

## УСТОЙЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ОРГАНИЗМ

УДК 577.1:57.017.32:[592+597](470.2)

### ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

© 2023 г. Н. Н. Немова<sup>@</sup>

*Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”,  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия*

<sup>@</sup>E-mail: nnnemova@gmail.com

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 28.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Рассмотрены общие представления об эколого-биохимических адаптациях у водных организмов, основанные на результатах многолетних исследований представителей морской и пресноводной ихтиофауны, а также объектов их питания, моллюсков, ракообразных, полученных коллективом научной школы “Экологическая биохимия” с использованием комплекса полевых и экспериментальных методов. Приведены примеры биохимических адаптаций у гидробионтов. Сделаны определенные заключения и выводы об общих и специфических закономерностях развития адаптивных реакций метаболизма у исследуемых гидробионтов в процессах роста и развития в норме и при изменении факторов среды. Результаты расширяют представления о механизмах эколого-биохимических адаптаций и их роли в поддержании гомеостаза у гидробионтов.

*Ключевые слова:* биохимические адаптации, гидробионты, экология, факторы среды

DOI: 10.31857/S1026347023600218, EDN: VGUQYC

Проблема адаптаций к условиям среды является частью общей фундаментальной проблемы, касающейся взаимоотношений организма и среды, перехода живой системы любого уровня организации из одного устойчивого состояния в другое. Функциональные свойства живых организмов и их систем обеспечиваются разнообразными механизмами адаптаций. При этом возникают новые задачи, для решения которых необходимо учитывать количественные и качественные изменения в биохимическом метаболизме, имеющие значение как для компенсации различного рода воздействий, так и для эволюционных преобразований, позволяющих им занимать новые экологические ниши. Изменения метаболических реакций, в свою очередь, опосредованы молекулярно-генетическими механизмами, сформировавшимися в процессе эволюции (Хочачка, Сомеро, 1988; Немова, Высоцкая, 2004; Hochchka, Somero, 2002; Озернюк, 2011) и направлены, прежде всего, на сохранение функциональной активности, обеспечение необходимой для этого энергией, на поддержание регуляторных механизмов. Результатом биохимической адаптации является поддержание необходимого гомеостаза организма в условиях изменения тех или иных воздействующих факторов внутренней и внешней среды.

Биохимические адаптации у водных организмов обусловлены тем, что они относятся к экотермным организмам, жизнедеятельность которых в значительной степени зависит от факторов среды обитания и температура тела которых близка к температуре окружающей среды. Для водных организмов характерна значительная индивидуальная вариабельность, максимальная скорость роста наблюдается до половой зрелости и зависит от экологических факторов, в том числе от обеспеченности пищей (Хочачка, Сомеро, 1988). Смену сезонов следует рассматривать как комплекс факторов, поскольку она включает как динамику температурного режима окружающей среды, так и доступность пищевых источников в различные периоды года (зимовка, нагул), а у половозрелых особей соответствует определенной стадии генеративного цикла. Помимо воздействия факторов среды на организм, следует также учитывать возрастную и половую принадлежность, линейно-весовые характеристики, стадию зрелости гонад и другие показатели. При этом в водных экосистемах, прежде всего морских, в умеренных и северных широтах накопление, транспорт и расход биохимических компонентов приурочен к конкретному жизненному циклу тех или иных организмов, тесно связанных между собой пищевыми

отношениями (Falk-Petersen *et al.*, 1990; Kraft *et al.*, 2012).

