

УДК 577.115:597.553.1/.554.5(261.1)

ЛИПИДНЫЙ ПРОФИЛЬ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ НЕКОТОРЫХ МЕЗОПЕЛАГИЧЕСКИХ ВИДОВ РЫБ СЕМЕЙСТВ STOMIIDAE И MYCTOPHIDAE С РАЗНЫХ ГЛУБИН МОРЯ ИРМИНГЕРА, СЕВЕРНАЯ АТЛАНТИКА

© 2023 г. В. П. Воронин^{1, *}, Д. В. Артеменков², А. М. Орлов^{3, 4, 5}, С. А. Мурзина¹

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

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

³Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

⁴Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

⁵Томский государственный университет – ТГУ, Томск, Россия

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

Поступила в редакцию 17.11.2022 г.

После доработки 30.12.2022 г.

Принята к публикации 10.01.2023 г.

Впервые исследован качественный и количественный липидный профиль (общие липиды, а также полярные и неполярные липиды) мышечной ткани шести видов мезопелагических рыб, являющихся представителями широко распространённых в Мировом океане двух глубоководных семейств – Stomiidae и Myctophidae. Для исследованных видов установлена видоспецифичность накопления липидов, указывающая на различия в механизмах компенсаторных реакций. Основной формой запаса липидов у изученных видов являются триацилглицерины. Однако у *Borostomias antarcticus* отмечено также накопление эфиров холестерина и восков – липидов, характерных для вертикальных мигрантов. Выявлены отличительные особенности миктофовых и стомиевых, связанные с накоплением холестерина и вариациями в содержании разных фосфолипидных фракций, что указывает на использование рыбами этих семейств различных механизмов регуляции и поддержания физиологического состояния (проницаемость, жидкостность) биологических мембран при изменении комплекса факторов среды (температуры, солёности, гидростатического давления, специфического фотопериода) с увеличением глубины обитания.

Ключевые слова: липиды, фосфолипиды, мезопелагические рыбы, Myctophidae, Stomiidae, Северная Атлантика.

DOI: 10.31857/S004287522305017X, **EDN:** UUCCRG

Мезопелагические рыбы, населяющие глубины 200–1000 м, обитают в условиях воздействия комплекса экстремальных абиотических и биотических факторов среды, таких как низкие температуры, высокое гидростатическое давление, специфический фотопериод, низкая обеспеченность пищей и другие. Большинство видов этих рыб совершают в ночное время вертикальные миграции в эпипелагическую зону, возвращаясь днём обратно на глубину, преодолевая сотни метров и подвергаясь сильному компрессионному воздействию и перепаду температур (Catul et al., 2011). При этом глубоководные организмы успешно адаптировались к подобным условиям обитания, в том числе за счёт существенного набора компенсаторных механизмов биохимических реакций, в которых особую роль выполняют липиды и их компоненты (Tocher et al., 2000; Arts, Kohler,

2009; Shillito et al., 2020). Липиды являются многофункциональными веществами, и их рассматривают как достаточно лабильные биохимические молекулы, принимающие участие во многих компенсаторных реакциях организма, которые направлены на поддержание гомеостаза метаболических процессов (Крепс, 1981; Сидоров, 1983; Tocher et al., 2000; Hochachka, Somero, 2002; Arts, Kohler, 2009; Немова и др., 2014; Murzina et al., 2020). Например, известно, что высокое содержание и вариации эфиров холестерина (ЭХС), триацилглицеринов (ТАГ) и восков формируют и поддерживают надлежащую плавучесть у вертикально мигрирующих видов животных (Neighbors, 1988; Phleger et al., 1999; Voronin et al., 2022). На текучесть мембранных фосфолипидов (ФЛ) сильное влияние оказывают температура и гидростатическое давление, с которыми коррелирует гомеовяз-

Сведения об исследованных видах мезопелагических рыб, отловленных в море Ирмингера, Северная Атлантика

Вид	Число рыб, экз.	Период (дата) сбора	Номер станции	Глубина обитания (отлова), м
<i>Stomias boa</i>	13	06–29.07.2018 г.	120, 83, 84, 94, 55	375, 400, 650, 700
<i>Malacosteus niger</i>	14	02–19.07.2018 г.	120, 83, 74, 84, 14, 67	375, 400, 650, 700
<i>Notoscopelus kroyeri</i>	17	21.06–02.07.2018 г.	43, 29, 52, 66, 41, 55	250, 325, 375, 400, 700
<i>Chauliodus sloani</i>	16	17.06–02.07.2018 г.	43, 66, 41, 14, 36, 38, 55	250, 375, 400, 700
<i>Borostomias antarcticus</i>	17	23.06–12.07.2018 г.	83, 70, 74, 84, 94, 38	400, 650, 700
<i>Symbolophorus veranyi</i>	10	10.07.2018 г.	120	375

кость билипидного слоя (Macdonald, 2021; Winnikoff et al., 2021). При этом стратегии адаптации организма к условиям обитания носят видоспецифичный характер и формируют множество метаболических путей, зависящих от таких факторов, как прямой или опосредованный (непрямой, с метаморфозами) жизненный цикл, пищевой рацион, положение в трофической цепи, осуществление суточных вертикальных миграций и другие.

Изучение липидного профиля мезопелагических видов рыб, как одних из наиболее разнообразных и распространённых морских организмов Мирового океана, представляет огромный интерес как для фундаментальной науки, так и для биотехнологии, если рассматривать эти виды в качестве потенциальных источников биологически активных веществ (Catul et al., 2011; Irigoien et al., 2014; Eduardo et al., 2020). По последним оценкам, общая биомасса всех видов рыб мезопелагической зоны составляет от 2.0 до 19.5 Гт, что приравнивается к 100-кратному годовому вылову всех существующих промыслов в мире (Hidalgo, Browman, 2019). Ранее мы исследовали полный липидный спектр (липидом) различающихся между собой по жизненным циклам, трофическим отношениям, глубине обитания и наличием (или отсутствием) суточных миграций пяти видов мезопелагических рыб пяти семейств, представители которых широко распространены в море Ирмингера (Северная Атлантика) (Voronin et al., 2021, 2022; Murzina et al., 2022). В настоящей работе объектами исследования являлись представители двух из самых распространённых в мезопелагической зоне семейств рыб: миктофовых (Myctophidae), составляющих не менее 20% численности океанической ихтиофауны, и стомиевых (Stomiidae) — одних из главных хищников мезопелагической зоны Мирового океана (Biogeography ..., 1982; Eduardo et al., 2020).

Цель работы — изучить липидный профиль мышечной ткани представителей миктофовых (*Notoscopelus kroyeri* и *Symbolophorus veranyi*) и стомиевых (*Chauliodus sloani*, *Stomias boa*, *Malacosteus niger* и *Borostomias antarcticus*) рыб, обитающих в Северной Атлантике в диапазоне глубин соответ-

ственно 0–3071, 0–2308, 200–4700, 0–3527, 890–1450 и 0–3527 м (Porteiro et al., 2017; Orlov, Tokranov, 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор образцов мышечной ткани мезопелагических рыб осуществляли в рамках научно-исследовательских работ в море Ирмингера (Северная Атлантика, 59°60'–64°60' с.ш., 26°20'–41°50' з.д.) в летний период (июнь–июль) на борту научно-исследовательского судна “Атлантида” (Панов и др., 2019; Пронина и др., 2021). Отлов рыб проводили тралением на глубинах 250, 325, 375, 400, 650 и 700 м в районе регулирования Комиссии по рыболовству в северо-восточной части Атлантического океана, рыболовной зоне Гренландии и исключительной экономической зоне Исландии (таблица). Использовали разноглубинный трал 78.7/416 м (проект 2492-02), канатная и сетная части которого выполнены из современных облегчённых материалов, размер ячеи в крыльях 68 мм, в кутце — 16 мм. Контроль за работой трала осуществляли с применением гидроакустического прибора контроля трала WESMAR-TCS785 (“Western Marine Electronic”, США). Траловые работы проводили, используя методы, изложенные в Руководстве по выполнению международной глубоководной пелагической экосистемной съёмки (ICES, 2015). Видовую идентификацию рыб из уловов осуществляли на судне с использованием различных определителей (Кукуев и др., 1980; Долгов, 2011; Photo guide ..., 2019; Sutton et al., 2020).

