

УДК:577.115:597.553.1/.554.5(261.1)

РОЛЬ ЗАПАСНЫХ ЛИПИДОВ ПРИ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЯХ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА (*SEBASTES MENTELLA*) СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКИ

© 2024 г. В. П. Воронин^{1, *}, А. Ю. Рольский², А. М. Орлов^{3, 4}, С. А. Мурзина¹

Представлено академиком РАН Н.Н. Немовой

Поступило 16.08.2024 г.

После доработки 22.08.2024 г.

Принято к публикации 23.08.2024 г.

Исследовано содержание основных классов запасных липидов — триацилглицеринов, эфиров холестерина и восков — в мышцах и печени окуня-клювача (*Sebastes mentella*), а также их изменение в градиенте глубин и в разных районах Северной Атлантики. Установлены достоверные различия по количественному содержанию запасных липидов у морских окуней из разных горизонтов лова. Проанализированные изменения липидов в тканях и органах рыб при увеличении глубины свидетельствуют об использовании триацилглицеринов, эфиров холестерина и восков в качестве энергетических источников, в том числе для поддержания плавучести организма при вертикальных перемещениях. Результаты исследования могут быть основой для дальнейшего изучения биохимических механизмов миграций коммерчески ценного промыслового вида морских окуней Северной Атлантики — окуня-клювача, а также других гидробионтов со схожей двигательной активностью.

Ключевые слова: липиды, окунь-клювач, мезопелагическая зона, эколого-биохимические адаптации, вертикальные миграции, Северная Атлантика

DOI: 10.31857/S2686738924060093

ВВЕДЕНИЕ

Вертикальные миграции — эволюционно сложившаяся модель поведения гидробионтов, в том числе рыб, которая основана на изменении глубины обитания в течение суток или в процессе

онтогенетического развития [1]. Экологическое значение таких перемещений заключается в (1) снижении прямого воздействия хищных видов на виды-жертвы и (2) обеспечении эффективного освоения пищевых ресурсов различных биотопов, что способствует формированию экологической диверсификации глубоководных организмов [2]. В процессе эволюции рыб действие совокупности внешних факторов на организм послужило стимулом для формирования комплекса приспособительных реакций на разных уровнях организации живого, в том числе на биохимическом. Одним из важнейших, и при этом наименее изученных компенсаторных механизмов эколого-биохимических адаптаций, является накопление и изменение в теле рыб таких многофункциональных веществ, как липиды [3]. Известно, что накопление и изменение в теле рыб запасных липидов с низкой плотностью является, в том числе, адаптацией к длительному обитанию в толще воды [4]. При этом некоторые классы липидов могут прямо или опосредованно участвовать в процессах поддержания и регуляции плавучести особей во время осуществления вертикальных миграций [5–7].

¹Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, Россия

²Полярный филиал ФГБНУ “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича), Мурманск, Россия

³Федеральное государственное бюджетное учреждение науки “Институт океанологии им. П.П. Ширинова Российской академии наук”, Москва, Россия

⁴Федеральное государственное бюджетное учреждение науки “Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук”, Москва, Россия

*E-mail: voronen-viktor@mail.ru

Окунь-клювач (клюворылый окунь, *Sebastes mentella*, сем. Sebastidae) является ярким представителем глубоководных вертикально-мигрирующих организмов, вертикальное распределение которого в Северной Атлантике (море Ирмингера и сопредельные воды) составляет от 0–50 метров до 1100 метров [8]. Большая продолжительность жизни морских окуней, а также специфика репродуктивной биологии (например, внутреннее оплодотворение, яйцеживорождение и вымет личинок в верхней эпипелагиали) способствовали формированию компенсаторных реакций в широком диапазоне глубин [8], в том числе на уровне липидного обмена. Ввиду высокой коммерческой ценности клюворылого окуня изучение липидного профиля данного вида осуществлялось в основном с позиции оценки значимости и распределения его промысловых скоплений в районах Северной Атлантики [9]. Однако исследований по участию компонентов липидной природы в эколого-биохимических адаптациях к глубоководным условиям обитания до сих пор не проводилось. Ранее [10] нами уже был описан полный липидный профиль мышечной ткани

окуня-клювача из моря Ирмингера. Известно, что основным способом изменения плавучести у клюворылого окуня при вертикальных перемещениях является газорегуляция плавательного пузыря [11], однако некоторые исследования [12] указывают на слабые акустические изменения (следовательно, изменения объема плавательного пузыря) при миграциях окуня в диапазоне до 100 метров. В работе Готье и Роуз (Gauthier, Rose) [12] высказана гипотеза об эндогенном цикле рассасывания и секреции газов плавательного пузыря при изменении глубины. В настоящей работе изучены биохимические механизмы поддержания плавучести клюворылого окуня (*S. mentella*) с участием запасных липидов, которые способствуют вертикальным миграциям окуня в пределах мезопелагиали Северной Атлантики.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор образцов тканей окуня-клювача (*S. mentella*) осуществляли в период проведения тралово-акустической съемки в море Ирмингера и смежной