Основные выводы об эколого-биохимических адаптациях водных организмов сделаны на основе анализа результатов изучения гидробионтов северных широт—организмов, развитие и становление которых, как известно, происходит при сравнительно низкой температуре, слабой минерализации, олиготрофности, при постоянных сезонных колебаниях абиотических факторов и продолжительных периодах низкой доступности пищевых ресурсов. При этом следует отметить, что несмотря на так называемые “суровые” условия среды, арктические экосистемы, особенно морские, демонстрируют высокую продуктивность и сравнительно высокое биоразнообразие на фоне значительной пространственной дискретности, обеспечивающей их устойчивость (Шатуновский, 1980; Карамушко, 2007; Нор *et al.*, 2013; Berge *et al.*, 2015; Флинт, 2014). При температурных адаптациях, необходимо учитывать важную роль биомембран, именно они определяют температурные границы, в которых возможно нормальное функционирование всех систем организма и обеспечение его жизнедеятельности. Повышенная чувствительность мембран к изменению температуры связана, прежде всего, с прямым воздействием этого фактора на физико-химические свойства липидов, которые создают особое микроокружение для нормального функционирования мембраносвязанных ферментов (Hochachka, Somero, 2002). “Жидкость” мембран определяется физико-химическими свойствами именно липидов, определяющими структурное состояние субъединиц мембраносвязанного фермента, его активность (Болдырев, 1985; Rabinovich *et al.*, 2003).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы и методы, которые использовали для получения сведений о биохимических адаптациях гидробионтов при изменении факторов среды, подробно описаны в многочисленных публикациях сотрудников научной школы “Экологическая биохимия” (ИБ КарНЦ РАН). Основные результаты получены на основе исследований приспособительных реакций гидробионтов (рыб, моллюсков, ракообразных) разных таксономических групп: *Salmonidae*, *Coregonidae*, *Esocidae*, *Cyprinidae*, *Percidae*, *Clupeidae*, *Cottidae*, *Gasterosteidae*, *Stichaeidae*, *Gadidae*, *Bivalvia*, *Crustacea* и др. Изучены элементы водных экосистем, связанные прямыми и опосредованными пищевыми отношениями, которые имеют ключевое значение в передаче и трансформации вещества и энергии (например, беломорская колюшка *Gasterosteus aculeatus*), или имеющими коммерческую ценность (например, беломорская сельдь *Clupea pallasii mari-*

*salbi* Berg, лососевые), или являющимися показательными модельными объектами в аква- и марикультуре (например, радужная форель *Parasalmo mykiss* и пресноводная мидия *Mytilus edulis*). Кроме того, известно, что рыбы и моллюски представляют из себя удобные объекты при определении степени влияния на организм различного рода ксенобиотиков, в том числе токсических (Лукьяненко, 1987; Моисеенко, 2009; Kooijman *et al.*, 2009; Флеров, 1989; Биота северных озер.... 2012).

Исследовали биохимические адаптации водных организмов при воздействии изменяющихся факторов среды, таких как температура, соленость, гипоксия, репродукция и развитие, трофика, аллелопатии, болезни рыб, ацидоз, гумифицированность водоема, техногенные факторы, сочетание факторов и др. Для характеристики исследуемых гидробионтов (определения видового состава, линейно-весовых характеристик, возрастного и полового состава, стадии зрелости гонад, типа и состава питания и др.) использовали классические биологические методы сезонных полевых ихтиологических и гидробиологических наблюдений.

Для последующего биохимического, молекулярно-генетического и гистологического анализа отобранного материала применяли различные методы, описанные в мировой и отечественной литературе. К ним относятся разнообразные методы физико-химического анализа липидов, белков (мембранных, ферментных), углеводов: дифференциальное центрифугирование, ионообменную и гель-хроматографию белков, электрофорез, спектрофотометрию, тонкослойную и газо-жидкостную хроматографию, метод полимеразной цепной реакции, методы протеомики, а также методы компьютерного моделирования состояния жидкостности биомембран. В исследованиях в зависимости от целей и задач определяли от 40 до 150 показателей взаимосвязанных метаболических путей превращения макромолекул, участвующих в адаптивных изменениях метаболизма, а, следовательно, и всей биологии клетки, приводящей к достижению необходимого гомеостаза (Сидоров, 1983; Хочачка, Сомеро, 1988).

Определяли содержание липидов (общих, запасных, структурных, а также их фракционный состав и жирнокислотный состав) — многофункциональных компонентов, выполняющих различные функции (энергетические, структурные, биоэффекторные) в организме (Folch *et al.*, 1957; Цыганов, 1971; Jamieson, 1975; Крепс, 1981; Дятловицкая, Безуглов, 1998). Определяли активность ключевых ферментов энергетического и углеводного обмена, позволяющих оценить интенсивность, направление путей аэробного и анаэробного синтеза АТФ (энергетический обмен) и снабжения клетки восстановительными эквивалентами (пластический обмен) (Smith, 1995; Кочетов, 1980; Колб,

1976). Участие системы внутриклеточного протеолиза в биохимических адаптациях оценивали по определению активности лизосомальных, кальцийзависимых протеиназ и протеасомы (Баррет, Хит, 1980; Лысенко и др., 2011). Определение концентраций важнейших компонентов комплекса антиоксидантной защиты включало изучение активности ферментов метаболизма глутатиона, обезвреживания свободных радикалов (Смирнов и др., 2019). В отдельных случаях определяли протеом (Mursina *et al.*, 2022), концентрацию гормона стресса кортизола и активность основного фермента осморегуляции, участвующего в обмене электролитов —  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы (Nemova *et al.*, 2021).

