, 2003]. Миристиновая кислота (14:0) участвует в модификации мембранных белков и стабилизации клеточных структур [Castell et al., 1994]. Группирование этих ЖК может указывать на «ориентированную» адаптивную перестройку липидов и ЖК, необходимой для успешного перехода (миграции) организма к солоноводным условиям среды (покатная миграция в море). Таким образом, смолтам *O. gorbuscha* требуется постепенно адаптировать клеточные мембраны к изменениям, например, в осмотическом давлении, что может привести к увеличению содержания МНЖК (например, cis18:1(n-9)), для стабильности клеточных мембран.

Третью группировку выделяют две незаменимые ЖК – линолевая (cis18:2(n-6)) и α-линоленовая (cis18:3(n-3)), играющие ключевую роль в обеспечении нормального роста и метаболизма лососёвых. Эти кислоты не синтезируются в организме рыб и поступают исключительно с пищей [Bell et al., 1997]. Известно, что в пресноводных условиях лососёвые интенсивно потребляют разнообразных беспозвоночных, богатых cis18:1(n-9), cis18:2(n-6) и cis18:3(n-3) кислотами, которые являются, таким образом, характерными компонентами кормовой базы для смолтов, обитающих в пресноводной среде. При этом присутствие cis16:1(n-9) в данной группировке может указывать на возможное метаболическое преобразование линолевой кислоты (cis18:2(n-6)), включая реакции десатурации и укорочения цепи. Подобные механизмы описаны у некоторых морских организмов в условиях дефицита n-3 ПНЖК [Tocher, 2003]. Однако с большой вероятностью наличие cis16:1(n-9) можно объяснить «трофическим» вкладом, поскольку зелёные водоросли (Chlorophyta) могут являться источником этой кислоты. В то же время её включение в группу с растительными ЖК cis18:2(n-6) и cis18:3(n-3) может также указывать на общий пищевой источник, например на диатомовые водоросли, которые синтезируют cis16:1(n-9) [Dalsgaard et al., 2003].

Известно, что ЖК, относящиеся к наиболее переменным компонентам липидных

молекул, играют особо значимую роль в период роста и развития молоди, сравнительно быстро включаются в адаптивные реакции организма, а также участвуют в регуляции биохимических реакций, энергетических и физиологических процессов, в том числе связанных со смолтификацией [Sargent et al., 2003; Peng et al., 2003; Tocher, 2003; Yanes-Roca et al., 2009]. Большое значение для роста молоди рыб имеет оптимальное соотношение эссенциальных ЖК в липидах, определяемое в основном жирнокислотным составом кормовых объектов, а также способностью самого организма модифицировать его (соотношение) в зависимости от условий среды, физиологического состояния, интенсивности питания и, возможно, видовых особенностей [Youdim, 2000; Немова и др., 2015]. При рассмотрении индексов (табл. 2) упор делался на те показатели, которые отчетливо характеризуют этапы конвертации «предшественник-продукт» в метаболизме ЖК у рыб, и соответственно на активность того или иного фермента в период смолтификации у горбуши.

Для оценки метаболической пластичности липидного обмена у смолтов горбуши из

рек Кереть, Умба, Варзуга, Индѐра и Воронья были рассчитаны жирнокислотные индексы, характеризующие активность ключевых ферментов биосинтеза n-3 и n-6 ПНЖК, а также «элонгазных» и «десатуразных» путей.

Индекс C16:1/C16:0 (десатураза Δ9), отражающий активность десатуразы Δ9 в отношении 16:0, варьировал у смолтов от 0.02 (из р. Умба) до 0.04 (из р. Варзуга), что свидетельствует о различиях липогенеза, что может быть связано с действием факторов окружающей среды (температура и трофика) [Tocher, 2003]. В свою очередь, индекс C20:2n6/C18:2n6c (элонгаза 5 или элонгаза 8), характеризующий синтез длинноцепочечных n-6 ПНЖК, варьировал от 0.08 (из р. Индѐра) до 0.12 (из р. Кереть), что может указывать на адаптивную регуляцию синтеза cis20:4(n-6) – арахидоновой кислоты в условиях различной доступности предшественников [Monroig et al., 2013]. В отличие от этого, индекс C18:0/C16:0 (элонгаза в совокупности с другими ферментами) демонстрировал низкую вариабельность (0.36–0.37), что подтверждает консервативность механизмов удлинения насыщенных ЖК у исследуемых популяций. При рассмотрении десатуразной активности