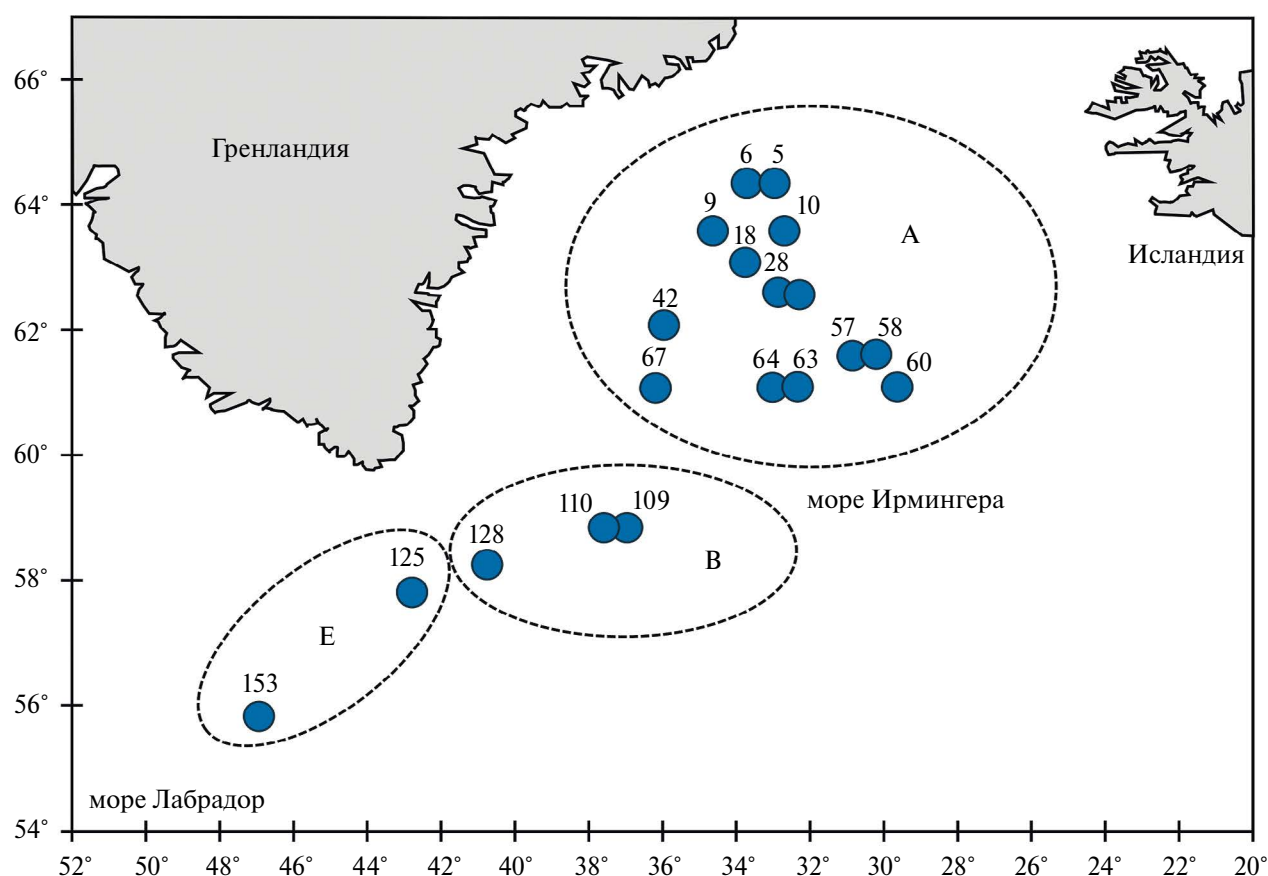


Рис. 1. Карта-схема района сбора проб окуня-клювача (*Sebastes mentella*) в период МТАС 2021.

Примечание: Цифрами указаны номера тралов. Подрайон “А” — северо-восточный район исследований, подрайон “В” — юго-восточный район исследований; подрайон “Е” — юго-западный район исследований [13].

акватории моря Лабрадор (Северная Атлантика) в летний сезон (июнь–август 2021 г.) на борту научно-исследовательского судна “Атлантида” (рис. 1). Отлов рыбы проводили разноглубинным тралом 78.7/416 м, черт. 2492–02, с мешком черт. 2539–00. Внутренний размер ячеи тралового мешка 125 мм, мешок с мелкоячейной вставкой с внутренним размером ячеи 16 мм. В соответствии с методикой выполнения съемки [13], выполняли три типа тралений: (1) в акустическом слое водной толщи на скоплениях окуня, которого возможно идентифицировать акустическим способом; (2) от верхней кромки звукорассеивающего слоя до глубины 500 метров; (3) на глубине более 500 метров (табл. 1).

