

УДК 597.552.51.574.24.577.115

ВЛИЯНИЕ СОЛЁНОСТИ НА ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE)

© 2023 г. О. Б. Васильева¹, *, Д. А. Ефремов¹, Т. Р. Руоколайнен¹, Н. Н. Немова¹

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

*E-mail: vasil@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 19.07.2022 г.

После доработки 23.07.2022 г.

Принята к публикации 27.07.2022 г.

Выявлены модификации липидов и жирных кислот в эксперименте по влиянию различных режимов солёности на мальков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (р. Ольховка, бассейн Белого моря). В условиях гиперосмотического шока (1 ч в морской воде после пресной) у молоди увеличивается содержание стероидов, насыщенных жирных кислот и сигнальных молекул – фосфолипидов (фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола) и арахидоновой кислоты. Через 24 ч пребывания в морской воде после пресной у мальков горбуши установлено снижение количества фосфатидилхолина, насыщенных, моновенасыщенных и полиненасыщенных *n*-6-жирных кислот, а уровень фосфатидилэтаноламина, полиненасыщенных *n*-3-жирных кислот (особенно эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот), напротив, значительно возрастает. Изменения липидного состава мальков горбуши в условиях гипоосмотического стресса (24 ч в пресной воде после 24 ч в морской) направлены на стабилизацию функционирования мембранного аппарата клеток – снижается уровень биоэффекторов: фосфатидилсерина, фосфатидилинозитола, арахидоновой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот. Показано снижение уровня энергетических липидов (триацилглицеринов) во всех экспериментальных группах. Результаты свидетельствуют о широком диапазоне адаптивных возможностей организма мальков горбуши в условиях резкой смены солёности среды и их готовности к покатной миграции в море незадолго до выхода из гнёзд.

Ключевые слова: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, солёность среды, липиды, жирные кислоты, Белое море.

DOI: 10.31857/S0042875223030232, EDN: BZDIYA

Большинство рыб обладают способностью переносить изменения солёности, благодаря наличию осморегуляторных механизмов, включающих поглощение и выведение солей, секрецию воды и её удержание (Kültz, 2015). Однако солёность является критическим фактором окружающей среды, который в значительной степени изменяет регуляцию осмотического давления и обмен веществ в организме гидробионтов (Marshall, 2002; Mancera, McCormick, 2007; Si et al., 2018). В ответ на переменную солёность у рыб в первую очередь секретируются соматотропные гормоны и активируются регуляторные трансмембранные белки (рецепторы и ионные каналы) (Martins et al., 2014; Kültz, 2015; Li et al., 2017). Запуск этих сигнальных механизмов приводит к структурным и функциональным изменениям в некоторых органах осморегуляции (жабры и почки), а также к реорганизации физиологических процессов, связанных с осморегуляцией (Marshall, 2002; Arjona et al., 2007; Herrera et al., 2009; Vargas-Chacoff et al., 2015). У эвригалинных организмов, к которым относятся лососёвые рыбы, подобные мо-

дификации на разных уровнях организации функционирования организма эволюционно адаптированы (McKenzie et al., 2001; Handeland et al., 2003).

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* относится к анадромным рыбам с ранней смолтификацией, она начинает жизнь в пресной воде и мигрирует в море вскоре после рассасывания желточного мешка. Миграция молоди лососёвых рыб в морскую среду сопровождается значительными изменениями в морфологии, поведении и физиологии (Folmar, Dickhoff, 1980; Mancera, McCormick, 2007). Процесс трансформации включает в себя активацию нейроэндокринной и эндокринной систем, что приводит к биохимическим перестройкам в организме, необходимым для подготовки миграции молоди рыб из пресной воды в морскую (Wedermeyer et al., 1980). Особое значение при смолтификации имеют преадаптивные изменения на уровне липидного обмена, поскольку они связаны со структурной перестройкой биологических мембран, изменением энергозатрат и синтезом биоэффекторов (Li, Yamada, 1992; Tocher et al.,

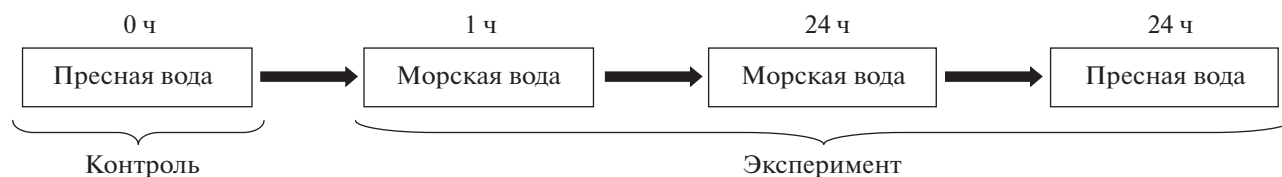


Схема эксперимента.