Таблица 2. Значения биохимических индексов активности ферментов в мышцах горбуши из разных рек

Индекс	р. Кереть	р. Умба	р. Варзуга	р. Индѐра	р. Воронья
C20:2n6/C18:2n6c (элонгаза 5 или элонгаза 8)	0,14±0,04	0,11±0,04 ^{E,F,G}	0,12±0,03 ^E	0,08±0,01 ^F	0,11±0,02 ^G
C18:0/C16:0 (элонгаза в совокупности с другими ферментами)	0,37±0,01	0,36±0	0,37±0	0,37±0	0,36±0,01
C16:1/C16:0 (десатураза Δ9)	0,31±0,02 ^A	0,2±0,01 ^{A,E,F,G}	0,27±0,02 ^E	0,27±0,01 ^F	0,28±0,01 ^G
C18:1n9c/C18:0 (десатураза Δ9)	2,58±0,13 ^A	2,12±0,08 ^{A,E,F,G}	2,49±0,11 ^{E,I}	2,63±0,08 ^F	2,85±0,09 ^{G,I}
C18:3n3/C18:2n6c (десатураза Δ15, не работает у рыб, определение доминирования пути биосинтеза n-3 или n-6)	0,46±0,04 ^{B,C,D}	0,51±0,05 ^{E,G}	0,6±0,02 ^{B,E,I}	0,62±0,05 ^C	0,72±0,04 ^{D,G,I}
C20:4n6/C18:2n6c (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-6 путь)	0,33±0,04 ^A	0,17±0,02 ^{A,E,F,G}	0,24±0,02 ^E	0,27±0,03 ^F	0,28±0,02 ^G
C20:5n3/C18:3n3 (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-3 путь)	7,8±0,96 ^{B,C,D}	8,85±1,01 ^{E,F,G}	13,9±0,71 ^{B,E,H}	10,9±0,88 ^{C,F}	13,6±1,43 ^{D,G,H}
C16:0/C18:2n6c (индекс липогенности)	15,47±1,75 ^A	20,97±1,71 ^{A,E,F,G}	14,75±1,24 ^E	15,79±1,34 ^F	15,6±1,03 ^G

Примечание: средние, обозначенные одинаковой буквой (по строкам), имеют достоверные различий между соответствующими реками ($p > 0.05$) по критерию Вилкоксона.

у смолтов из разных рек было установлено, что индекс C20:4n6/C18:2n6c (десатураза Δ5, Δ6, элонгазы 5 и 8, n-6 путь), маркирующий превращение дигомо-γ-линоленовой кислоты в арахидоновую кислоту, варьировал более чем в 2.7 раза (от 4.21 (р. Варзуга) до 11.44 (р. Кереть)), что подчеркивает значимость n-6 пути в обеспечении физиологических потребностей, включая воспалительные и иммунные реакции [Calder, 2015]. Индекс C20:5n3/C18:3n3, отражающий начальный этап синтеза n-3 ПНЖК, достигал максимума у смолтов из р. Воронья (0.72), что может быть связано с компенсаторным усилением синтеза ЭПК при её дефиците в диете [Gladyshev et al., 2013]. Были рассмотрены и комплексные индексы n-6 и n-3 путей обмена ПНЖК: наибольшая активность n-6 пути зарегистрирована у смолтов из р. Кереть (0.31), тогда как минимальная – 0.18 – характерна для горбуши из р. Умба, что коррелирует с потенциальными различиями в стрессовой нагрузке и потребности в эйкозаноидах [Bell & Tocher, 2009]. В свою очередь, индекс n-3 пути варьировал от 7.15 (р. Кереть) до 12.93 (р. Варзуга), что может свидетельствовать о дифференцированной эндогенной компенсации дефицита ЭПК в условиях морской миграции [Sargent et al., 2002]. Полученные данные демонстрируют выраженную биохимическую гетерогенность по активности ферментов липидного обмена у смолтов горбуши, обусловленную, вероятно, ответной реакцией организма на условия обитания: сочетание абиотических (температура, солёность) и биотических (трофическая база, физиологический статус) факторов. Наибольшую вариабельность проявили индексы, ассоциированные с десатуразами, что подчёркивает их ключевую роль в адаптации липидного метаболизма смолтов к локальным условиям среды.