На биохимический анализ липидов у 143 особей окуня-клювача (66 самцов и 77 самок) были отобраны фрагменты мышечной ткани и печени (табл. 1). Навеску тканей (2–3 г) индивидуально фиксировали при -80°C в низкотемпературном морозильнике Eppendorf CryoCube F101h (Германия) до последующей транспортировки в лабораторию. Биохимические исследования выполняли на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования Центра коллективного пользования КарНЦ РАН.

Экстракцию общих липидов (ОЛ) из предварительно гомогенизированных тканей мышц и печени проводили по методу Фолча [14] смесью хлороформ-метанол (2:1 по объему). Далее полученные экстракты ОЛ подвергались

хроматографическому разделению на отдельные классы липидов.

Качественное и количественное определение нейтрально заряженных молекул триацилглицеринов (ТАГ), эфиров холестерина (ЭХС) и восков проводили методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии с использованием комплекса оборудования CAMAG (Швейцария). Фракционирование ОЛ осуществляли на ультрарыхлых хроматографических пластинках на стеклянной основе – HPTLC Silicagel 60 F₂₅₄ Premium Purity (“Merck”, Германия). При помощи полуавтоматического аппликатора Linomat 5 (“CAMAG”, Швейцария) наносили микроколичество пробы (2 мкл) штриховым методом, а разделение ОЛ на липиды разных классов проводили в автоматической хроматографической камере для элюирования ADC2 (“CAMAG”, Швейцария) с использованием системы растворителей “гексан-диэтиловый эфир-уксусная кислота” (32.0:8.0:0.8 по объему) [15]. Окраску липидных пятен осуществляли в герметичном дериватизаторе (“CAMAG”, Швейцария) путем распыления через форсунку 2 мл водного раствора медного купороса (CuSO_4), подкисленного ортофосфорной кислотой (H_3PO_4), с последующим нагреванием пластины до 160°C в течение 15 минут для визуального проявления окрашенных пятен. Сканирование окрашенной хроматографической пластины выполняли в камере денситометра TLC Scanner 4 (“CAMAG”, Швейцария) в режиме адсорбции при длине волны 360 нм.

Таблица 1. Характеристика образцов клюворылого окуня (*Sebastes mentella*), отобранных на анализ липидов

Дата	№ трала	Подрайон вылова	Глубина траления, м	Длина, мм min-max	Масса, г min-max	Самки	Самцы
18.06.21	5	А	550–850	360–450	526–992	4	1
18.06.21	6	А	350–450	370–410	568–890	1	1
19.06.21	9	А	320–450	310–410	382–798	3	2
19.06.21	10	А	350–450	320–370	340–594	6	5
22.06.21	18	А	270	310–360	354–584	5	5
25.06.21	28	А	550–850	330–430	394–1022	10	10
25.06.21	29	А	330–450	320–380	372–636	5	5
04.07.21	57	А	550–850	340–440	494–1060	3	3
04.07.21	58	А	320–450	400	832	1	
05.07.21	60	А	550–850	390–410	766–880	1	1
06.07.21	63	А	550–850	350–420	546–948	1	6
06.07.21	64	А	320–450	330–390	450–668	1	4
07.07.21	67	А	330–450	340–380	488–690	10	0
27.07.21	109	В	320–450	320–390	418–722	6	5
27.07.21	110	В	550–850	320–390	418–784	5	5
01.08.21	125	Е	550–850	340–390	502–712	5	5
02.08.21	128	В	300–450	320–370	418–606	5	5
11.08.21	153	Е	400–450	340–380	474–708	5	3

Примечание: расшнуровка районов и координаты тралов представлены на рис. 1.

Качественное и количественное определение липидных компонентов проводили с учетом соответствия значений коэффициента подвижности аналитических стандартов ТАГ, ЭХС и восков (“Sigma-Aldrich”, США).

Статистическую обработку результатов проводили на языке программирования R (версия 4.4.1.) в среде разработки RStudio (<https://www.posit.co>) с использованием дополнительных пакетов: “readxl” (версия 1.4.3.), “tidyverse” (версия 2.0.0.), “vegan” (версия 2.6–6.1). Для данных, сгруппированных по району обитания окуня-клювача, глубине его вылова, полу и исследуемой ткани/органу была рассчитана описательная статистика — среднее арифметическое и его ошибка, дисперсия, распределение выборки. Достоверность различий между группами выборок оценивали с помощью непараметрического теста Вилкоксона—Манна—Уитни, а также с применением перестановочного многомерного дисперсионного анализа с использованием матриц расстояний (ADONIS). Различия считали достоверными при $p\text{-value} \leq 0.05$. Корреляционный анализ (r) проводили по Спирмену, а качественную оценку тесноты связи определяли по шкале Чеддока. Статистический анализ сходства между самцами и самками по накоплению липидов в печени осуществляли с использованием алгоритма ANOSIM (R). Ординацию глубины и районов вылова клюворылого окуня в многомерном пространстве признаков проводили с применением алгоритма неметрического многомерного шкалирования (NMDS). Для определения наилучшей метрики расстояний в многомерном пространстве признаков использовали коэффициент корреляции Спирмена между исходной и моделируемой матрицами. Оценку меры расхождений между матрицами осуществляли при помощи показателя “Стресс” [16]. На ординационной диаграмме, полученной методом NMDS, по эмпирическим показателям биохимического анализа липидов (ТАГ, ЭХС и воска) были рассчитаны обобщенные аддитивные модели (GAM) с отрисовкой сплайн-регрессий в виде изолиний [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что накопление запасных липидов в скелетных мышцах [5] и печени [18] является не только стратегией депонирования энергетически ценных веществ в организме, но также и механизмом поддержания плавучести в толще воды с целью минимизации расхода энергии. В нашем исследовании было установлено, что совокупное содержание запасных классов липидов у окуня-клювача составляет 65% (или 4.74% сухого вещества) от общего количества липидов в мышцах (7.31% сухого вещества), а в печени — 57% (или 24.97% сухого вещества) от содержания ОЛ (43.81% сухого вещества).