Помимо биохимических показателей в отдельных случаях (в зависимости от задач) определяли молекулярно-генетические индикаторы этих процессов: активность и уровень экспрессии генов ферментов липогенеза, транскрипционные факторы регуляции, активность и уровень экспрессии генов мышечных белков по транскрипционным факторам регуляции миогенеза (MyoG, Myf5, MyoD1 (паралоги)), миостатина MSTN (паралоги), гена тяжелой цепи миозина (MyHC).

Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы Statgraphics 2.5 для Windows. Достоверность различий между липидными показателями оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (One-way ANOVA). Непараметрический критерий Вилкоксона—Манна—Уитни (Гублер, Генкин, 1973) использовали в случае “ненормального” распределения полученных в ходе анализа данных. Различия между значениями отдельных показателей в сравниваемых вариантах считали достоверными при  $p \leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Эколого-биохимические адаптации гидробионтов*

Результаты многолетних исследований эколого-биохимических адаптаций гидробионтов, представленные в большом количестве научных статей и монографий коллектива научной школы, позволили сделать заключения о роли и взаимосвязи различных метаболических путей превращения молекул в организме в достижении гомеостаза при развитии ответной реакции на воздействие изменяющихся факторов среды различного генеза. Показано, что стабильность регуляции жизненных функций гидробионтов в различных экологических условиях обеспечивается с участием биохимических систем. Успех адаптации зависит от выбора организмом стратегии эффективного расходования запасных ресурсов, способности перестраивать свой метаболизм в соответствии с их видовыми, половыми, возрастными особенностями, гидро-

логическими, экологическими и кормовыми условиями мест обитания.

Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счет реализации механизмов развития взаимосвязанных метаболических реакций с участием липидов, белков, в т. ч. ферментных, углеводов и других биомолекул и с соблюдением принципа максимальной экономии при расходовании энергетических и пластических ресурсов, что является важнейшим условием адаптации. Одним из ведущих механизмов формирования биохимических адаптаций у гидробионтов выступает эволюционно закрепленная, т. н. “метаболическая” разнокачественность видов, обитающих в морских и пресноводных экосистемах. Например, показано, что физиологические изменения у производителей колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) в ходе нереста сопровождаются биохимическими изменениями, направленными на адаптацию к существенным затратам энергии на миграцию, смену кормовой базы, созревание половых продуктов (Мурзина, 2019; Канцерова и др., 2018; Лысенко и др., 2018; Высоцкая и др., 2019; Смирнов, 2019; Lajus *et al.*, 2020). Разнокачественность молоди колюшки по уровню энергетического обмена, наряду с другими метаболическими особенностями, по-видимому, будет определять дальнейший рост и развитие особей, и формирование неоднородной по размерам и физиолого-биохимическим характеристикам популяции.

Индивидуальная биохимическая разнокачественность морфологически сходных сеголеток лососевых рыб становится очевидна уже в эмбриогенезе и проявляется на личиночной стадии, поэтому при распределении из нерестовых гнезд часть выклюнувшихся личинок имеет определенные метаболические преимущества, позволяющие активно заселять лучшие выростные участки. Показано, что различия в биохимическом статусе между молодой лососевых рыб (атлантический лосось *Salmo salar*, кумжа *Salmo trutta*) из разных биотопов на нерестово-выростных участках рек определяют темпы роста, реореакцию, пищевую активность, время перехода к новому этапу развития, готовность к смолтификации, предопределяют растянутость периода наступления смолтификации у пестряток одной генерации и, соответственно, ранней или поздней миграции в море, что отражается на формировании сложной возрастной структуры популяции, успешность перезимовки и, в целом, реализацию жизненной стратегии, а также выживаемость молоди в условиях северных широт (Нефедова и др., 2014; Чурова и др., 2015; Lysenko *et al.*, 2017; Kantserova *et al.*, 2017; Немова и др., 2015; Мурзина, 2019; Nemova *et al.*, 2020; Эколого-биохимический статус..., 2016). Результаты и сделанные на их основе выводы о роли биохимических адаптаций в раннем развитии атланти-

ческого лосося были использованы в исследованиях по искусственному выращиванию лосося в условиях рыбоводного завода.