В местах тралений выполняли гидрофизические наблюдения за температурой воды, её солёностью и гидростатическим давлением с использованием океанологического комплекса Sea Bird Electronics (“Sea-Bird Electronics”, США), включающим CTD-профилограф SBE-19plus V2 SEACATplus PROFILER SN 6376 с терминалом управления SBE-33.

Экстракцию общих липидов (ОЛ) из мышечной ткани проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957) смесью хлороформ–метанол (2 : 1 по объёму).

Дальнейшее разделение ОЛ осуществляли с применением хроматографических методов: высокоэффективной тонкослойной хроматографии — для разделения липидов нейтральных (неполярных) классов и высокоэффективной жидкостной хроматографии — для разделения полярных липидов (фосфолипидов). Качественную идентификацию липидов отдельных классов (неполярных и полярных) осуществляли по стандартам соответствующих компонентов (“Sigma-Aldrich”, США) с учётом соответствия значений коэффициента подвижности.

Качественное и количественное определение нейтральных моноацилглицеринов, диацилглицеринов, ТАГ, холестерина (ХС), ЭХС, свободных жирных кислот, а также общих ФЛ, остававшихся на старте, проводили с использованием комплекса оборудования САМАГ (Швейцария). Фракционирование ОЛ проводили на ультрачистых хроматографических пластинках на стеклянной основе — HPTLC Silicagel 60 F₂₅₄ Premium Purity (“Merck”, Германия). Микроколичество пробы (2 мкл) наносили полуавтоматическим аппликатором Linomat 5 (“САМАГ”, Швейцария), а разделение ОЛ на липиды разных классов проводили с использованием автоматической хроматографической камеры для элюирования ADC2 (“САМАГ”, Швейцария) в системе растворителей гексан—диэтиловый эфир—уксусная кислота (32.0 : 8.0 : 0.8 по объёму) (Olsen, Henderson, 1989). Окраску липидных пятен осуществляли в герметичном дериватизаторе (“САМАГ”, Швейцария) путём распыления через форсунку 2 мл раствора медного купороса (CuSO₄), подкислённого ортофосфорной кислотой (H₃PO₄), с последующим проявлением окрашенных пятен путём нагревания пластины до 160°C в течение 15 мин. Качественное и количественное определение липидных компонентов проводили в камере денситометра TLC Scanner 4 (“САМАГ”, Швейцария) в режиме адсорбции при длине волны 360 нм (Hellwig, 2005).

Качественное и количественное определение индивидуальных фосфолипидных фракций — фосфатидилхолина (ФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), фосфатидилсерина (ФС), фосфатидинозитола (ФИ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), сфингомиелина (СФМ) — осуществляли с использованием жидкостного хроматографа Стайер (“Аквилон”, Россия). Фракционирование общих ФЛ проводили на колонке размером 250 × 4 мм, наполненной сорбентом Нуклеосил 100-7 (“Элсико”, Россия), и с использованием в качестве подвижной фазы смеси ацетонитрил—метанол—гексан—85%-ная фосфорная кислота (918.0 : 30.0 : 30.0 : 17.5 по объёму) при скорости потока 1 мл/мин. Детектирование анализируемых ФЛ отдельных классов осуществляли на спектрофотометре методом поглощения света в ультрафиолетовой области спек-

тра при длине волны 206 нм (Arduini et al., 1996). Для определения изменения качественного и количественного фосфолипидного состава мембраны клеток мышечной ткани рыб в зависимости от глубины их вылова было рассчитано отношение основных холиновых ФЛ (хФЛ) к аминок-ФЛ (аФЛ) по формуле: $хФЛ/аФЛ = (ФХ + СФМ)/(ФЭА + ФС)$.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием языка программирования R (версия 3.6.1.) в среде разработки RStudio (<https://www.posit.co>) с использованием дополнительных пакетов: readxl (версия 1.3.1), tidyverse (версия 1.3.0), cowplot (версия 1.1.1), vegan (версия 2.5–7). Для каждого исследованного вида была рассчитана описательная статистика (среднее арифметическое и его ошибка) с группированием значений по глубинам вылова. Достоверность различий уровней липидных и фосфолипидных компонентов оценивали с использованием непараметрического теста Краскела—Уолиса, а между отдельными компонентами — теста ранговых сумм Вилкоксона—Манна—Уитни. Корреляционный анализ (*r*) проводили по Спирмену, а оценку значения корреляции осуществляли по шкале Чеддока (Кабачков, 2016). Ординацию видов в многомерном пространстве проводили с использованием алгоритма неметрического многомерного шкалирования для исследованных признаков. Для определения наилучшей метрики расстояний в многомерном пространстве признаков использовали коэффициент корреляции Спирмена между матрицами дистанций. Оценку меры расхождений между исходной и моделируемой матрицами расстояний осуществляли при помощи показателя “стресс” (Шитиков, Мاستицкий, 2017). Статистический анализ сходства между исследованными видами осуществляли с использованием алгоритма ANOSIM (R), а анализ процентного сходства — с использованием статистического анализа SIMPER. Оценку влияния комплекса внешних абиотических факторов среды (температура и солёность) на липидный профиль отловленных на отдельных глубинах особей исследуемых видов проводили с применением канонического анализа соответствий (Шитиков, Мастицкий, 2017). Выявление наилучшей метрики расстояний осуществляли также по коэффициенту Спирмена.

Отлов рыб в море Ирмингера проводили в рамках Соглашения о сотрудничестве между Федеральным агентством по рыболовству (Росрыболовство) и Российской академией наук (РАН), а также Программы совместных научных исследований Росрыболовства и РАН. Биохимические исследования выполняли на базе лаборатории экологической биохимии и с использованием оборудования Центра коллективного пользования КарНЦ РАН.