Отмечено, что в мышцах клюворылого окуня количество ТАГ варьирует в пределах от 0.04 до 4.89% сухого вещества, а в печени в более широком диапазоне от 0.73 до 35.96% сухого вещества. Перестановочный многомерный дисперсионный анализ с использованием матриц расстояний показал достоверные различия в накоплении ТАГ в мышцах между отдельными горизонтами вылова ($p\text{-value} \leq 0.001$) окуня-клювача, однако не было установлено различий между самцами и самками ($p\text{-value} = 0.139$). В печени же, наоборот, были отмечены достоверные различия ($p\text{-value} \leq 0.001$) между самцами и самками по содержанию ТАГ (соответственно 18.99 и 13.77% сухого вещества), но не установлено отличий между горизонтами вылова ($p\text{-value} = 0.110$). Использование корреляционного анализа позволило определить “слабое”, однако значимое, снижение содержания ТАГ в мышцах окуня при увеличении глубины обитания ($r = -0.25$; $p\text{-value} = 0.001$), тогда как в печени данные изменения были недостоверными как у самцов ($r = 0.22$; $p\text{-value} > 0.05$), так и у самок ($r = 0.05$; $p\text{-value} > 0.05$). В то же время построение на основе биохимических данных обобщенных аддитивных моделей (GAM) между накоплением ТАГ в мышцах и печени и глубиной вылова окуня-клювача позволило установить разнонаправленную тенденцию содержания ТАГ в мышцах и в печени при увеличении глубины обитания (рис. 2). Согласно модели накопление ТАГ в мышцах рыб выше в горизонте глубин 320–400 метров, чем на глубинах 550–850 метров, тогда как в печени, наоборот, несколько выше на больших глубинах — 550–850 метров. Установленное (согласно GAM) увеличение содержания ТАГ в печени рыб с глубиной является результатом линейной зависимости глубины и содержанием ТАГ в печени (в рамках анализа — это гладкая полиномиальная функция переменной), тогда как корреляционная зависимость отражает исключительно линейную зависимость. Тем самым обобщенная аддитивная модель (в пределах доступных биохимических данных выборки) может указывать на более корректный экологический оптимум содержания ТАГ в печени, а также в мышцах, на разных глубинных горизонтах.

Липидные молекулы ТАГ являются “выгодной” формой запасаения энергии у рыб ввиду их быстрой мобилизации из клеток и высвобождения большого количества энергии — 39 кДж на 1 г липида. Снижение количества ТАГ в мышцах исследуемых рыб с глубиной и поддержание относительно постоянного их уровня в печени в градиенте глубин указывает на основную роль данного липида в качестве энергетического источника. В то же время относительно низкая плотность ТАГ (0.93 г/мл) в сравнении с морской водой (1.024–1.026 г/мл), а также физико-химические свойства данных молекул (сжимаемость, температура плавления и температурное