На примере разных в таксономическом и экологическом отношении видов гидробионтов показано, что биохимические адаптации к гипо- и гиперосмотическим условиям среды различной амплитуды и экспозиции, к специфическим условиям обитания в мезопелагиали в условиях различных глубин, к условиям полярной ночи, доступности пищевых объектов и некоторым другим факторам среды, носят компенсаторный характер и направлены на поддержание жизнеспособности, роста и развития исследуемых организмов (Cuesta *et al.*, 2005; Мурзина, 2019; Voronin *et al.*, 2021; Pekkoeva *et al.*, 2021). Они включают изменения на уровне метаболических превращений макромолекул, таких как структурные и запасные липиды, полиненасыщенные жирные кислоты, и малонасыщенные жирные кислоты, белки и углеводы, о чем свидетельствуют изменения в активности ферментов протеолиза и ферментов аэробного и анаэробного обмена, а также изменения в активности ферментов осморегуляции и антиоксидантной защиты. В условиях изменения солёности первостепенное значение имеют биохимические адаптации, направленные на усиление энергоемких процессов поддержания водно-солевого обмена, осмотического давления внутриклеточной жидкости, что особенно актуально при миграциях рыб.

Эколого-биохимическая “реактивность” к фактору солёности у морских рыб выше по сравнению с таковой у пресноводных, однако предел толерантного размаха колебаний фактора является видоспецифичным и, во многом, обусловлен как эволюционно закрепленными компенсаторными метаболическими “паттернами”, так и (в случае продолжительной экспозиции действующего фактора) стресс-индуцированными изменениями направлений метаболических путей, что приводит, в конечном счете, к определенным компенсаторным изменениям в уже существующих механизмах регуляции гомеостаза. Обнаружены видовые и тканевые особенности состава структурных липидов у морских и пресноводных моллюсков (Фокина и др., 2016, 2020; Fokina *et al.*, 2014, 2022). У мидий *Mytilus edulis* и *M. galloprovincialis*, обитающих в различных экологических условиях Белого и Черного морей, соответственно, выявлены схожие черты компенсаторной реакции состава липидов на действие пониженной солёности среды обитания.

Результаты исследований личинок горбуши, отобранных из нерестового гнезда в кратковременном аквариальном эксперименте, и у мигрирующих смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в долговременном садковом эксперименте, свидетельствуют о том, что метаболические пере-

стройки, связанные с повышением солёности воды, свойственны молоди горбуши уже на стадии личинки. Использование анаэробного пути синтеза АТФ и поддержание функционирования пентозофосфатного пути, возрастание вязкости биомембран, активация основного фермента осморегуляции  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы и гормона стресса кортизола, изменения липидного статуса, а также пластичность регуляции этих процессов, свидетельствуют о “включении” механизмов биохимической адаптации молоди горбуши к резкой смене солёности среды обитания, что имеет значение в ее подготовке к покатной миграции в море (Чурова и др., 2021; Kaivarainen *et al.*, 2021; Nemova и др., 2021; Чурова и др., 2021; Мурзина, 2019).

Биохимические адаптации к изменению факторов среды обычно носят компенсаторный характер, обнаруживаются на уровне основных метаболических реакций и функций и играют важную роль как в компенсации экологических воздействий на рыб, так и для эволюционных преобразований метаболизма, позволяющих им занимать новые экологические ниши (Hop *et al.*, 1995; Imbs *et al.*, 2001; Copemen *et al.*, 2002; Hochachka, Somero, 2002; Somero, 2003). При всей стереотипности адаптивных реакций, вызванных разными природными и антропогенными факторами, выделяются некоторые различия, определяемые таксономической и половой принадлежностью организма, его физиологическим состоянием, стадией развития, природой и силой воздействующего фактора.