1995). Цель настоящей работы — изучить модификации липидного состава молоди горбуши в эксперименте по кратковременной адаптации к изменению солёности окружающей среды при перемещении исследуемых особей из пресной воды в морскую воду и обратно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Схема эксперимента. Мальков горбуши отобрали из нерестового гнезда, обнаруженного 20.06.2019 г. в р. Ольховка (бассейн Белого моря; 66°14'36" с.ш. 37°08'46" в.д.), поместили в садок в этой же реке и через сутки начали эксперимент (рисунок).

Рыб из садка разделили на две группы. Первую (контроль, 10 экз.) зафиксировали для последующего биохимического анализа, вторую (эксперимент, >30 экз.) поместили в ёмкость с морской водой (солёность 25‰) температурой 14.6°C. Отбор и фиксацию мальков (по 10 экз.) из второй группы для исследования проводили через 1 и 24 ч содержания их в морской воде. Оставшихся рыб после 1 сут пребывания в ёмкости с морской водой пересаживали в ёмкость с пресной водой и через 24 ч отобрали и зафиксировали для анализа 10 экз. Биологический материал фиксировали смесью Фолча (хлороформ : метанол в соотношении 2 : 1 по объёму) по одному мальку в каждую пробу. Перемещение рыб из одной среды в другую осуществляли при минимальном стрессовом воздействии, соблюдая методические рекомендации при проведении исследований (Guidelines ..., 2014). В ёмкости с мальками постоянно подавали воздух компрессором Seraair 275R ("Sera", Германия). Значения общей длины (TL) и массы тела рыб пред-

ставлены в табл. 1. Смертность рыб входе эксперимента не наблюдали.

Липидный анализ. Изучены следующие параметры липидного статуса молоди горбуши: общие липиды, общие фосфолипиды, триацилглицерины, холестерин, эфиры холестерина; индивидуальные фосфолипиды: фосфатидилинозитол, фосфатидилсерин, фосфатидилхолин, фосфатидилэтанол-амин, сфингомиелин, лизофосфатидилхолин; жирные кислоты общих липидов: насыщенные жирные кислоты (НЖК), включая пальмитиновую (16:0) кислоту, моновенасыщенные жирные кислоты (МНЖК) и полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК). ПНЖК представлены двумя семействами: n-3 и n-6, основными представителями которых являются эйкозапентаеновая (20:5n-3), докозагексаеновая (22:6n-3) и арахидоновая (20:4n-6) кислоты. В обозначении жирных кислот учитывают число атомов углерода в молекуле, через двоеточие указывают число двойных связей и к какому семейству относится жирная кислота.

Экстракцию липидов из фиксированного материала осуществляли по методу Фолча (Folch et al., 1957). Разделение общих липидов проводили при комнатной температуре методом тонкослойной хроматографии восходящим способом в системе растворителей — петролейный эфир : диэтиловый эфир : уксусная кислота — в соотношении 90 : 10 : 1 по объёму (Шталь, 1965). Концентрацию исследуемых параметров определяли спектрофотометрическими методами (Сидоров и др., 1972; Engelbrecht et al., 1974). Анализ отдельных фракций фосфолипидов осуществляли, применяя высокоэффективную жидкостную хроматографию (ВЭЖХ). Подвижная фаза (элюент) состояла из смеси растворителей — ацетонитрил : гексан : метанол :

Таблица 1. Общая длина (TL) и масса молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (число рыб — 10 экз.)

Группа	TL, см	Масса, г
Контроль (пресная вода)	3.28 ± 0.09	0.15 ± 0.02
Эксперимент:		
— морская вода, 1 ч	3.24 ± 0.10	0.13 ± 0.01
— морская вода, 24 ч	3.29 ± 0.03	0.13 ± 0.01
— пресная вода, 24 ч	3.29 ± 0.14	0.14 ± 0.02

Примечание. Здесь и в табл. 2 приведены средние значения и стандартное отклонение.