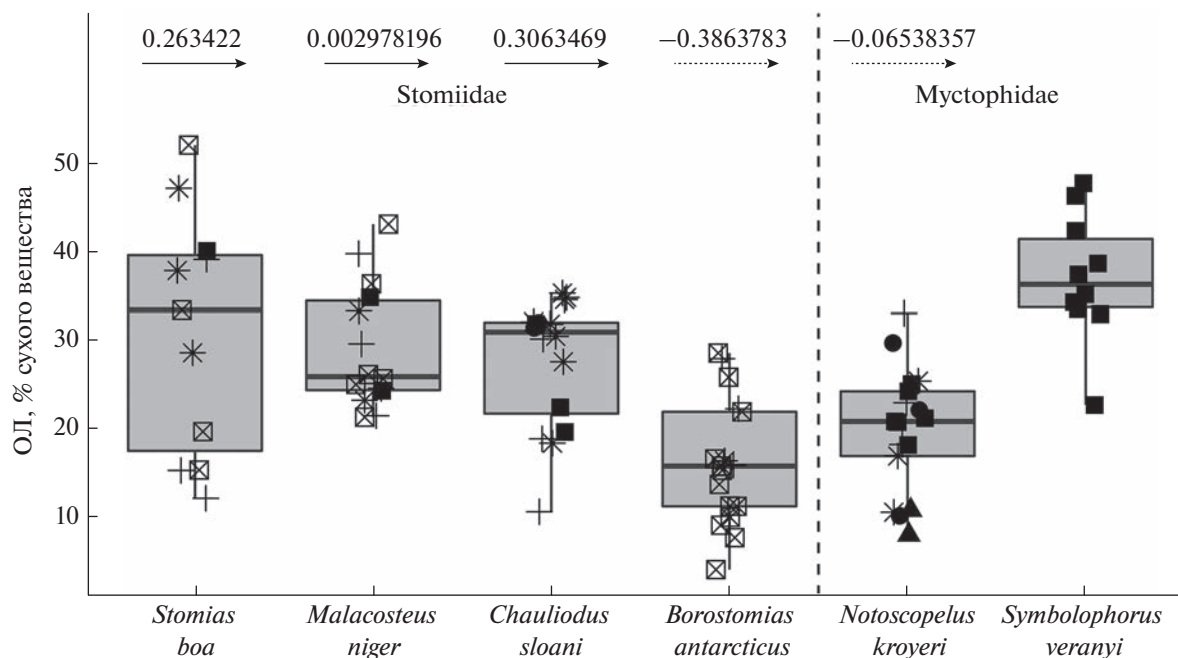


Рис. 1. Содержание общих липидов (ОЛ) в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Myxophoridae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика). Каждый бокс описывает медиану (горизонтальная линия внутри бокса), 1-й и 3-й квартили (нижняя и верхняя границы); усы – минимум и максимум. Корреляция (r) содержания ОЛ с глубиной показана стрелками (сплошная линия – положительная корреляция, пунктирная линия – отрицательная), над которыми приведены значения r . Глубина отлова рыб, м: (●) – 250, (▲) – 325, (■) – 375, (+) – 400, (□) – 650, (*) – 700.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди исследованных видов мезопелагических рыб для *S. veranyi* было характерно наибольшее содержание ОЛ в мышечной ткани (37.13% сухого вещества), при этом у *N. kroyeri* – второго исследованного вида семейства миктофовых – сравнительное содержание ОЛ было ниже: 19.9% (рис. 1). Три вида семейства стомиевых (*S. boa*, *M. niger* и *C. sloani*) по содержанию ОЛ в мышцах (соответственно 30.99, 29.21 и 27.63%) между собой не различались, однако у *B. antarcticus* выявлено значимо низкое содержание ОЛ – 16.10%. Корреляционный анализ не выявил значимой зависимости содержания ОЛ от глубины обитания, однако для двух видов – *C. sloani* и *B. antarcticus* – установлены соответственно умеренная прямая ($r = 0.31$) и обратная ($r = -0.39$) корреляционные зависимости (по шкале Чеддока). У *C. sloani* содержание ОЛ в мышцах увеличивалось на больших глубинах (700 м), тогда как у *B. antarcticus*, наоборот, снижалось.

Статистический анализ ANOSIM по количественному содержанию липидов разных классов в мышечной ткани исследованных видов установил достоверные различия с перекрытием между видами ($R = 0.4637$). Применяя многомерное неметрическое шкалирование, установили, что для *B. antarcticus* характерно высокое накопление вос-

ков (3.90% сухого вещества), тогда как *S. veranyi* отличался доминированием моноацилглицеринов (3.70%) по сравнению с другими видами (0.16–0.65%) (рис. 2). Анализ SIMPER по воскам и моноацилглицеринам между этими двумя видами рыб также показал небольшое сходство (соответственно 19 и 28%). Для четырех других видов (*N. kroyeri*, *C. sloani*, *S. boa* и *M. niger*) было характерно перекрытие значений содержания исследованных липидов в многомерном пространстве признаков. Наибольшее сходство этих видов выявлено в содержании ТАГ и ЭХС в мышечной ткани (соответственно 49–61 и 31–42% сходства), тогда как различия между видами в основном заключались в количественном содержании моноацилглицеринов, диацилглицеринов и общих ФЛ. Стоит отметить, что исследованные виды семейства миктофовых (*N. kroyeri* и *S. veranyi*) имели максимальное сходство (79%) по уровню ХС (соответственно 2.28 и 6.77% сухого вещества) в мышечной ткани, тогда как виды семейства стомиевых имели аналогичный уровень сходства по содержанию ТАГ (*B. antarcticus* – 4.03, *C. sloani* – 11.70, *M. niger* – 13.37, *S. boa* – 9.66% сухого вещества).

Для *B. antarcticus* выявлена отрицательная корреляция ($r = -0.58$) содержания ТАГ с увеличением глубины обитания с 400 до 700 м. *S. boa* ориентирован по вектору свободных жирных кислот, что подтверждается заметной корреляцией ($r = 0.51$)

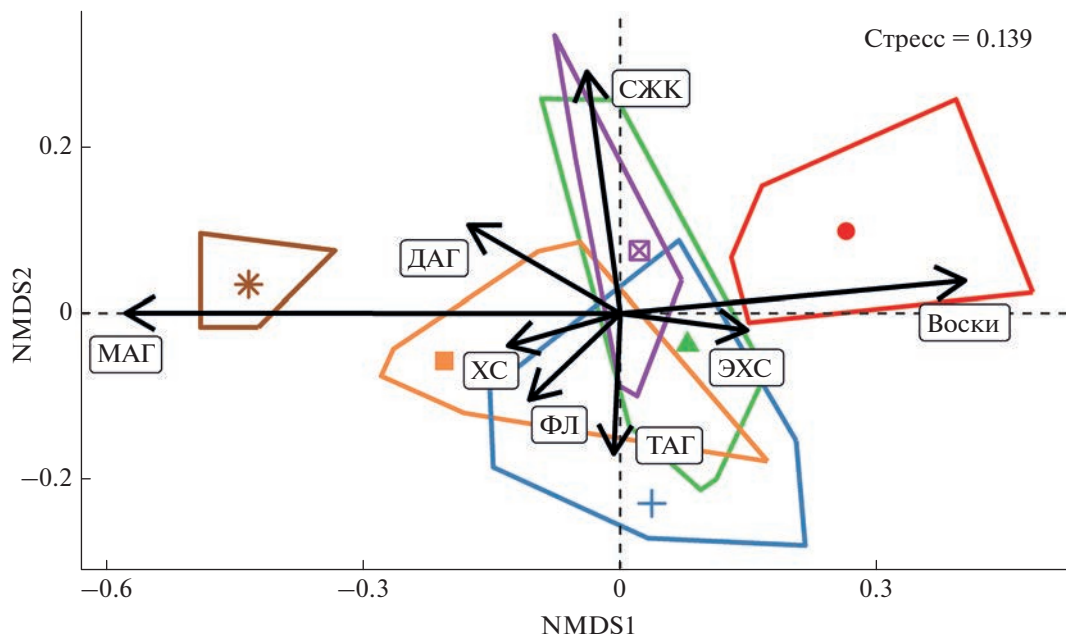


Рис. 2. Ординация неметрического многомерного шкалирования (NMDS) липидов отдельных классов в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Myctophidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика): МАГ – моноацилглицерины, ДАГ – диацилглицерины, ТАГ – триацилглицерины, ХС – холестерин, ЭХС – эфиры холестерина, ФЛ – общие фосфолипиды, СЖК – свободные жирные кислоты; виды рыб: Stomiidae: (●) – *Borostomias antarcticus*, (▲) – *Chauliodus sloani*, (■) – *Malacosteus niger*, (⊠) – *Stomias boa*; Myctophidae: (+) – *Notoscopelus kroyeri*, (*) – *Symbolophorus veranyi*.

содержания данной липидной фракции с глубиной. Для другого вида стомиевых, *M. niger*, наоборот, количество свободных жирных кислот было обратно скоррелировано ($r = -0.52$) с глубиной обитания, однако содержание восков с увеличением глубины возрастало ($r = 0.66$). Согласно результатам канонического анализа соответствий установлено, что у *B. antarcticus*, действительно, снижался уровень ТАГ (с 6.70 до 4.31% сухого вещества), а также восков (с 5.32 до 3.08%) и ЭХС (с 5.16 до 4.15%) при увеличении глубины обитания (от 400 до 700 м), что сопровождалось изменением температуры и солёности воды (соответственно от 4.7 до 5.0°C и от 34.90 до 34.94‰) (рис. 3). Схожий тренд наблюдался и у *M. niger*, тогда как для двух других видов семейства стомиевых (*S. boa* и *C. sloani*) установлена высокая дисперсия показателей содержания исследованных липидов на разных глубинах. Показано, что у видов семейства стомиевых температура и солёность воды оказывают большее влияние на изменение содержания свободных жирных кислот в мышцах, тогда как у представителя семейства миктофовых (*N. kroyeri*) отмечено влияние этих абиотических факторов на фракцию ТАГ.

Статистический анализ ANOSIM по количественному содержанию ФЛ разных фракций в мышечной ткани также установил достоверные различия с перекрытием между видами ($R =$

$= 0.4044$). Согласно многомерному анализу данных установлено, что вид *S. veranyi* обособленно отличается от других исследованных видов в пространстве многомерных признаков, в то время как остальные пять видов перекрываются относительно друг друга (рис. 4). Для *S. veranyi* было характерно высокое содержание ФХ (4.67% сухого вещества) и низкое содержание ФЭА (0.06% сухого вещества), тогда как у других исследованных видов содержание этих ФЛ варьировало в пределах соответственно 0.85–2.03 и 0.17–0.43% сухого вещества. В совокупности с ФХ стоит отметить и сравнительно высокое содержание ЛФХ (0.55% сухого вещества) у *S. veranyi* по сравнению с другими видами, у которых этот показатель находился в диапазоне 0.02–0.32% сухого вещества. Анализ SIMPER показал, что *S. veranyi* достоверно отличался по содержанию ФИ в мышцах (0.0006% сухого вещества). Сходство всех исследованных видов по фосфолипидному составу не превышало 40%, причём наибольший процент сходства приходился на ФХ.