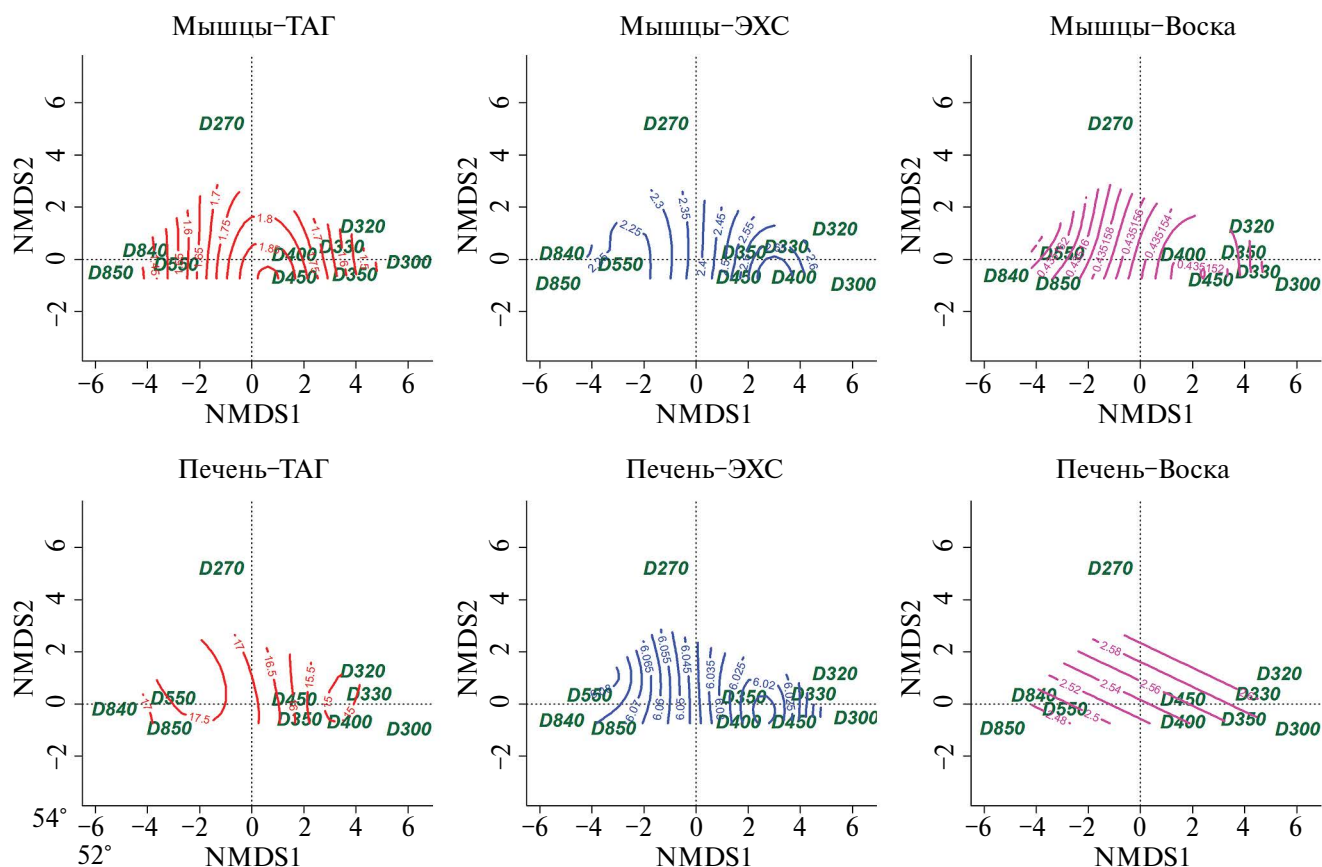


Рис. 2. Ординация глубин вылова окуня-клювача (*Sebastes mentella*) методом неметрического многомерного шкалирования с наложением модели сглаженных изолиний сплайн-регрессий, построенных по эмпирическим значениям количественного содержания запасных липидов (триацилглицеринов, эфиров холестерина и восков) в мышцах и печени. Примечание: цифрами, выделенными “зеленым” цветом, указаны глубины лова окуня-клювача.

расширение) могут способствовать положительной или нейтральной плавучести тела рыбы на определенных глубинах [7]. Известно, что высокая сжимаемость липидов делает любое положение нейтральной плавучести нестабильным на глубине — разница в плотности между липидом и окружающей морской водой (на глубине) чувствительна к химическому состоянию вещества [19]. Из этого следует, что молекулы ТАГ, при своих физико-химических параметрах, могут обладать положительными свойствами плавучести лишь в определенном диапазоне глубин, тогда как после достижения равновесия плотностей (нейтральной плавучести) — свойствами отрицательной плавучести. Таким образом, установленные в нашем исследовании изменения количества ТАГ в мышцах и печени в градиенте глубин могут быть также связаны с изменением плавучести клюворылого окуня на разных глубинах. Кроме того, возможно, что накопление ТАГ в печени дополнительно может оказывать компенсаторное влияние (а именно

сохранение) на плавучесть организма на горизонтах 550–850 метров, где наблюдается активный катаболизм данных молекул для энергетических нужд в мышцах, и, как следствие, изменение плавучести.

Количественное содержание других основных запасных классов липидов — ЭХС и восков — в мышцах окуня-клювача установлено в пределах соответственно 0.07–8.75 и 0.02–5.39% сухого вещества, тогда как в печени соответственно 0.07–13.35 и 0.59–7.64% сухого вещества. Отмечено, что содержание восков достоверно не различается между данными органами, тогда как количество ЭХС, наоборот, различается. Однако были выявлены отличия в накоплении ЭХС и восков в мышцах окуня на отдельных горизонтах вылова ($p\text{-value} \leq 0.001$). Согласно корреляционному анализу установлено разнонаправленное изменение содержания ЭХС и восков в мышцах при увеличении глубины обитания окуня-клювача — “слабое” (по шкале Чеддока) снижение ЭХС ($r = -0.20$; $p\text{-value} \leq 0.05$) и увеличение количества восков ($r = 0.17$; $p\text{-value}$

≤ 0.05). В печени же установлены исключительно половые различия по накоплению ЭХС и восков ($p\text{-value} \leq 0.001$). Статистический анализ сходства (ANOSIM) позволил выявить достоверные гендерные различия с некоторым перекрытием ($R = 0.27$; $p\text{-value} = 0.001$), сформированные, главным образом, более высоким содержанием ЭХС в печени самцов, по сравнению с самками — соответственно 7.50 и 4.99% сухого вещества. Количество же восков в печени самцов и самок также достоверно различалось ($p\text{-value} < 0.001$) и составило соответственно 3.25 и 2.19% сухого вещества.