фосфорная кислота — 918.0 : 30.0 : 30.0 : 17.5 по объёму. Скорость потока элюента — 1.0 мл/мин. Детектирование проводили на УФ-спектрофотометре при длине волны 206 нм. Для обработки хроматограмм использовали компьютерную программу “Мультихром-Аналитик, v. 1.5” (“Хроматэк”, Россия). Идентификацию отдельных фракций фосфолипидов осуществляли, используя следующие стандарты: смесь фосфолипидов для ВЭЖХ (“Supelko”, США), стандартные растворы фосфатидилсерина, фосфатидилхолина, фосфатидилинозитола (“Sigma”, США). Для жирнокислотного анализа выделенные липиды подвергали прямому метилированию (Цыганов, 1971). Полученные метиловые эфиры жирных кислот разделяли на хроматографе “Кристалл 5000” (“Хроматэк”, Россия). Идентификацию жирных кислот проводили сопоставлением времени выхода пиков экспериментального образца и маркеров, а также путём расчёта эквивалента длины цепи и сравнением его с табличными данными (Jamieson, 1975). Количественный анализ осуществляли с использованием компьютерной программы “Хроматэк Аналитик 3” (“Хроматэк”, Россия). Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра КарНЦ РАН.

Анализ данных. Статистическую обработку результатов проводили методом вариационной статистики (Елисеева, 2007). При сравнении двух выборок применяли *t*-критерий Стьюдента, различия считали статистически значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрация общих липидов у мальков после 1 ч пребывания в морской воде незначительно возрастала по сравнению с контролем, в других экспериментальных группах рыб содержание общих липидов от контроля не отличалось (табл. 2). Выявлено снижение уровня триацилглицеринов у молоди горбуши в ходе всего проведённого эксперимента. После пересадки мальков из пресной воды в морскую через 1 ч значительно повышалась концентрация стероидов (холестерина и его эфиров) и, соответственно, увеличивалось соотношение холестерин/фосфолипиды. Изменение содержания фосфолипидов во всех исследованных группах рыб не выявлено.

В отличие от общих фосфолипидов установлена динамика практически всех изученных индивидуальных фосфолипидов, за исключением сфингомиелина и лизофосфатидилхолина. Выявлено снижение содержания фосфатидилхолина у молоди горбуши при воздействии морской воды (1 и 24 ч) и возрастание этого показателя после перемещения мальков из морской воды в пресную. Напротив, изменение концентрации фосфатидилэтаноламина у молоди горбуши в серии перехода пресная

вода → морская вода → пресная вода противоположно динамике фосфатидилхолина. Через 1 ч после нахождения в морской воде уровень фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола у мальков превысил контроль более чем в четыре раза ($p \leq 0.05$), после перемещения рыб в пресную воду содержание этих фосфолипидов снизилось, но не вернулось к контрольным значениям ($p \leq 0.05$).

Среди НЖК преобладала пальмитиновая (16:0) кислота, и именно её содержание определило динамику НЖК: через 1 ч пребывания мальков в морской воде уровень НЖК значительно увеличился, после 24 ч — резко снизился, а после перемещения рыб в пресную воду не изменился. В контрольной группе рыб содержание МНЖК значительно превалировало над другими классами жирных кислот и составило $46.71 \pm 2.3\%$ их суммы ($p \leq 0.05$). При воздействии морской воды уровень МНЖК у мальков горбуши снизился, а после их перемещения в пресную воду возрос. Нахождение в морской воде индуцировало возрастание ПНЖК у рыб, однако максимум ПНЖК n-6 наблюдался через 1 ч (за счёт арахидоновой кислоты), а наибольшее значение ПНЖК n-3 (за счёт эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот) зафиксировано у молоди горбуши через сутки пребывания в морской воде. В отличие от контрольной группы рыб (пресная вода) у мальков горбуши после 24 ч пребывания в морской воде в жирнокислотном составе доминируют ПНЖК, составляющие 50% суммы. После перемещения мальков из морской в пресную воду выявлено снижение количества ПНЖК, причём наиболее значительно уменьшилось содержание арахидоновой кислоты, оно было ниже контрольного уровня (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Акклимация эвригалинных рыб к различной солёности окружающей среды инициирует осморегуляторные изменения в организме для поддержания гомеостаза внутренней среды в функциональных физиологических пределах. Важную роль в осморегуляции у лососёвых рыб играют биохимические механизмы, лежащие в основе преадаптации к смолтификации, особенно на уровне липидного обмена (Li, Yamada, 1992; Tocher et al., 1995).

Успешная адаптация к изменениям солёности у рыб сопровождается возрастанием уровня энергозатрат организма (Arjona et al., 2007; Soengas et al., 2007). Основными источниками энергии являются жирные кислоты и, вероятно, уменьшение количества триацилглицеринов в течение всего эксперимента связано с активацией их гидролиза для высвобождения жирных кислот, которые используются в β -окислении. Так, при акклимации к морской воде у дорады *Sparus aurata* в качестве энергоресурсов используются триацилглицерины (Sangiao-Alvarellos et al., 2005).

Таблица 2. Липидный состав молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (число рыб – 10 экз.)