Заключение

Установлены достоверные различия между составом ЖК мышечной ткани горбуши из разных рек, что свидетельствует о чётких различиях условий обитания (температуры, солёности и трофики) и адаптации жирнокислотного метаболизма к ним в пресноводной фазе жизненного цикла. Результаты исследова-

ния жирнокислотного статуса смолтов горбуши (*O. gorbuscha*) из некоторых рек бассейнов Белого и Баренцева морей демонстрируют выраженную межгрупповую изменчивость в содержании общих липидов, профиле ЖК и предположительно в активности ферментов десатураз и элонгаз. Выявлено, что смолты из р. Воронья (бассейн Баренцева моря) существенно отличались от молоди рек бассейна Белого моря, что может указывать на значимые отличия горбуши на уровне липидного обмена между пресноводными водотоками двух разных бассейнов, что в конечном счёте определяет выживаемость и репродукцию вида в данных конкретных условиях и их специфичность. Последнее требует проведения дальнейших и более глубоких исследований по данной тематике. Температурный режим и трофические условия являются основными факторами, определяющими липидный статус: смолты из холодноводной р. Воронья (2.1 °C) показали максимальное содержание докозагексаеновой кислоты (ДГК – 31%), что подтверждает её критическую роль в адаптации клеточных мембран к пониженным температурам. Различия в значении индекса C18:3n3/C18:2n6c между группировками смолтов из обследованных водотоков, особенно у рыб из р. Воронья (0.72), указывают на использование различных незаменимых ЖК в качестве субстратов при выборе пути биосинтеза n-3 или n-6 в случае потребности организма рыбы (Tocher, 2010). Факторный анализ выделил три группировки ЖК, различающих исследованных смолтов: 1) связанные с особенностями липогенеза (F1: 16:0, 18:0, 20:0, ЭПК, ДГК), 2) связанные с подготовкой к обитанию в морской среде (F2: cis18:1(n-9), cis20:4(n-6)) и 3) связанные с доступностью и потреблением эссенциальных ЖК (F3: cis18:2(n-6), cis18:3(n-3)). Эти результаты могут использоваться в качестве биохимических маркеров (например, соотношения 18:3n3/18:2n6c) состояния природных популяций горбуши, в оценке трофической базы водотоков и разнообразия и доступности кормовой базы, вклада в формирование жирнокислотного профиля рыб. Кроме того, результаты исследования имеют значение для создания и оптимизации составов кормов

для аквакультуры лососёвых рыб в условиях северных широт, а также для поддержания смолтификации в искусственных условиях. Результаты настоящего исследования демонстрируют, что липидный и жирнокислотный состав рыб не только является важным «агрегированным» биохимическим индикатором физиологического состояния смолтов, их готовности к смолтификации, мобильности компенсаторных реакций и процессов, но и используется для изучения популяционной структуры вида. В перспективе предполагается расширить молекулярно-генетические исследования изменчивости у смолтов горбуши из разных водотоков, дополнив изучение вклада ЖК в адаптации липидного метаболизма транскриптомным анализом генов SCD1 и FADS2.

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 24-14-00074 «Эколого-биохимические адаптации при формировании покатных, нерестовых и нагульных стад горбуши, интродуцированной на северо-западе России, выявление критически значимых этапов жизненного цикла и влияние на аборигенные виды лососёвых».

Литература

Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселённой в бассейн Белого моря // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 1. С. 45–53.

Ефремов Д.А., Немова Н.Н. Кормовая база смолтов горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) из разных рек бассейна Белого и Баренцева морей. 2025 (в печати).

Зубченко А.В., Веселов А.Е., Калюжин С.М. Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*): проблемы акклиматизации на Европейском севере России. Петрозаводск; Мурманск: Фолиум, 2004. 82 с.

Кабаков Р.И. R в действии. Анализ и визуализация данных на языке R / пер. с англ. П.А. Волковой. М.: ДМК «Пресс», 2016. 588 с.