При изменении глубины обитания отмечена более высокая межвидовая гетерогенность содержания полярных ФЛ по сравнению с неполярными липидами. Так, у *C. sloani* содержание ФИ заметно ($r = 0.58$), а ФХ и ФС умеренно ($r =$ соответственно 0.49 и 0.46) коррелировало с увеличением глубины. При этом отмечен рост содержания ФС

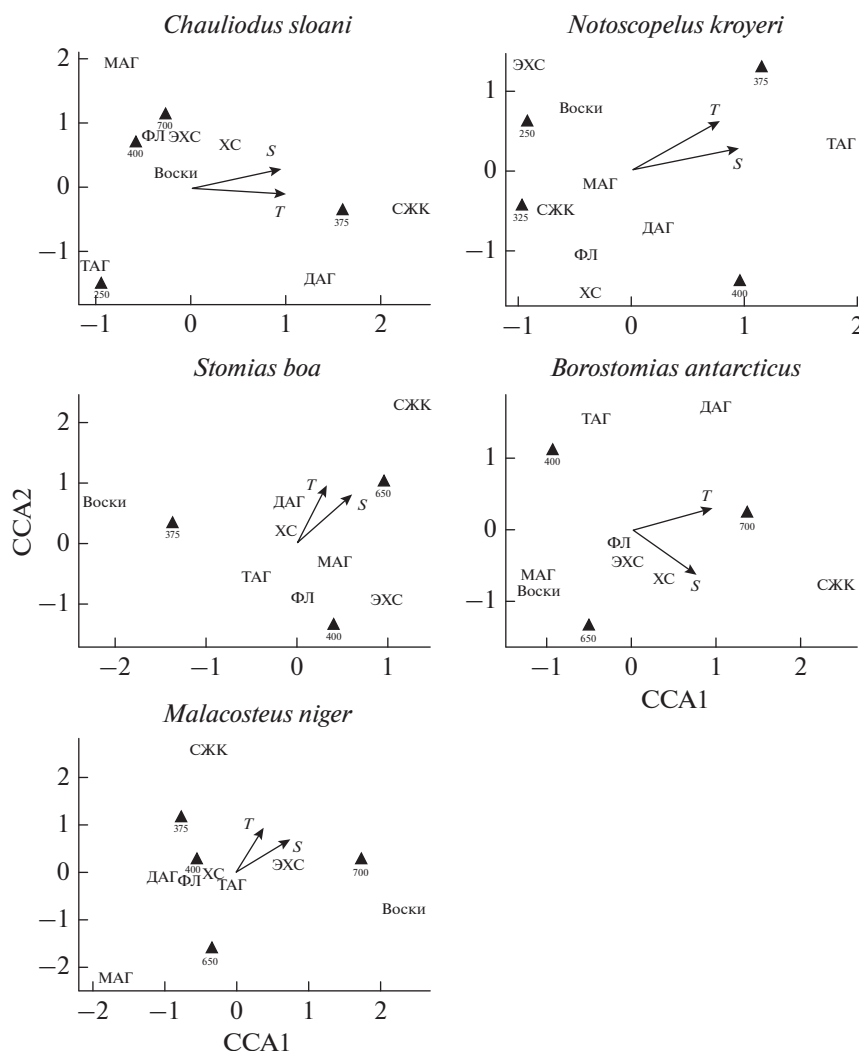


Рис. 3. Ординация канонического анализа соответствий (ССА) влияния температуры (T) и солёности (S) на содержание липидов отдельных классов в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Myctophidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика): (▲) — глубина отлова рыб, значения глубины (м) приведены под треугольниками; ост. обозначения см. на рис. 2.

на глубине 375 м (до 0.009% сухого вещества), на которой было зафиксировано увеличение температуры и солёности воды (соответственно до 6.05°C и 34.98‰) (рис. 5). Для другого вида семейства стомиевых — *S. boa* — установлена, наоборот, обратная корреляция ($r = -0.61$) ФС с глубиной, а также увеличение содержания этого ФЛ на глубине 400 м (до 0.009% сухого вещества), где температура и солёность воды снизились соответственно до 4.67°C и 34.90‰.

У *B. antarcticus*, *S. boa* и *M. niger* с увеличением глубины снижалось количество хФЛ и увеличивалось содержание аФЛ в основном за счёт ФХ и ФЭА, отношение хФЛ/аФЛ у этих видов составляло соответственно 4.30–5.53, 4.34–7.54 и 4.28–7.89. При этом у *C. sloani* и *N. kroyeri* уровень содержания ФХ и ФЭА сохранялся во всём диапазоне

глубин, однако значения отношения хФЛ/аФЛ варьировали в пределах соответственно 3.58–3.98 и 3.13–3.24. Также у этих видов выявлено повышение содержания ФС с увеличением глубины. У описанных выше группировок видов рыб выявлены схожие изменения количества ЛФХ в мышечной ткани — уменьшение содержания у *B. antarcticus*, *S. boa* и *M. niger* (соответственно 0.08–0.22, 0.06–0.13 и 0.008–0.03% сухого вещества) с увеличением глубины и поддержание концентрации в диапазоне глубин у *C. sloani* и *N. kroyeri* в пределах соответственно 0.01–0.02 и 0.01–0.11% сухого вещества.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мезопелагические рыбы являются одними из самых многочисленных и широко распростра-

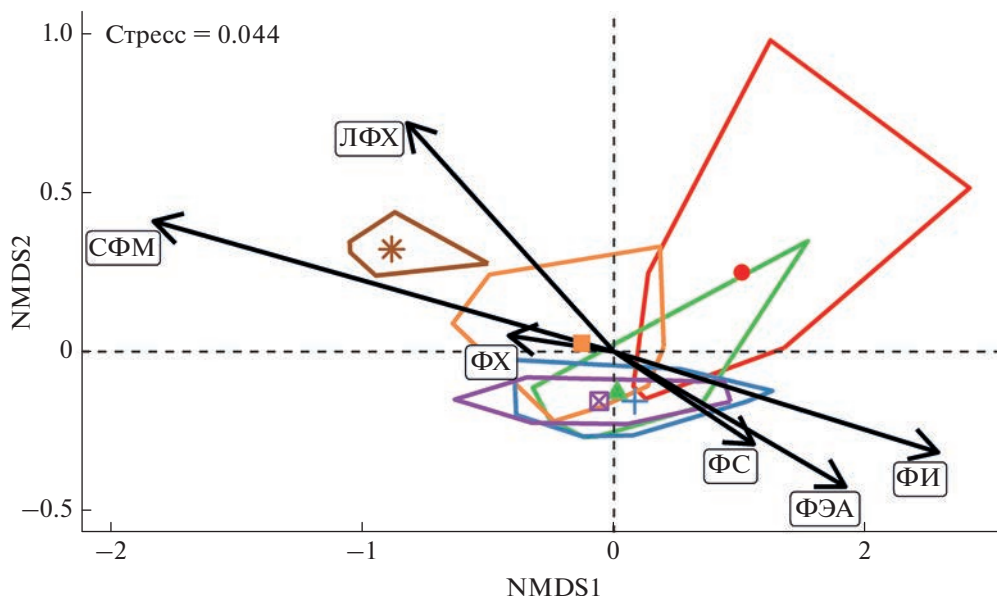


Рис. 4. Ординация неметрического многомерного шкалирования (NMS) индивидуальных молекулярных видов фосфолипидов в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Myxophidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика): ФХ – фосфатидилхолин, ФЭА – фосфатидилэтаноламин, ФИ – фосфатидилинозитол, ФС – фосфатидилсерин, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СФМ – сфингомиелин; ост. обозначения см. на рис. 2.