Липиды и жирные кислоты	Группа (температура воды, °С)			
	контроль, пресная вода (14.6)	эксперимент		
		морская вода, 1 ч (15.1)	морская вода, 24 ч (14.1)	пресная вода, 24 ч (15.1)
Общие липиды, % сухой массы				
Общие липиды	20.64 ± 1.40	23.61 ± 1.10 ^a	22.68 ± 1.20	19.71 ± 1.00
Триацилглицерины	7.54 ± 1.00	6.02 ± 0.90	4.86 ± 0.30 ^b	4.42 ± 0.30 ^г
Холестерин	4.37 ± 0.30	7.31 ± 0.40 ^a	7.02 ± 0.50	5.73 ± 0.30 ^г
Эфиры холестерина	1.45 ± 0.60	2.20 ± 0.08 ^a	1.98 ± 0.07	1.38 ± 0.06
Фосфолипиды общие	7.28 ± 0.30	8.08 ± 0.40	8.82 ± 0.4	8.18 ± 0.4
Холестерин/фосфолипиды	0.6	0.9 ^a	0.8	0.7
Фосфолипиды индивидуальные, % сухой массы				
Фосфатидилхолин	4.87 ± 0.10	3.79 ± 0.10 ^a	4.14 ± 0.10	4.99 ± 0.20 ^в
Фосфатидилэтаноламин	1.67 ± 0.07	1.82 ± 0.07	2.39 ± 0.08 ^b	2.02 ± 0.10
Фосфатидилсерин	0.36 ± 0.01	1.56 ± 0.02 ^a	1.52 ± 0.02	0.66 ± 0.03 ^{в, г}
Фосфатидилинозитол	0.17 ± 0.01	0.63 ± 0.01 ^a	0.49 ± 0.01	0.25 ± 0.01 ^{в, г}
Сфингомиелин	0.16 ± 0.01	0.19 ± 0.01	0.19 ± 0.01	0.17 ± 0.01
Лизофосфатидилхолин	0.05 ± 0.006	0.09 ± 0.006	0.09 ± 0.008	0.09 ± 0.004
Жирные кислоты (ЖК), % суммы				
14:0	1.32 ± 0.08	1.25 ± 0.07	1.30 ± 0.08	1.26 ± 0.07
16:0	15.42 ± 1.80	22.26 ± 1.20 ^a	14.06 ± 1.00 ^b	14.38 ± 1.10
18:0	5.82 ± 0.80	6.73 ± 0.40	5.37 ± 0.30	5.57 ± 0.30
Насыщенные ЖК	22.56 ± 1.40	30.24 ± 2.01 ^a	20.73 ± 1.00 ^b	21.21 ± 1.20
16:1n-9	0.73 ± 0.08	0.65 ± 0.07	0.75 ± 0.06 ^b	0.67 ± 0.06
16:1n-7	6.01 ± 0.70	2.44 ± 0.10 ^a	1.32 ± 0.05 ^b	5.09 ± 0.30 ^в
17:1	0.42 ± 0.02	0.43 ± 0.02	0.38 ± 0.01	0.47 ± 0.02
18:1n-9	27.33 ± 1.30	17.88 ± 1.10 ^a	15.48 ± 1.20 ^b	24.55 ± 1.40 ^{в, г}
18:1n-7	4.97 ± 0.30	4.43 ± 0.20	4.78 ± 0.30	4.23 ± 0.30
20:1	2.06 ± 0.01	2.03 ± 0.01	2.01 ± 0.01	1.97 ± 0.01
24:1	5.19 ± 0.30	5.10 ± 0.10	4.26 ± 0.10	5.25 ± 0.20 ^в
Мононенасыщенные ЖК	46.71 ± 2.30	32.96 ± 1.30 ^a	28.98 ± 1.40 ^b	42.23 ± 2.10 ^{в, г}
18:2n-6	1.48 ± 0.50	1.50 ± 0.20	1.48 ± 0.10	1.49 ± 0.10
18:3n-6	0.58 ± 0.02	0.68 ± 0.01	0.48 ± 0.02 ^b	0.64 ± 0.01
20:3n-6	0.12 ± 0.01	0.14 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.34 ± 0.01 ^в
20:4n-6	3.10 ± 0.10	7.13 ± 0.30 ^a	5.19 ± 0.10 ^b	1.04 ± 0.10 ^{в, г}
Полиненасыщенные ЖК n-6	5.28 ± 0.30	9.45 ± 0.40 ^a	7.26 ± 0.20 ^b	3.51 ± 0.20 ^{в, г}
18:3n-3	0.73 ± 0.05	0.66 ± 0.03	0.63 ± 0.04	0.73 ± 0.03
20:2n-3	0.13 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.15 ± 0.01	0.15 ± 0.01
20:3n-3	0.91 ± 0.05	0.96 ± 0.04	1.04 ± 0.01	0.90 ± 0.03
20:5n-3	8.27 ± 0.80	9.57 ± 0.60	16.31 ± 0.90 ^b	10.86 ± 0.60 ^{в, г}
22:6n-3	15.41 ± 1.00	16.01 ± 0.80	24.90 ± 1.80 ^b	20.41 ± 1.20 ^{в, г}
Полиненасыщенные ЖК n-3	25.45 ± 1.60	27.35 ± 1.30	43.03 ± 3.20 ^b	33.05 ± 2.80 ^{в, г}
Полиненасыщенные ЖК	30.73 ± 2.40	36.80 ± 2.30 ^a	50.29 ± 3.40 ^b	36.56 ± 2.10 ^{в, г}