Воска — низкоплотные (0.86 г/мл) и “медленно метаболизирующиеся” энергоёмкие липиды, которые в основном аккумулируются во внеклеточном пространстве, вследствие чего являются недоступными для внутриклеточных специфических липаз [6]. Тем самым сохраняется относительно постоянное количество восков в тканях и органах, что подтверждается довольно слабыми (хоть и достоверными) изменениями их количества у окуня в градиенте глубин, а также крайне слабыми изменениями количества восков в мышцах при изменении глубины на GAM модели (рис. 2). Ранее ряд исследователей [5, 19] указывали на прямую связь между содержанием восков и глубиной обитания морских гидробионтов, а также на участие данного липида в регуляции плавучести тела. Ввиду более высокой разницы плотностей между восками и морской водой, по сравнению с ТАГ, накопление восков может придавать организму окуня сравнительно высокие скорости всплытия, снижая тем самым энергетические затраты на двигательную активность и газорегуляцию плавательного пузыря в период восходящих перемещений. Установленное слабое, однако достоверное снижение содержания восков в мышцах клеворылого окуня при уменьшении глубины обитания может указывать также и на использование данного липида в качестве энергетического источника при всплытии окуня [20]. Кроме того, отмеченные достоверные различия между самцами и самками и выявленные различия по содержанию восков в печени между горизонтами 300–450 и 550–850 метров на GAM модели (рис. 2) могут указывать на отличия в скорости метаболизма между самцами и самками на разных глубинах.

Совокупное с восками накопление мультифункциональных ЭХС, главным образом, также связано с депонированием энергии и интенсивностью обмена веществ в организме окуня-клювача. Ввиду различий в локализации между данными липидами ЭХС являются доступными для внутриклеточных липаз и могут быть быстро преобразованы в другие биохимические вещества. При этом, в отличие от восков, процесс гидролиза ЭХС до молекулярного ХС сопровождается изменением плотности липида с 0.95 г/мл до 1.065 г/мл, что может являться

одним из дополнительных механизмов регуляции плавучести организма при вертикальных миграциях. Тем самым установленное снижение содержания ЭХС в мышцах с глубиной может быть связано с достижением необходимой плавучести клеворылого окуня, что подтверждается аддитивной моделью в мышцах (рис. 2).

Установленные различия между окунями из исследуемых районов вылова по содержанию ТАГ в мышцах (подрайон “А” — 1.64, “В” — 1.75, “С” — 2.18% сухого вещества; $p\text{-value} \leq 0.01$) и печени (подрайон “А” — 17.02, “В” — 13.86, “С” — 15.11% сухого вещества; $p\text{-value} \leq 0.05$), а также по накоплению ЭХС в мышцах (подрайон “А” — 2.52, “В” — 2.89, “С” — 2.46% сухого вещества; $p\text{-value} \leq 0.05$), вероятно, связаны с отличиями в абиотических условиях, таких как температура (средняя T горизонтов вылова окуня в подрайоне “А” — 4.42°C, “В” — 3.72°C, “С” — 3.48°C), а также с обилием, доступностью и качественным составом кормовой базы (степень наполненности желудка окуня-клювача в подрайоне “А” — 4, “В” — 3.5, “С” — 2.9), от которой прямо зависит качественный и количественный состав энергетически ценных липидов. Однако использование модели нелинейной регрессии (GAM) при определении различий между окунем-клювачем из трех регионов вылова и количественным содержанием запасных липидов в мышцах и печени рыб не выявило значимых изменений в количестве ТАГ, ЭХС и восков в особях из разных районов (рис. 3). Исключение составило накопление ТАГ в печени, которое было ниже в подрайоне “В”, что вероятно связано с особенностями метаболизма исследуемых окуней, отловленных в юго-восточной части района исследований (подрайон “В” — рис. 1).

Таким образом, запасные классы липидов низкой плотности, депонирующиеся в мышцах и печени окуня-клювача, кроме ведущей энергетической (резервной) функции могут также принимать участие в поддержании и регуляции плавучести рыбы при вертикальных перемещениях. Ввиду различий в физико-химических свойствах молекул, а также их чувствительности к гидростатическому давлению, качественный и количественный состав запасных липидов, а также их соотношений, могут являться одним из дополнительных механизмов регуляции и достижения оптимальной плавучести в ходе вертикальных миграций, работающих в комплексе с основными физиолого-анатомическими и поведенческими механизмами. При этом данные механизмы практически не различаются у особей окуня-клювача, отловленных в разных районах Северной Атлантики (море Ирмингера и сопредельные воды), а допустимые различия могут быть связаны со спецификой абиотических и биотических условий среды исследованного района. В то же время данные механизмы различаются между