нённых в Мировом океане гидробионтов, обитающих в диапазоне глубин 200–1000 м, однако их биология, экология, трофика и адаптационные механизмы (в том числе биохимические) слабо изучены (Catul et al., 2011). Представители семейств миктофовых и стомиевых составляют значимую долю океанической ихтиофауны (Biogeography ..., 1982; Olivar et al., 2017; Eduardo et al., 2020). Большинство из них в поисках пищи совершают в ночное время вертикальные миграции в эпипелагиаль (Kenaley, 2008; Olivar et al., 2012; Duhamel et al., 2014). Липиды, как наиболее лабильные молекулы, являются основными структурными и энергетическими компонентами организма, которые депонируются в мышечной ткани и участвуют в адаптационных процессах путём формирования компенсаторных реакций на воздействие внешних факторов среды, а также в круговороте органического углерода посредством переноса вещества и энергии между вертикальными водными слоями по трофической цепи (Ashjian et al., 2003; Petursdottir et al., 2008). Установленное нами высокое содержание ОЛ в мышечной ткани у *S. veranyi* является характерной особенностью рыб семейства миктофовых (Lea et al., 2002). Для данного вида характерно более активное питание рыбными объектами по сравнению с видами рода *Notoscapelus* (Podrazhanskaya, 1993), что может объяснять различия в накоплении ОЛ в мышцах у двух исследованных представителей миктофовых. Выявленные отличия исследованных семейств и видов в содержании ОЛ носят ви-

доспецифичный характер и обусловлены различиями в жизненных циклах, способностью к осуществлению вертикальных миграций, а также компенсаторными механизмами ответа на совокупное воздействие комплекса факторов среды (гидростатическое давление, температуру, солёность, трофику и другие) (Phleger et al., 1999; Nochachka, Somero, 2002; Tocher, 2003; Перевозчиков, 2008; Petursdottir et al., 2008; Connan et al., 2010; Özdemir et al., 2019). Так, для *C. sloani*, *S. boa* и *B. antarcticus* описаны онтогенетические вариации при осуществлении вертикальных миграций (вертикальные полумигранты) – взрослые особи активнее мигрируют в водной толще в течение суток (Roe, Badcock, 1984; Klimpel et al., 2006; Eduardo et al., 2020). Биология *M. niger* значительно отличается от других исследованных представителей семейства стомиевых. Согласно данным литературы (Stegeman et al., 2001; Sutton, 2005), вид не осуществляет суточные вертикальные миграции, а также, несмотря на наличие крупных челюстных зубов, питается в основном мелкими ракообразными. Оба исследованных представителя семейства миктофовых также являются вертикальными мигрантами, однако различаются пищевой специализацией: *N. kroyeri* предпочитает ракообразных, тогда как у *S. veranyi* кроме ракообразных рода *Themisto* (Hyperiididae) в пище отмечены и мелкие рыбы (Podrazhanskaya, 1993; Munsch et al., 2022).

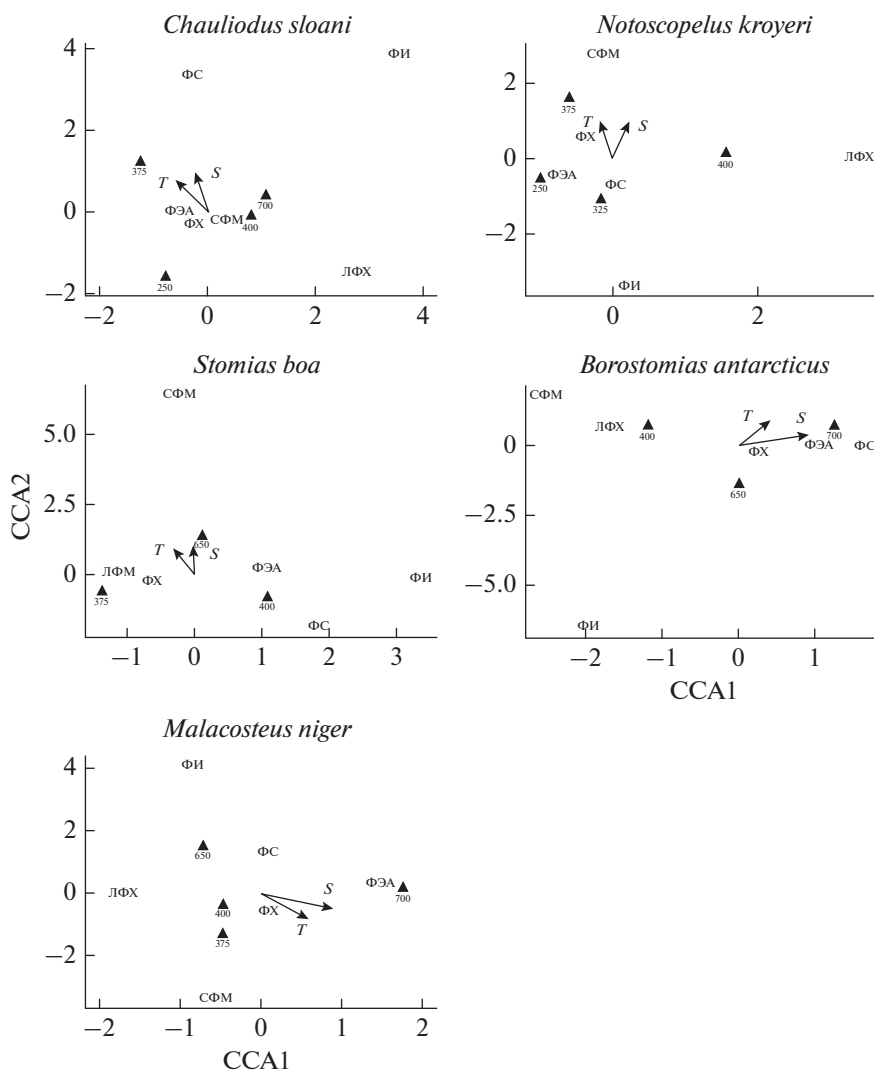


Рис. 5. Ординация канонического анализа соответствий (CCA) влияния температуры (T) и солёности (S) на содержание индивидуальных молекулярных видов фосфолипидов в мышечной ткани мезопелагических видов рыб семейств Stomiidae и Mусторhidae, обитающих в градиенте глубин моря Ирмингера (Северная Атлантика). Обозначения см. на рис. 3 и 4.

Целевой фракционный анализ ОЛ выявил, что *B. antarcticus* накапливает в мышечной ткани высокое количество восков (сравнительно с другими исследованными видами). Известно, что концентрация восков в мышцах костистых рыб коррелирует с глубиной обитания и связана с суточными вертикальными миграциями (Nevenzel, 1970). Вероятно, *B. antarcticus* использует компенсаторные механизмы с участием данного липида, а также с ЭХС, которые связаны с изменением жидкостности биологической мембраны клеток, а также с обеспечением сигнальной и регуляторной функций при изменении абиотических факторов среды в зависимости от глубины (Neighbors, 1988; Phleger et al., 1999). Кроме того, известны механизмы расщепления восков до “быстрореагирующих” ТАГ — основной расходуемой липидной

фракции у рыб (Гершанович и др., 1991; Salvanes, Kristofersen, 2001). Для остальных видов было отмечено превалирование запасных ТАГ в мышцах. Для хищных рыб основной и наиболее выгодной формой запасания энергии служат молекулы ТАГ ввиду их быстрой мобилизации из адипоцитов, а также выделения высокого количества энергии (в 2.5 раза больше, чем при окислении углеводов) (Лапин, Шатуновский, 1981; Sweetman et al., 2014). Миктофовых рыб иногда разделяют на две группы в зависимости от доминирования тех или иных энергетических липидов в мышцах: рыбы с высоким содержанием ТАГ и рыбы, богатые ЭХС и восками (Baby et al., 2014). В настоящей работе было установлено доминирование ТАГ у исследованных рыб семейства миктофовых, однако в нашем предыдущем исследовании (Voronin et al.,

2022) у вида *Lampanyctus macdonaldi* было выявлено превалирование ЭХС и восков в мышцах, что, вероятнее всего, связано с различиями в объектах питания у исследованных видов рыб. Более того, различающиеся уровни моноацилглицеринов и диацилглицеринов — продуктов полного или частичного гидролиза ТАГ — могут указывать на разную интенсивность процессов катаболизма и анаболизма в организме (Goutx et al., 2003). Моноацил- и диацилглицерины являются многофункциональными молекулами и участвуют во множестве физиологических процессов и ответных клеточных реакций организма в качестве вторичных мессенджеров. По содержанию моноацил- и диацилглицеринов и их вариациям в тканях рыб также обсуждают направленность и скорость реакций липидного обмена у разных видов рыб (Кольман, Рем, 2009; Sandel et al., 2010).