Мурзина С.А., Манойлова Д.И., Воронин В.П., Ефремов Д.А., Немова Н.Н. Характеристика и особенности профиля липидов смолтов горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) из разных рек бассейна Белого и Баренцева морей // Известия РАН. Серия биологическая. 2025 (на рецензии).

Немова Н.Н. и др. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206.

Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабор. дело. – 1971. - № 8. – С. 490–493.

Шитиков В.К., Мاستицкий С.Э. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R [Электронный ресурс]. 2017. 351 с. Version 01/2023 (дата обращения 26.06.2025).

Allan J.D., Castillo M.M. Human impacts. In: Stream Ecology. Springer, Dordrecht, 2007. P. 317–357. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6_13

Arts M.T., Ackman R.G., Holub B.J. Essential fatty acids”» in aquatic ecosystems: a critical overview of the evidence // Limnology and Oceanography. 2001. Vol. 46. , № no. 5. P. 1192–1204.

Bell J.G., McEvoy J., Tocher D.R., McGhee F., Campbell P.J., Sargent J.R. Replacement of fish oil with rapeseed oil in diets of Atlantic salmon (*Salmo salar*) affects tissue lipid composition and hepatocyte fatty acid metabolism // Journal of Nutrition. 1997. Vol. 127, № no. 8. P. 1513–1521.

Bell J.G., Tocher D.R., Sargent J.R. Fatty acid desaturation and elongation in fish // Biochemical Society Transactions. 1995. Vol. 23. P. 115–120.

Bell M.V., Dick J.R., Strachan F. et al. Diversion of carbon flux from salmonids to daphnids in a mesotrophic reservoir: evidence from stable isotope and fatty acid biomarkers // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2016. V. 73. № 12. P. 1841–1852.

Bell M.V., Tocher D.R. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions [Electronic resource] (Электронный документ) // в кн.: Lipids in Aquatic Ecosystems / eds. Kainz M., Brett M., Arts M. Springer, New York, NY. 2009. URL. // : (https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_9). (проверено дата обращения 15.06.2025).

Bell M.V., Tocher D.R. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in aquatic ecosystems: general pathways and new directions // в кн.: Lipids in Aquatic Ecosystems / eds. под ред. Kainz M., Brett M., Arts M. New York: Springer, 2009. С. 211–236.

Brett M.T., Müller-Navarra D.C., Ballantyne A.P. et al. Daphnia fatty acid composition reflects that of their diet // Limnology and Oceanography. 2006. V. 51. № 5. P. 2428–2437.

Budge S.M., Iverson S.J., Bowen W.D., Ackman R.G. Among- and within-species variability in fatty acid signatures of marine fish and invertebrates on the Scotian Shelf, Georges Bank, and southern Gulf of St. Lawrence [Electronic resource](Электронный журнал) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59. , № no. 5. CP. 886–898. URL:// (<https://doi.org/10.1139/f02-062>). (дата обращения Проверено 15.06.2025).

Caissie D. The thermal regime of rivers: a review // Freshwater biology. 2006. Vol. 51, no. 8. P. 1389–1406.