Примечание. Различия достоверны ($p \leq 0.05$) при сравнении: ^aгруппы рыб в морской воде после 1 ч и контрольной группы, ^bгрупп рыб в морской воде после 1 и 24 ч, ^вгрупп рыб в пресной и в морской воде после 24 ч, ^ггруппы рыб в пресной воде после 24 ч и контрольной группы.

Устойчивость эвригалинных рыб к осмотическому стрессу прежде всего обусловлена особенностями биофизической структуры и липидного состава клеточных мембран (Logue et al., 2000; Tocher et al., 2008). Первичное поражение клеточных мембран от гипер- и гипосмотических условий приводит к нарушению их динамических функций (Hansen et al., 2002). Вторичные эффекты, такие как потеря барьерных свойств мембран и последующее повышение их проницаемости, могут сопровождаться нарушением гомеостатических физиологических процессов (третичными эффектами), особенно дыхания и нервно-мышечной координации, что в итоге может привести к летальному исходу (Nochachka, Somero, 2002). Эволюционно сформированные адаптационные механизмы у эвригалинных рыб позволяют быстро компенсировать эти негативные эффекты благодаря мобильной модификации структурных липидов (стероидов и фосфолипидов) и жирнокислотного состава тканей (Tocher et al., 2008).

Известно, что холестерин играет ключевую роль в регуляции проницаемости биологических мембран, влияя на микровязкость и молекулярную подвижность липидов в мембране (Крепс, 1981). В нашем исследовании выявлено значительное возрастание содержания холестерина и, как следствие, увеличение отношения холестерин/фосфолипиды у мальков при повышении солёности, что может указывать на снижение проницаемости биологических мембран для ионов. Помимо ионного транспорта холестерин регулирует поступление воды (Robertson, Hazel, 1999). Вероятно, также в условиях гиперосмотического шока происходит активация синтеза стероидов, в том числе и стероидных гормонов, участвующих в ионо- и осморегуляторных механизмах (Allen et al., 2011; Sarkheil et al., 2017; Немова и др., 2021).

Адаптация к условиям изменившейся солёности индуцирует модификации в метаболизме фосфолипидов у рыб (Babili et al., 1996; Zwingelstein, Bodennec, 1998). В нашем эксперименте выявлено снижение уровня фосфатидилхолина у рыб после перемещения их из пресной воды в морскую и, напротив, его возрастание при возвращении рыб в пресную воду. Также обнаружено, что у мальков значительно увеличивается содержание фосфатидилсерина, фосфатидилинозитола после 1 ч и фосфатидилэтаноламина после 24 ч пребывания в морской воде. Указанные фосфолипиды участвуют в сигнальных механизмах и являются предшественниками биоэффекторов (Tocher et al., 2008). Эти изменения являются частью механизмов биохимической адаптации, которые включаются в ответ на осмотический стресс и, вероятно, направлены на поддержание оптимального функционирования мембранно связанных белков в условиях эксперимента (Богданов, Доухан, 1999). Следует отметить, что содержание фосфатидил-

холина и фосфатидилэтаноламина у мальков горбуши после 24 ч пребывания в пресной воде (после морской) становится сходным с таковым в контрольной группе рыб.

Перемещение молоди горбуши из пресной воды в морскую вызывает гиперосмотический шок, который в первую очередь приводит к повышению плотности биологических мембран (Tocher et al., 2008). В нашем эксперименте на снижение текучести мембран указывает не только увеличение концентрации холестерина, но и возрастание доли насыщенных жирных кислот и снижение уровня МНЖК у мальков в течение 1 ч пребывания в морской воде (табл. 2). Дальнейшее уменьшение содержания этих жирных кислот у рыб в течение суток эксперимента в морской воде может быть связано с их затратой в качестве источника энергии. Подобные изменения состава жирных кислот у некоторых видов рыб были показаны в ранее проведённых исследованиях (Jana et al., 2006; Hunt et al., 2011).