Исследованные виды миктофовых и стомиевых различались по содержанию ХС, который является одним из важнейших липидных компонентов биомембран. Его присутствие регулирует морфологическую стабильность, а также проницаемость мембраны для растворённых веществ (Кольман, Рем, 2009). Выявленная дифференциация видов рыб может указывать на эволюционно-детерминированные механизмы компенсаторной реакции и защиты рыб на воздействие абиотических факторов среды, в частности на проявление адекватного адаптивного ответа, регулирующего морфологическое состояние биологических мембран при изменении гидростатического давления.

Установленные корреляционные зависимости изменения содержания идентифицированных липидов в мышечной ткани у рыб в градиенте глубин указывают на направленность приспособительных реакций к изменяющимся условиям обитания организма. Так, у *B. antarcticus* отмечено снижение концентрации ТАГ с увеличением глубины, что может свидетельствовать об увеличении расхода энергии (например, на повышенную двигательную активность), а также указывать на скудность кормовой базы на больших глубинах (Scott et al., 2002; Voronin et al., 2021). У немигрирующего *M. niger* отмечены вариации содержания свободных жирных кислот и накопление восков в мышцах, что более характерно для вертикально мигрирующих видов (Neighbors, 1988; Phleger et al., 1999). Основываясь на полученных данных, можно предположить наличие суточных вертикальных миграций у этого вида в полном или ограниченном диапазоне глубин, однако сведений, основанных на результатах исследований с использованием замыкающихся орудий лова, по данному виду крайне мало (Stegeman et al., 2001; Sutton, 2005). Вариации содержания свободных жирных кислот в мышцах в диапазоне глубин отмечены также и у *S. boa*, однако для липидов дру-

гих классов, как и у *C. sloani*, отмечена высокая дисперсия значений на разных глубинах. Такая относительная гомогенность содержания липидов в градиенте глубин может быть связана с онтогенетическими изменениями этих видов в пространственном распределении и вариациями при осуществлении ими вертикальных миграций (Klimpel et al., 2006; Eduardo et al., 2020). Установлены различия липидного состава исследованных видов рыб, обитающих на разных глубинах при различном сочетании значений таких факторов среды, как температура и солёность. Показано, что увеличение их значений в пределах толерантности вида сопровождается депонированием липидов в форме ТАГ у миктофовых рыб, а у стомиевых приводит к снижению количества свободных жирных кислот в мышцах.

Установленный низкий процент сходства (не превышающий 40%) по составу ФЛ между исследованными видами свидетельствует о видоспецифичности компенсаторных реакций с участием ФЛ, направленных на поддержание целостности клеточных мембран при воздействии абиотических факторов среды, таких как давление, температура и солёность. В норме качественное и количественное содержание ФЛ в тканях животных характеризуется относительным постоянством, а изменение содержания ФЛ отдельных классов является следствием изменения условий среды (Hochachka, Somero, 2002; Костецкий и др., 2013). Кроме того, для плазматической мембраны характерна качественная асимметрия содержания ФЛ разных классов на наружном и внутреннем слоях, на которых соответственно ФХ и ФЭА являются доминирующими фосфолипидами (Daleke, 2003; Болдырев и др., 2006). Однако у *S. veranyi* отмечено значимое превалирование ФХ с крайне низким содержанием ФЭА в мышцах, что является характерным признаком холодноводных рыб (Веланский, Костецкий, 2008). Следует подчеркнуть, что молекулы ФХ могут также использоваться в качестве источников энергии при соответствующих потребностях организма (Немова и др., 2014). В этом случае одним из продуктов гидролиза ФХ является ЛФХ, содержание которого у *S. veranyi* было также выше по сравнению с другими исследованными видами. Известно, что накопление ЛФХ увеличивает проницаемость клеточной мембраны для ионов, что может указывать на отличительную особенность данного вида в стратегии реорганизации физико-химического состояния биомембраны под воздействием факторов среды (Осадчая и др., 2004; Бердичевец и др., 2010). Вероятно, именно данный механизм реализуется у исследованных рыб этого вида, что косвенно подтверждается значимо малым (по сравнению с другими видами) содержанием ФИ — предшественника фосфоинозитов, которые увеличивают количество внутриклеточного Ca^{2+} , необхо-

димого для обеспечения надлежащей двигательной активности в условиях высокого гидростатического давления (Кольман, Рем, 2009; Sandel et al., 2010).

Видоспецифичность качественного и количественного состава ФЛ отдельных классов у рыб на некоторых глубинах определяется выбором адаптационной стратегии вида к глубоководным условиям обитания для поддержания целостности биомембраны (Hochachka, Somero, 2002; Болдырев и др., 2006; Macdonald, 2021). Так, у двух видов, относительно схожих по накоплению нейтральных липидов, — *C. sloani* и *S. boa* — отмечены различия в структурной перестройке клеточной мембраны с возрастанием глубины. Повышение содержания ФХ и ФИ у *C. sloani* позволяет увеличивать проницаемость мембраны для дополнительного поступления ионов Ca^{2+} в клетку (Кольман, Рем, 2009). В то же время у этих двух видов содержание ФС с увеличением глубины изменялось разнонаправленно. Известно, что минорный ФС может опосредованно (путём регуляции активности мембраносвязанных ферментов) участвовать в процессах формирования системных единиц мышечного волокна (миотрубок) при слиянии миообластов, что особенно актуально для видов рыб с хищническим образом жизни (Verma et al., 2017). Стоит отметить, что температура и солёность воды оказывали существенное влияние на концентрацию ФС в скелетных мышцах *C. sloani* и *S. boa*, что указывает на участие ФЛ данного класса в процессах реорганизации мембраны посредством ионной проницаемости, а также её возбудимости и передачи трансмембранных сигналов (Макарова, Головкин, 2001).

В пространственной ориентации плазматических мембран наблюдается топологическая асимметрия ФЛ: на наружном монослое преобладают ФХ и СФМ (хФЛ), а на внутреннем — ФЭА и ФС (аФЛ) (Каган и др., 1984). Использование отношения хФЛ/аФЛ позволило выделить две обособленные группы исследованных видов, различающиеся по изменению количественного содержания индивидуальных ФЛ в скелетных мышцах. Так, для *B. antarcticus*, *S. boa* и *M. niger* было отмечено снижение ФХ и увеличение содержания ФЭА с увеличением глубины, что приводит к реорганизации физико-химического состояния мембраны и изменению соотношения зарядов на наружном и внутреннем монослоях мембраны (Сидоров, 1983). При этом в качестве компенсаторного ответа у этих видов отмечено уменьшение концентрации ЛФХ, что приводит к снижению проницаемости мембраны для ионов (Бердичевец и др., 2010). Вторая группа исследованных видов рыб — *C. sloani* и *N. kroyeri* — характеризовалась сохранением отношения хФЛ/аФЛ, а также концентрации ЛФХ, с вариациями на отдельных глубинах. Вероятно, таким способом у этих видов происходит поддержание внутри клетки гомеостаза мик-

росреды, необходимого для нормального функционирования мембраносвязанных ферментных систем (Болдырев и др., 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование липидного профиля шести видов рыб, относящихся к двум самым распространённым в мезопелагиали Мирового океана семействам миктофовых и стомиевых, позволило выявить видоспецифические качественные и количественные отличия накопления запасных и структурных липидов в скелетных мышцах, указывающие на ряд особенностей в выборе механизмов компенсаторной реакции организма при обитании в экстремальных условиях среды. Основной формой запасаения энергии у исследованных видов является ТАГ, при этом у *B. antarcticus* выявлено также накопление ЭХС и восков — характерных для вертикально мигрирующих видов рыб липидных классов. Отмеченные различия между видами семейств миктофовых и стомиевых по содержанию ХС в мышцах связаны с разными механизмами регуляции морфологической стабильности мембраны, а также указывают на эволюционно-детерминированный характер компенсаторной реакции. Динамика изменения количества нейтральных липидов характерна для вертикально мигрирующих видов рыб, однако у *C. sloani* и *S. boa* была отмечена относительная гомогенность липидного профиля на отдельных глубинах, связанная с онтогенетическими особенностями пространственного распределения. Изменение содержания исследованных ФЛ у изученных видов различно в зависимости от способа регуляции проницаемости и микровязкости мембраны при изменении факторов среды (температуры, солёности, гидростатического давления и других) в зависимости от глубины.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта Президента РФ для молодых докторов наук МД-5761.2021.1.4 и частично в рамках государственного задания КарНЦ РАН FMEN-2022-0006 (№ государственной регистрации 122032100052-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бердичевец И.Н., Тяжелова Т.В., Шимишлавили Х.Р., Рогаев Е.И. 2010. Лизофосфатидная кислота — липидный медиатор с множеством биологических функций. Пути биосинтеза и механизм действия // Биохимия. Т. 75. № 9. С. 1213–1223.
- Болдырев А.А., Кяйвярйнен Е.И., Илюха В.А. 2006. Биомембранология: учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 226 с.