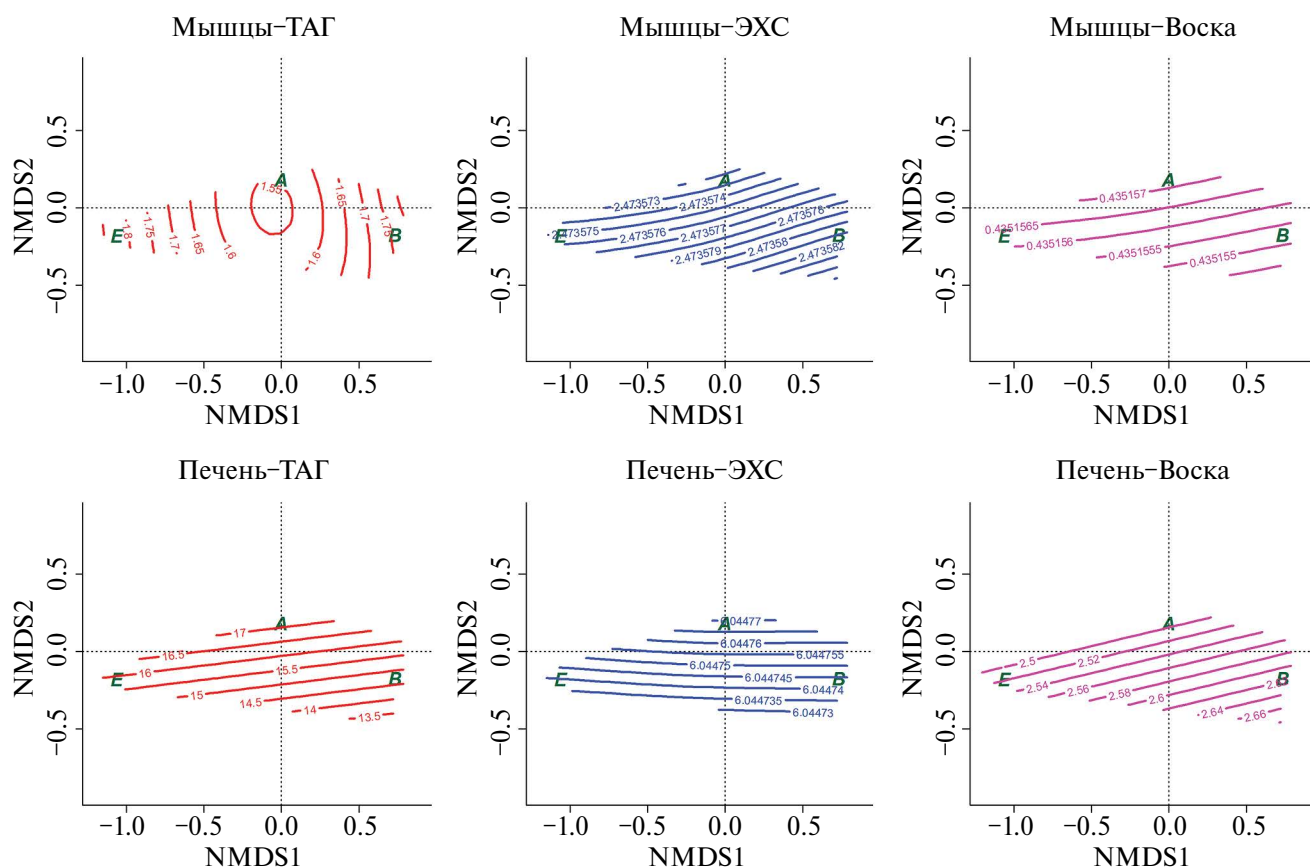


Рис. 3. Ординация подрайонов вылова окуня-клювача (*Sebastes mentella*) методом неметрического многомерного шкалирования с наложением модели сглаженных изолиний сплайн-регрессий, построенных по эмпирическим значениям количественного содержания запасных липидов (триацилглицерин, эфир холестерина и восков) в мышцах и печени. Примечание: расшифровка подрайонов вылова представлена на рис. 1.