В условиях гиперосмотического стресса происходит индукция синтеза ПНЖК (Daikoku et al., 1982), что направлено на восстановление текучести биологических мембран и, как следствие, нормализации работы мембранно связанных белков (Bell et al., 1997; Logue et al., 2000). В нашей работе показано значительное возрастание ПНЖК у мальков горбуши после 24 ч пребывания в морской воде. В ходе эксперимента были установлены изменения содержания физиологически значимых длинноцепочечных ПНЖК — арахидоновой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой (табл. 2). Возрастание количества арахидоновой и докозагексаеновой кислот в фосфолипидах различных тканей молоди повышают устойчивость рыб к воздействию морской воды (Daikoku et al., 1982; Harel et al., 2001). Содержащие 20 атомов углерода ПНЖК, к которым относятся арахидоновая и эйкозапентаеновая кислоты, являются субстратами для синтеза эйкозаноидов (простагландинов, лейкотриенов и тромбоксанов) — большой группы медиаторов, выполняющих множество регуляторных функций (Wedermeier et al., 1980; Tocher et al., 1995; Bell et al., 1997). Известно, что простагландины участвуют в ионо- и осморегуляторных механизмах в жабрах и почках рыб, и поэтому необходимы для адаптации к изменениям солёности (Tocher, Sargent, 1987; Mustafa, Srivastava, 1989; Bell et al., 1997). Установленные в нашем исследовании различия динамики концентраций арахидоновой и эйкозапентаеновой кислот у мальков горбуши в гипер- и гипосмотических условиях указывают на изменение соотношения синтезированных из них простагландинов PGH_2 и PGH_3 , которые во многом обладают разнонаправленным физиологическим действием.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ходе эксперимента по влиянию солёности на мальков горбуши выявлены модификации липидов и жирных кислот. Гиперосмотический шок (пребывание в солёной воде в течение 1 ч) индуцирует у молоди синтез стероидов. Изменения содержания фосфолипидных компонентов в условиях гиперосмотического стресса носят разнонаправленный характер: установлено снижение концентрации фосфатидилхолина и возрастание содержания минорных фосфолипидов — фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола, выполняющих биоэффекторную функцию как участники инозитолфосфатной системы. Напротив, перемещение мальков в пресную воду после пребывания в морской приводит к увеличению содержания фосфатидилхолина, что указывает на восстановление текучести биомембран. После перемещения молоди горбуши в морскую воду обнаружено увеличение соотношения холестерина и фосфолипидов, что свидетельствует о возрастании вязкости биомембран — специфической реакции клеток в условиях осмотического стресса. Как следствие, активируются адаптивные биохимические механизмы, направленные на поддержание гомеостаза: в течение 24 ч пребывания мальков в морской воде у них возрастает доля ПНЖК. Следует отметить влияние солёностного режима на уровень физиологически значимых жирных кислот: в течение первого часа пребывания в морской воде у молоди горбуши содержание арахидоновой кислоты значительно увеличивается, а затем, после перемещения рыб в пресную воду, резко снижается. Напротив, доля эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот максимально возрастает у мальков после суток пребывания в морской воде, а после их перемещения в пресную воду — снижается. Выявленные модификации липидных и жирнокислотных компонентов указывают на успешную акклимацию мальков горбуши к различным вариантам солёности окружающей среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного задания КарНЦ РАН FMEN-2022-0006 (№ государственной регистрации 122032100052-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданов М., Доухан В. 1999. Липид-опосредованный фолдинг белка // Журн. биол. химии. Т. 274. С. 827–830.
- Елисеева И.И. 2007. Статистика. М.: Высш. образование, 566 с.
- Крепс Е.М. 1981. Липиды клеточных мембран. Л.: Наука, 339 с.
- Немова Н.Н., Кяйвяряйнен Е.И., Рендаков Н.Л. и др. 2021. Содержание кортизола и активность Na^+/K^+ -АТФазы при адаптации молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) к изменению солёности среды // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 5. С. 599–606. <https://doi.org/10.31857/S0042875221050131>
- Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. 1972. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососёвые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 152–163.
- Цыганов Э.П. 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лаб. дело. № 8. С. 490–493.
- Шмаль Э. 1965. Хроматография в тонких слоях. М.: Мир, 508 с.
- Allen P.J., McEnroe M., Forostyan T. et al. 2011. Ontogeny of salinity tolerance and evidence for seawater-entry preparation in juvenile green sturgeon, *Acipenser medirostris* // J. Comp. Physiol. B. V. 181. № 8. P. 1045–1062. <https://doi.org/10.1007/s00360-011-0592-0>
- Arjona F.J., Vargas-Chacoff L., Ruiz-Jarabo I. 2007. Osmoregulatory response of Senegalese sole (*Solea senegalensis*, Kaup 1858) to changes in environmental salinity // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 148. № 2. P. 413–421. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.05.026>
- Babili M.E., Brichon G., Zwingelstein G. 1996. Sphingomyelin metabolism is linked to salt transport in the gills of euryhaline fish // Lipids. V. 31. № 4. P. 385–392. <https://doi.org/10.1007/BF02522924>
- Bell J.G., Tocher D.R., Farndale B.M. et al. 1997. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation // Ibid. V. 32. № 5. P. 515–525. <https://doi.org/10.1007/s11745-997-0066-4>
- Daikoku T., Yano I., Masuf M. 1982. Lipid and fatty acid composition and their changes in the different organs and tissues of guppy *Poecilia reticulata* on sea water adaptation // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 73. № 2. P. 167–174. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(82\)90050-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90050-0)
- Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. 1974. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. Afr. Med. J. V. 48. № 2. P. 250–256.
- Folch J., Lees M., Stanley G.H.S. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues // J. Biol. Chem. V. 226. № 1. P. 497–509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Folmar L.C., Dickhoff W.W. 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids // Aquaculture. V. 21. № 1. P. 1–37. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(80\)90123-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(80)90123-4)
- Guidelines for the use of fishes in research. 2014. Bethesda: Am. Fish. Soc., 90 p.
- Handeland S.O., Bjornsson B.T., Arnesen A.M., Stefansson S.O. 2003. Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) of wild and farmed strains // Aquaculture. V. 220. № 1–4. P. 367–384. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00508-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00508-2)
- Hansen H.J.M., Kelly S.P., Grosell M., Wood C.M. 2002. Studies on lipid metabolism in trout (*Oncorhynchus mykiss*) branchial cultures // J. Exp. Zool. V. 293. № 7. P. 683–692. <https://doi.org/10.1002/jez.10166>
- Harel M., Gavasso S., Leshin J. et al. 2001. The effect of tissue docosahexaenoic and arachidonic acids levels on hyper-saline tolerance and leucocyte composition in striped bass