- Веланский П.В., Костецкий Э.Я. 2008. Липиды морских холодноводных рыб // Биология моря. Т. 34. № 1. С. 53–57.
- Гершанович А.Д., Лапин В.И., Шатуновский М.И. 1991. Особенности обмена липидов у рыб // Успехи соврем. биологии. Т. 111. № 2. С. 207–219.
- Долгов А.В. 2011. Атлас-определитель рыб Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 187 с.
- Кабаков Р.И. 2016. Анализ и визуализация данных на языке R. М.: ДМК Пресс, 588 с.
- Каган В.Е., Тюрин В.А., Горбунов Н.В. и др. 1984. Являются ли изменения микровязкости и асимметричное распределение фосфолипидов в мембране необходимыми условиями для передачи сигнала? Сравнение механизмов передачи сигнала в плазматических мембранах синапсов головного мозга и фоторецепторных мембран сетчатки // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. Т. 20. № 1. С. 6–11.
- Кольман Я., Рем К.Г. 2009. Наглядная биохимия. М.: Мир, 469 с.
- Костецкий Э.Я., Веланский П.В., Санина Н.М. 2013. Фазовые переходы фосфолипидов как критерий оценки способности рыб к термоадаптации // Биология моря. Т. 39. № 2. С. 136–143.
- Кренис Е.М. 1981. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука, 339 с.
- Кукуев Е.И., Гушин А.В., Гомолицкий В.Д. и др. 1980. Методические материалы по определению рыб открытых вод Северной Атлантики. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 145 с.
- Лапин В.И., Шатуновский М.И. 1981. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов // Успехи соврем. биологии. Т. 92. № 6. С. 380–394.
- Макарова И.И., Головкин М.Ю. 2001. Асимметрия источника вторичных мессенджеров – фосфатидилинозита коры головного мозга крыс при усилении геомагнитной активности // Матер. науч. конф. “Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии”. М.: Изд-во МГУ. С. 103–104.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А. 2014. Оценка динамики липидов в раннем развитии атлантического лосося *Salmo salar* // Тр. КарНЦ РАН. № 5. С. 44–52.
- Осадчая Л.М., Галкина О.В., Ещенко Н.Д. 2004. Влияние кортизола на активность Na^+/K^+ -АТФазы и интенсивность ПОЛ в нейронах и нейроглии // Биохимические и молекулярно-биологические основы физиологических функций. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 220–226.
- Панов В.П., Фалий С.С., Орлов А.М., Артеменков Д.В. 2019. Гистоструктура локомоторного аппарата трёх глубоководных видов (*Myxophum punctatum*, *Notoscopelus kroyeri*, *Lampanyctus macdonaldi*) светящихся анчоусов (Myxophidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 715. <https://doi.org/10.1134/S0042875219060109>
- Перевозчиков А.П. 2008. Стероиды и их транспорт в развитии животных // Онтогенез. Т. 39. № 3. С. 165–189.
- Пронина Г.И., Орлов А.М., Артеменков Д.В. 2021. Параметры периферической крови двух видов глубоководных рыб семейства веретенниковых (Paralepididae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 444–448. <https://doi.org/10.31857/S1026347021030139>
- Сидоров В.С. 1983. Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л.: Наука, 240 с.
- Шутиков В.К., Мясницкий С.Э. 2017. Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R, 351 с. (<https://github.com/ranalytics/data-mining>. Version 01/2023).
- Arduini A., Pescechiera A., Dottori S. et al. 1996. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. V. 37. № 3. P. 684–689. [https://doi.org/10.1016/S0022-2275\(20\)37609-4](https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)37609-4)
- Arts M.T., Kohler C.C. 2009. Health and conditions in fish: The influence of lipids on membrane competency and immune response // Lipids in aquatic ecosystems. N.Y.: Springer. P. 237–256. https://doi.org/10.1007/978-0-387-89366-2_10
- Ashjian C.J., Campbell R.G., Welch H.T. et al. 2003. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean // Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap. V. 50. № 10–11. P. 1235–1261. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(03\)00129-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(03)00129-8)
- Baby L., Sankar T.V., Anandan R. 2014. Comparison of lipid profile in three species of myctophids from the south west coast of Kerala, India // Natl. Acad. Sci. Lett. V. 37. № 1. P. 33–37. <https://doi.org/10.1007/s40009-013-0185-4>
- Biogeography of the lantern fishes (Myctophidae) south of 30°S. 1982. Washington: AGU, 110 p. <https://doi.org/10.1029/AR035>
- Catul V., Gauns M., Karuppasamy P.K. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae // Rev. Fish Biol. Fish. V. 21. № 3. P. 339–354. <https://doi.org/10.1007/s11160-010-9176-4>
- Connan M., Mayzaud P., Duhamel G. et al. 2010. Fatty acid signature analysis documents the diet of five myctophid fish from the Southern Ocean // Mar. Biol. V. 157. № 10. P. 2303–2316. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1497-2>
- Daleke D.L. 2003. Regulation of transbilayer plasma membrane phospholipid asymmetry // J. Lipid Res. V. 44. № 2. P. 233–242. <https://doi.org/10.1194/jlr.R200019-JLR200>
- Duhamel G., Hulley P.A., Causse R. et al. 2014. Biogeographic patterns of fish // Biogeographic atlas of the Southern Ocean. Cambridge: SCAR. P. 328–362.
- Eduardo L.N., Lucena-Frédou F., Mincarone M.M. et al. 2020. Trophic ecology, habitat, and migratory behaviour of the viperfish *Chauliodus sloani* reveal a key mesopelagic player // Sci. Rep. V. 10. № 1. Article 20996. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-77222-8>
- Folch J., Lees M., Sloany Seanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. V. 226. P. 497–509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Goutx M., Guigue C., Stripty L. 2003. Triacylglycerol biodegradation experiment in marine environmental conditions: definition of a new lipolysis index // Org. Geochem. V. 34. № 10. P. 1465–1473. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(03\)00119-0](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(03)00119-0)