- Calder P.C. Marine omega-3 fatty acids and inflammatory processes: Effects, mechanisms and clinical relevance // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Molecular and Cell Biology of Lipids*. 2015. Vol. 1851, № no. 4. P. 469–484.
- Castell J.D., Sinnhuber R.O., Wales J.H., Lee D.J. Essential fatty acids in the diet of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry // *Journal of Nutrition*. 1994. Vol. 104, № no. 3. P. 347–353.
- Dalsgaard J., St. John M., Kattner G., Müller-Navarra D., Hagen W. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // *Advances in Marine Biology*. 2003. TVol. 46. CP. 225–340.
- Folch J., Lees M., Sloane Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // *Journal of Biological Chemistry*. 1957. Vol. 226, № no. 1. P. 497–509.
- Ghioni C., Porter A., Taylor G., Tocher D.R. Metabolism of 18:4n-3 (stearidonic acid) and 20:4n-3 in salmonid cells in culture and inhibition of the production of prostaglandin F_{2α} (PGF_{2α}) from 20:4n-6 (arachidonic acid) [Electronic resource] (Электронный журнал) // *Fish Physiology and Biochemistry*. 2002. Vol. 27. CP. 81–96. URL: // (<https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000021866.78048.45>). (дата обращения Проверено 25.05.2025).
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Makhutova O.N. Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land // *Prostaglandins & Other Lipid Mediators*. 2013. Vol. 135. P. 5–15.
- Glencross B.D. Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species // *Reviews in aquaculture*. 2009. Vol. 1, no. 2. P. 71–124.
- Hauer F.R., Lamberti G.A. (Eds.) *Methods in Stream Ecology*. Volume 1: Ecosystem Structure. 3rd ed. London: Academic Press, 2017. 372 p.
- Hazel J.R. Thermal adaptation in biological membranes: is home viscous adaptation the explanation? // *Annual Review of Physiology*. 1995. Vol. 57. P. 19–42.
- Hixson S.M., Parrish C.C., Anderson D.M. Changes in tissue lipid and fatty acid composition of farmed rainbow trout in response to dietary camelina oil as a replacement of fish oil // *Lipids*. 2014. V. 49. № 2. P. 97–111.
- Hochachka P.W., Somero G.N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. — Oxford: Oxford University Press, 2002. 466 p.
- Iverson S.J., Field C., Don Bowen W., Blanchard W. Quantitative fatty acid signature analysis: A new method of estimating predator diets [Electronic resource] (Электронный журнал) // *Ecological Monographs*. 2004. Vol. 74, № no. 2. CP. 211–235. URL: // (<https://doi.org/10.1890/02-4105>). (Проверено 15.06.2025).
- Khurtina S.N., Murzina S.A., Provotorov D.S. et al. Fatty Acid Content of Phospholipids and Triacylglycerols in Juvenile Atlantic Salmon *Salmo salar* L. Reared under Different Lighting and Feeding Regimes in Aquaculture (North Ossetia-Alania) [Electronic resource] (Электронный журнал) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2024. Vol. 55, no. 1. P. 1–14. URL: // (<https://doi.org/10.1134/S1062360424700012>). (дата обращения Проверено 30.06.2025).
- Merritt R.W., Cummins K.W., Berg M.B. (Eds.) *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. 5th ed. Dubuque: Kendall Hunt Publishing, 2017. 862 p.
- Monroig Ó., Tocher D.R., Navarro J.C. Biosynthesis of Polyunsaturated Fatty Acids in Marine Invertebrates: Recent Advances in Molecular Mechanisms. [Electronic resource]. *Marine Drugs*. 2013; 11(10):3998–4018. URL: <https://doi.org/10.3390/md11103998>
- Murzina S.A., Nefedova Z.A., Veselov A.E., Nemova N.N. Lipid metabolism in the parr-smolt transformation of Atlantic salmon // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2014. Vol. 45, № no. 6. P. 317–324.
- Niebylski M.L., Salem H.C. The effect of temperature on the development and survival of two sibling species of *Thermonectus* (Coleoptera: Dytiscidae) // *The Great Lakes Entomologist*. 1994. V. 27. № 2. P. 113–117.
- Pavlov D.S., Kostin V.V., Mukhacheva T.A., Gruzdeva M.A. Changes in fatty acid composition during smoltification in Atlantic salmon *Salmo salar* L. // *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2009. Vol. 45, № no. 5. P. 530–537.
- Peng J., Himelbloom B.H., Crapo C.A., Smiley S. Fatty acid composition of muscle and skin lipids of wild and cultured Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) // *Journal of Food Science*. 2003. Vol. 68, № no. 4. P. 1392–1395.
- Poff N.L. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology // *Journal of the North American Benthological Society*. 1997. V. 16. № 2. P. 391–409.
- Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V., Henderson R.J., Tocher D.R. Dietary origins and functions of long chain (n-3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // *Journal of Marine Biotechnology*. 1995. Vol. 3. P. 26–28
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. The lipids // *Fish Nutrition* / Eds. J.E. Halver, R.W. Hardy. 3rd ed. San Diego: Academic Press, 2003. P. 181–257
- Sargent J.R., Tocher D.R., Bell J.G. The lipids // In: *Fish Nutrition* / eds. Halver J.E., Hardy R.W. 3rd ed. San Diego: Academic Press, 2002. CP. 181–257.
- Serhan C.N., Chiang N., Van Dyke T.E. Resolving inflammation: dual anti-inflammatory and pro-resolution lipid mediators // *Nature Reviews Immunology*. 2008. V. 8. № 5. P. 349–361.
- Sheridan P.F., Trimm D.L., Baker B.M. Reproduction and food habits of seven species of northern Gulf of Mexico fishes // *Contributions in Marine Science*. 1989. V. 31. P. 69–83.
- Statzner B., Higler B. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns // *Freshwater Biology*. 1986. Vol. 16, no. 1. P. 127–139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1986.tb00954.x>
- Stillwell W., Wassall S.R. Docosahexaenoic acid: membrane properties of a unique fatty acid // *Chemistry and physics of lipids*. 2003. Vol. 126, no. 1. P. 1–27.
- Sushchik N.N., Rudchenko A.E., Gladyshev M.I. Effect of season and trophic level on fatty acid composition and content of four commercial fish species from Krasnoyarsk Reservoir (Siberia, Russia) // *Fisheries research*. 2017. Vol. 187. P. 178–187.