- (*Morone saxatilis*) larvae // Fish Physiol. Biochem. V. 24. № 2. P. 113–123.
<https://doi.org/10.1023/A:1011924704459>
- Herrera M., Vargas-Chacoff L., Hachero I. et al. 2009. Osmoregulatory changes in wedge sole (*Dicologlossa cuneata*, Moreau, 1881) after acclimation to different environmental salinities // Aquac. Res. V. 40. № 7. P. 762–771.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02147.x>
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.
- Hunt A.O., Oxkan F.E., Engin K., Tekelioglu N. 2011. The effects of freshwater rearing on the whole body and muscle tissue fatty acid profile of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) // Aquacult. Int. V. 19. № 1. P. 51–61.
<https://doi.org/10.1007/s10499-010-9340-9>
- Jamieson G.R. 1975. GLS identification techniques for long-chain unsaturated fatty acids // J. Chromatogr. Sci. V. 13. № 10. P. 491–497.
<https://doi.org/10.1093/chromsci/13.10.491>
- Jana L., Huang X., Zhang L., Zhuang P. 2006. Hematological parameters of Amur sturgeon, *Acipenser schrencki*, during different salinity domestication // Mar. Fish. V. 28. P. 177–184.
- Kültz D. 2015. Physiological mechanisms used by fish to cope with salinity stress // J. Exp. Biol. V. 218. № 12. P. 1907–1914.
<https://doi.org/10.1242/jeb.118695>
- Li H.-O., Yamada J. 1992. Changes of the fatty acid composition in smolts of Masu salmon (*Oncorhynchus masou*), associated with desmoltification and seawater transfer // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 103. № 1. P. 221–226.
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(92\)90266-S](https://doi.org/10.1016/0300-9629(92)90266-S)
- Li S., He F., Wen H. et al. 2017. Low salinity affects cellularity, DNA methylation, and mRNA expression of *igf1* in the liver of half smooth tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) // Fish Physiol. Biochem. V. 43. № 6. P. 1587–1602.
<https://doi.org/10.1007/s10695-017-0395-7>
- Logue J.A., Howell B.R., Bell J.G., Cossins A.R. 2000. Dietary n-3 long-chain polyunsaturated fatty acid deprivation, tissue lipid composition, *ex vivo* prostaglandin production, and stress tolerance in juvenile Dover sole (*Solea solea* L.) // Lipids. V. 35. № 7. P. 745–755.
<https://doi.org/10.1007/s11745-000-0581-3>
- Mancera J.M., McCormick S.D. 2007. Role of prolactin, growth hormone, insuline-like growth factor and cortisol in teleost osmoregulation // Fish Osmoregulation. N.Y.: Sci. Pub. P. 497–515.
<https://doi.org/10.1201/9780429063909>
- Marshall W.S. 2002. Na⁺, Cl[−], Ca²⁺ and Zn²⁺ transport by fish gills: retrospective review and prospective synthesis // J. Exp. Zool. V. 292. № 3. P. 264–293.
<https://doi.org/10.1002/jez.10127>
- Martins Y.S., Melo R.M.C., Campos-Junior P.H.A. et al. 2014. Salinity and temperature variations reflecting on cellular PCNA, IGF-I and II expressions, body growth and muscle cellularity of a freshwater fish larvae // Gen. Comp. Endocrinol. V. 202. P. 50–58.
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.03.047>
- McKenzie D.J., Cataldi E., Romano P. et al. 2001. Effects of acclimation to brackish water on tolerance of salinity challenge by young-of-the-year Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 58. № 6. P. 1113–1121.