- Hellwig J.* 2005. Defining parameters for a reproducible TLC-separation of phospholipids using ADC 2: PhD Thesis. Windisch: Univ. Appl. Sci. Northw. Switzerland, p. 63
- Hidalgo M., Browman H.I.* 2019. Developing the knowledge base needed to sustainably manage mesopelagic resources // *ICES J. Mar. Sci.* V. 76. № 3. P. 609–615. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz067>
- Hochachka P.W., Somero G.N.* 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.
- ICES. 2015. Manual for the International deep pelagic ecosystem survey in the Irminger Sea and adjacent waters // Series of ICES Survey Protocol SISP 11 – IDEEPS VI. Copenhagen: ICES Headquarters, 49 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.7584>
- Irigoien X., Klevjer T.A., Røstad A. et al.* 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean // *Nat. Commun.* V. 5. № 1. Article 3271. <https://doi.org/10.1038/ncomms4271>
- Kenaley C.P.* 2008. Diel vertical migration of the loosejaw dragonfishes (Stomiiformes: Stomiidae: Malacosteinae): a new analysis for rare pelagic taxa // *J. Fish Biol.* V. 73. № 4. P. 888–901. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01983.x>
- Klimpel S., Palm H.W., Busch M.W. et al.* 2006. Fish parasites in the Arctic deep-sea: poor diversity in pelagic fish species vs. heavy parasite load in a demersal fish // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 53. № 7. P. 1167–1181. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.05.009>
- Lea M.A., Nichols P.D., Wilson G.* 2002. Fatty acid composition of lipid-rich myctophids and mackerel icefish (*Champscephalus gunnari*) – Southern Ocean food-web implications // *Polar Biol.* V. 25. № 11. P. 843–854. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0428-1>
- Macdonald A.* 2021. Life at high pressure. Cham: Springer, 445 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-67587-5>
- Munschy C., Spitz J., Bely N. et al.* 2022. A large diversity of organohalogen contaminants reach the meso- and bathypelagic organisms in the Bay of Biscay (northeast Atlantic) // *Mar. Pollut. Bull.* V. 184. Article 114180. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114180>
- Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A. et al.* 2020. Tiny but fatty: lipids and fatty acids in the daubed shanny (*Leptoclinus maculatus*), a small fish in Svalbard waters // *Biomolecules*. V. 10. № 3. P. Article 368. <https://doi.org/10.3390/biom10030368>
- Murzina S.A., Voronin V.P., Ruokolainen T.R. et al.* 2022. Comparative analysis of lipids and fatty acids in beaked redfish *Sebastes mentella* Travin, 1951 collected in wild and in commercial products // *J. Mar. Sci. Eng.* V. 10. № 1. Article 59. <https://doi.org/10.3390/jmse10010059>
- Neighbors M.A.* 1988. Triacylglycerols and wax esters in the lipids of deep midwater teleost fishes of the Southern California Bight // *Mar. Biol.* V. 98. № 1. P. 15–22. <https://doi.org/10.1007/BF00392654>
- Nevenzel J.C.* 1970. Occurrence, function and biosynthesis of wax esters in marine organisms // *Lipids*. V. 5. № 3. P. 308–319. <https://doi.org/10.1007/BF02531462>
- Olivar M.P., Bernal A., Molí B. et al.* 2012. Vertical distribution, diversity and assemblages of mesopelagic fishes in the western Mediterranean // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 62. P. 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2011.12.014>
- Olivar M.P., Hulley P.A., Castellón A. et al.* 2017. Mesopelagic fishes across the tropical and equatorial Atlantic: biogeographical and vertical patterns // *Prog. Oceanogr.* V. 151. P. 116–137. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.12.001>
- Olsen R.E., Henderson R.J.* 1989. The rapid analysis of neutral and polar marine lipids using double-development HPTLC and scanning densitometry // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* V. 129. № 2. P. 189–197. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90056-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90056-7)
- Orlov A.M., Tokranov A.M.* 2019. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // *Prog. Oceanogr.* V. 176. Article 102143. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102143>
- Özdemir N.S., Parrish C.C., Parzanini C., Mercier A.* 2019. Neutral and polar lipid fatty acids in five families of demersal and pelagic fish from the deep Northwest Atlantic // *ICES J. Mar. Sci.* V. 76. № 6. P. 1807–1815. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz054>
- Petursdottir H., Gislason A., Falk-Petersen S. et al.* 2008. Trophic interaction of the pelagic ecosystem over the Reykjanes Ridge as evaluated by fatty acid and stable isotope analyses // *Deep Sea Res. Pt. II. Top. Stud. Oceanogr.* V. 55. № 1–2. P. 83–93. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.09.003>
- Phleger C.F., Nelson M.M., Mooney B.D., Nichols P.D.* 1999. Wax esters versus triacylglycerols in myctophid fishes from the Southern Ocean // *Antarct. Sci.* V. 11. № 4. P. 436–444. <https://doi.org/10.1017/S0954102099000565>
- Photo guide mesopelagic fish: North East Atlantic Ocean. 2019. IJmuiden: Wageningen Univ. Res., 121 p. <https://doi.org/10.18174/478437>
- Podrazhanskaya S.G.* 1993. Feeding habits of mesopelagic species of fish and estimation of plankton graze in the Northwest Atlantic // *NAFO Sci. Coun. Stud.* V. 19. P. 79–85.
- Porteiro F.M., Sutton T.T., Byrkjedal I. et al.* 2017. Fishes of the Northern Mid-Atlantic Ridge collected during the MAR-ECO cruise in June–July 2004: an annotated checklist // *Arquipelago. Mar. Life Sci. Suppl.* 10. 126 p. (https://nsuworks.nova.edu/occ_facreports/102. Version 01/2023).
- Roe H.S.J., Badcock J.* 1984. The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 5. Vertical migrations and feeding of fish // *Prog. Oceanogr.* V. 13. № 3–4. P. 389–424. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(84\)90014-4](https://doi.org/10.1016/0079-6611(84)90014-4)
- Salvanes A.G.V., Kristoffersen J.B.* 2001. Mesopelagic fishes // *Encyclopedia of ocean sciences*. N.Y. et al.: Acad. Press. P. 1711–1717. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0012>
- Sandel E., Nixon O., Lutzky S. et al.* 2010. The effect of dietary phosphatidylcholine/phosphatidylinositol ratio on malformation in larvae and juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*) // *Aquaculture*. V. 304. № 1–4. P. 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.03.013>
- Scott C.L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S., Sargent J.R.* 2002. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from

- Arctic waters // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 235. P. 127–134.
<https://doi.org/10.3354/meps235127>
- Shillito B., Desurmont C., Barthélémy D. et al. 2020. Lipidome variations of deep-sea vent shrimps according to acclimation pressure: a homeoviscous response? // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 161. Article 103285.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103285>
- Stegeman J.J., Schlezinger J.J., Craddock J.E., Tillitt D.E. 2001. Cytochrome P450 1A expression in midwater fishes: potential effects of chemical contaminants in remote oceanic zones // *Environ. Sci. Technol.* V. 35. № 1. P. 54–62.
<https://doi.org/10.1021/es0012265>
- Sutton T.T. 2005. Trophic ecology of the deep-sea fish *Malacosteus niger* (Pisces: Stomiidae): An enigmatic feeding ecology to facilitate a unique visual system? // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 52. № 11. P. 2065–2076.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.06.011>
- Sutton T.T., Hulley P.A., Wienerroither R. et al. 2020. Identification guide to the mesopelagic fishes of the central and south east Atlantic Ocean. Rome: FAO, 346 p.
<https://doi.org/10.4060/cb0365en>
- Sweetman C.J., Sutton T.T., Vecchione M., Latour R.J. 2014. Diet composition of *Bathylagus euryops* (Osmeriformes: Bathylagidae) along the northern Mid-Atlantic Ridge // *Deep Sea Res. Pt. I. Oceanogr. Res. Pap.* V. 92. P. 107–114.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.06.010>
- Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in Teleost fish // *Rev. Fish. Sci.* V. 12. № 2. P. 107–184.
<https://doi.org/10.1080/713610925>
- Tocher D.R., Bell J.G., Dick J.R. et al. 2000. Polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation and the effects of dietary linseed and rapeseed oils // *Fish Physiol. Biochem.* V. 23. № 1. P. 59–73.
<https://doi.org/10.1023/A:1007807201093>
- Verma S.K., Leikina E., Melikov K. et al. 2017. Cell-surface phosphatidylserine regulates osteoclast precursor fusion // *J. Biol. Chem.* V. 293. № 1. P. 254–270.
<https://doi.org/10.1074/jbc.M117.809681>
- Voronin V.P., Nemova N.N., Ruokolainen T.R. et al. 2021. In-to the deep: new data on the lipid and fatty acid profile of redfish *Sebastes mentella* inhabiting different depths in the Irminger Sea // *Biomolecules.* V. 11. № 5. Article 704.
<https://doi.org/10.3390/biom11050704>
- Voronin V.P., Artemenkov D.V., Orlov A.M., Murzina S.A. 2022. Lipids and fatty acids in some mesopelagic fish species: general characteristics and peculiarities of adaptive response to deep-water habitat // *J. Mar. Sci. Eng.* V. 10. № 7. Article 949.
<https://doi.org/10.3390/jmse10070949>
- Winnikoff J.R., Haddock S.H., Budin I. 2021. Depth- and temperature-specific fatty acid adaptations in ctenophores from extreme habitats // *J. Exp. Biol.* V. 224. № 21. Article jeb242800.
<https://doi.org/10.1242/jeb.242800>