- Tocher D.R. Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish [Electronic resource](Электронный журнал) // Aquaculture Research. 2010. Vol. 41. , № no. 5. CP. 717–732. URL: // (<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02150.x>). (дата обращения Проверено 15.06.2025).
- 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.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1980. V. 37. № 1. P. 130–137.
- Wallace J.B., Webster J.R. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function // Annual review of entomology. 1996. Vol. 41, no. 1. P. 115–139.
- Ward J.V., Stanford J.A. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects // Annual review of entomology. 1982. Vol. 27, no. 1. P. 97–117.
- Yanes-Roca C., Rhody N., Nystrom M., Main K.L. Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*) // Aquaculture. 2009. Vol. 287, no. 3-4. P. 335–340.
- Youdim K.A., Martin A., Joseph J.A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications [Electronic resource](Электронный журнал) // International Journal of Developmental Neuroscience. 2000. Vol. 18. , № no. 4–5. CP. 383-399. URL: // ([https://doi.org/10.1016/S0736-5748\(00\)00013-7](https://doi.org/10.1016/S0736-5748(00)00013-7)). (дата обращения Проверено 15.06.2025).

BIOCHEMICAL PROFILING OF FATTY ACIDS IN SMOLTS OF PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) (SALMONIDAE) INTRODUCED INTO THE RIVERS OF THE WHITE AND BARENTS SEAS

© 2025 Manoilova D.I., Murzina S.A., Voronin V.P., Khurtina S.N., Efremov D.A., Nemova N.N.

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IB KaRC RAS),
Petrozavodsk, Russian Federation

e-mail: dianamanoylova90@gmail.com, murzina.svetlana@gmail.com, voronen-viktor@mail.ru,
denisefremov@list.ru, nnnemova@gmail.com

Biochemical profiling of fatty acids (FAs) of pink salmon introduced into the rivers of the White and Barents seas was made revealing a relationship between environmental factors affecting smolts and the metabolic transformations of FAs including conversion indices reflecting the activity of key lipid metabolism enzymes (desaturases and elongases). The highest content of docosahexaenoic acid 22:6(n-3) up to 31% was shown for pink salmon smolts from the cold-water Voron'ya River (2.1°C), which indicated its significant role in compensatory reactions at the biomembrane level to the temperature conditions of habitat. High values of the lipogenicity indices C16:0/C18:2n6c and C20:5n3/C18:3n3, reflecting the biosynthesis of FAs along the n-3 pathway, were established. A factor analysis of the composition of the FAs of pink salmon smolts from the studied rivers allows identification and ranking of the FAs and their groupings in pink salmon smolts. The data obtained on the FAs composition of pink salmon smolts, as well as the values of their conversion indices, pointed to the significant role of FAs in the process of growth and development of smolts. The difference in their FAs status is associated with the processes of their adaptation to environmental conditions including the processes at metabolic level.

Keywords: fatty acids (FAs), biochemical adaptation, smolts, pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), White Sea, Barents Sea.