<https://doi.org/10.1139/f01-058>
- Mustafa T., Srivastava K.C. 1989. Prostaglandins (eicosanoids) and their role in ectothermic organisms // Adv. Comp. Environ. Physiol. V. 5. P. 157–207.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-74510-2_6
- Robertson J.C., Hazel J.R. 1999. Influence of temperature and membrane lipid composition on the osmotic water permeability of teleost gills // Physiol. Biochem. Zool. V. 72. № 5. P. 623–632.
<https://doi.org/10.1086/316699>
- Sangiao-Alvarellos S., Arjona F.J., Martín del Río M.P. et al. 2005. Time course of osmoregulatory and metabolic changes during osmotic acclimation in *Sparus auratus* // J. Exp. Biol. V. 208. № 22. P. 4291–4304.
<https://doi.org/10.1242/jeb.01900>
- Sarkheil M., Sorki M.P., Raefipour H. 2017. Effects of acclimation to seawater salinity on some blood parameters in wild Caspian brown trout, *Salmo trutta caspius* // Comp. Clin. Pathol. V. 26. № 6. P. 1315–1318.
<https://doi.org/10.1007/s00580-017-2531-2>
- Si Y., Wen H., Li Y. et al. 2018. Liver transcriptome analysis reveals extensive transcriptional plasticity during acclimation to low salinity in *Cynoglossus semilaevis* // BMC Genomics. V. 19. Article 464.
<https://doi.org/10.1186/s12864-018-4825-4>
- Soengas J.L., Sangiao-Alvarellos S., Laiz-Carrio'n R., Mancera J.M. 2007. Energy metabolism and osmotic acclimation in teleost fish // Fish osmoregulation. N.Y.: Sci. Pub. P. 277–308.
<https://doi.org/10.1201/9780429063909>
- Tocher D.R., Sargent J.R. 1987. The effects of calcium ionophore A23187 on the metabolism of arachidonic and eicosapentaenoic acids in neutrophils from a marine teleost fish rich in (n-3) polyunsaturated fatty acids // Comp. Biochem. Physiol. B. V. 87. № 4. P. 733–739.
[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(87\)90381-6](https://doi.org/10.1016/0305-0491(87)90381-6)
- Tocher D.R., Castell J.D., Dick J.R., Sargent J.R. 1995. Effects of salinity on the fatty acid compositions of total lipid and individual glycerophospholipid classes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) cells in culture // Fish Physiol. Biochem. V. 14. № 2. P. 125–137.
<https://doi.org/10.1007/BF00002456>
- Tocher D.R., Bendiksen E.A., Campbell P.J., Bell J.G. 2008. The role of phospholipids in nutrition and metabolism of teleost fish // Aquaculture. V. 280. № 1–4. P. 21–34.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.04.034>
- Vargas-Chacoff L., Saavedra E., Oyarzun R. et al. 2015. Effects on the metabolism, growth, digestive capacity and osmoregulation of juvenile of Sub-Antarctic Notothenioid fish *Eleginops maclovinus* acclimated at different salinities // Fish Physiol. Biochem. V. 41. № 6. P. 1369–1381.
<https://doi.org/10.1007/s10695-015-0092-3>
- Wedemeyer G.A., Saunders R.L., Clarke W.C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids // Mar. Fish. Rev. V. 42. № 6. P. 1–14.
- Zwingelstein G., Bodennec J. 1998. Phospholipid metabolism in euryhaline fish and crustaceans. Effects of environmental salinity and temperature // Recent Res. Dev. Lipids Res. V. 2. P. 39–52.