самцами и самками окуня-клювача, что, вероятно, связано с половыми отличиями в интенсивности метаболизма. Результаты исследования дополняют немногочисленные исследования по изучению биохимических механизмов миграций коммерчески ценного промыслового вида морских окуней Северной Атлантики – окуня-клювача, а также других гидробионтов со схожей двигательной активностью. Практическая значимость полученных результатов состоит в их применимости для оценки состояния и функционирования как экосистемы северных морей в целом, так и отдельных ее видов, что существенно для промысловой ихтиологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубочайшую благодарность экипажу НИС “Атлантида” за помощь в ходе выполнения экспедиционных работ и исследований.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа проведена в рамках государственного задания КарНЦ РАН FMEN-2022-0006.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных в экспериментах и условия ухода за ними были соблюдены (заседание этического комитета ИБ КарНЦ РАН №10 от 15.08.2024 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мантейфель Б.П. Вертикальные миграции морских организмов. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб планктофагов // Труды Института экологии и эволюции животных АН СССР. — 1961. — Т. 39. — С. 5–46.
2. Михеев В.Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. — 191 с.
3. Hochachka P.W., Somero G.N. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press, 2002. — 466 p.
4. Сиделева В.Г., Козлова Т.А. Сравнительное изучение эндемичных коттоидных рыб (Cottidae, Comperhoridae) в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали озера Байкал // Труды Зоологического Института РАН. — 2010. — Т. 314, № 4. — С. 433–447.
5. Lee R.F., Nevenzel J.C., Paffenhofer G.-A. Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: Phytoplankton and copepods // Marine Biology. — 1971. — Vol. 9, N. 2. — P. 99–108.
6. Phleger C.F. Biochemical aspects of buoyancy in fishes. Amsterdam: Elsevier, 1991. — P. 209–247.
7. Phleger C.F. Buoyancy in marine fishes: Direct and indirect role of lipids // American Zoologist. — 1998. — Vol. 38, N. 2. — P. 321–330.
8. Мельников С.П. Океанический окунь-клювач Северной Атлантики: биология и промысел. Мурманск: Издательство ПИНРО, 2006. — 111 с.
9. Planque B., Kristinsson K., Astakhov A., et al. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // Aquatic Living Resources. — 2013. — Vol. 26, N. 4. — P. 293–306.
10. Voronin V.P., Nemova N.N., Ruokolainen T.R., et al. Into the deep: New data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger sea // Biomolecules. — 2021. — Vol. 11, N. 5. — Article ID. 704.
11. Gauthier S. Target Strength of encaged Atlantic redfish (*Sebastes* spp.) // ICES Journal of Marine Science. — 2001. — Vol. 58, N. 3. — P. 562–568.
12. Gauthier S., Rose G.A. An hypothesis on endogenous hydrostasis in Atlantic redfish (*Sebastes* spp.) // Fisheries Research. — 2002. — Vol. 58, N. 2. — P. 227–230.
13. Working group on international deep pelagic ecosystem surveys (WGIDEEPS) // ICES Scientific Reports. — 2021. — Vol. 3:43. — 32 p.
14. 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, N. 5. — P. 497–509.
15. Olsen R.E., Henderson R.J. The rapid analysis of neutral and polar marine lipids using double-development HPTLC and scanning densitometry // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. — 1989. — Vol. 129, N. 2. — P. 189–197.
16. Толстова Ю.Н. Основы многомерного шкалирования: учебное пособие. М.: КДУ, 2006. — 160 с.
17. Wood S.N. Low-Rank scale-invariant tensor product smooths for generalized additive mixed models // Biometrics. — 2006. — Vol. 62, N. 4. — P. 1025–1036.
18. Del Raye G., Jorgensen S.J., Krumhansl K., et al. Travelling light: white sharks (*Carcharodon carcharias*) rely on body lipid stores to power ocean-basin scale migration // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. — 2013. — Vol. 280, N. 1766. — Article ID. 20130836.
19. Campbell R., Dower J. Role of lipids in the maintenance of neutral buoyancy by zooplankton // Marine Ecology Progress Series. — 2003. — Vol. 263. — P. 93–99.
20. Sargent J.R., Gatten R.R., McIntosh R. Wax esters in the marine environment — their occurrence, formation, transformation and ultimate fates // Marine Chemistry. — 1977. — Vol. 5, N. 4–6. — P. 573–584.

THE ROLE OF STORAGE LIPIDS IN VERTICAL MIGRATIONS OF THE BEAKED REDFISH (*SEBASTES MENTELLA*) IN THE NORTH ATLANTIC

V. P. Voronin^{a, *}, A. Y. Rolskii^b, A. M. Orlov^{c, d}, S. A. Murzina¹

¹*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Petrozavodsk, Russian Federation*

^b*Polar Branch of the "Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)",
Murmansk, Russian Federation*

^c*Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

^d*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

**E-mail: voronen-viktor@mail.ru*

Presented by Academician of the RAS N.N. Nemova

The content of the main classes of storage lipids — triacylglycerols, cholesterol esters and waxes — in the muscles and liver of the beaked redfish (*Sebastes mentella*) and their changes in the depth gradient and in different areas of the North Atlantic were studied. Significant differences in the quantitative content of reserve lipids in beaked redfish's from different fishing horizons were established. The analyzed changes the lipids in tissues and organs of fishes with increasing depth indicate the use of triacylglycerols, cholesterol esters and waxes as energy sources, as well as for maintaining buoyancy of the organism during vertical migration. The results of the study can be used for further study of the migration biochemical mechanisms of the commercial sea bass species of the North Atlantic — the beaked redfish, as well as other aquatic organisms with similar swimming activity. Reliable differences in the quantitative content of reserve lipids in sea bass from different fishing horizons were established.

Keywords: lipids, beaked redfish, mesopelagic zone, ecological-biochemical adaptations, vertical migration, North Atlantic