#### Особенности биохимических адаптаций у гидробионтов

Биохимические адаптации гидробионтов обусловлены полной зависимостью от среды и принадлежностью к группе экотермных животных. Например, для всех исследованных видов в условиях приспособления к вариациям условий среды (зимовка или миграции, смена сезонов и др.) характерно накопление высокого уровня общих липидов в теле и их обязательное депонирование, при этом особенно важным является “определение” ключевого органа жиронакопления (Мурзина, 2019). Для молоди некоторых видов рыб основным органом запасаения могут выступать уникальные физиолого-биохимические структуры, например, “липидный мешок” у молоди люмпенуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Пеккоева и др., 2017, 2018; Murzina *et al.*, 2020).

Биохимический гомеостаз гидробионтов при изменении факторов среды поддерживается за счет реализации механизмов развития взаимосвязанных метаболических реакций с участием липидов, белков, в т. ч. ферментных, углеводов и других биомолекул. В частности, показано, например, что одним из механизмов адаптации рыб при снижении температуры воды является изме-

нение состава, концентрации и уровня ненасыщенности жирных кислот биомембран, повышение уровня аэробного энергетического обмена за счет изменения концентрации цитохромоксидазы, которое регулируется на уровне транскрипции субъединиц фермента, кодируемых ядерным геномом (Мурзина, 2019; Shulgina *et al.*, 2021; Чурова и др., 2021; Churova *et al.*, 2018). Показано, что наряду с повышением активности цитохромоксидазы при сезонном снижении температур в мышцах радужной форели *Parasalmo mykiss* увеличивалась экспрессия субъединиц, кодируемых ядерным геномом (*Cox4-1* и *Cox6-B1*), в то время как экспрессия митохондриальных субъединиц (*Cox1* и *Cox2*) не изменялась. Это свидетельствует о регуляции активности фермента при температурной акклимации на уровне транскрипции ядерных субъединиц (Чурова и др., 2010; Churova *et al.*, 2017; Johansen, Overturf, 2006).

Эколого-биохимические адаптации у исследуемых костистых рыб, ракообразных, моллюсков, обнаруживают сходство между собой и различаются степенью ответной реакции, уровнем активности и лабильностью в ряде экологических ситуаций. Это указывает на их определенную эволюционную консервативность. Нижний и верхний пределы тех или иных воздействий, влияющих на гомеостаз организма, располагаются очень близко к границе устойчивости белковых комплексов и липид-белковых взаимодействий в биологических мембранах (Hochachka, Somero, 2002; Rabinovich *et al.*, 2003). Долговременные эволюционные изменения часто бывают сходны с кратковременными акклиматизационными сдвигами (Хочачка, Сомеро, 1988; Somero, 2003). В этом отношении показательны, например, адаптивные изменения липидов: поддержание нужной микровязкости достигается сравнимыми способами как у видов, приспособленных к разным температурам, так и у популяций одного и того же вида, акклиматизированных к разным условиям (Мурзина, 2019).

Эволюционным механизмом адаптации, сформировавшимся у исследованных гидробионтов вне зависимости от вида, возраста, экологических условий среды, является ведущее положение и постоянное присутствие во всех тканях и органах олеиновой жирной кислоты, что демонстрирует ее как генеральную биохимическую “единицу” присутствующую в структуре практически всех основных липидов, как структурных, формирующих липидный каркас биомембран, так и запасных липидов, определяющих их энергетическую емкость (Мурзина, 2019). Для исследованных видов показана гомология по качественному профилю липидов и их жирнокислотных компонентов, количественному содержанию в органах, тесно связанных с наиболее значимой для всех организмов функцией — репродуктивной. При этом между видами имеются количественные различия в отдель-

ных липидных показателях, которые указывают на экологические особенности преднерестового и нерестового состояния особей. Так, например, печень и гонады самок люмпенуса пятнистого характеризуются большей жирностью за счет энергетических липидов (триацилглицеринов) по сравнению с колюшкой: икрометание колюшки проходит в летний сезон, у люмпенуса пятнистого — в зимний; эмбриональное развитие колюшки проходит в сроки до одного месяца и зависит от температуры среды, для люмпенуса сроки эмбрионального развития пока остаются неизвестными, однако согласно литературным данным, этот период проходит в среднем в течение трех месяцев в крайне специфических экологических условиях (низкие температуры, специфический фотопериод) (Мурзина, 2019). Результаты, полученные при изучении липидного статуса байкальских амфипод, могут указывать на определенную общность биохимических паттернов с участием липидов у гидробионтов, обитающих на глубинах в морских и пресноводных экосистемах, что также рассматривается как яркий пример конвергентной эволюции (Pekkoeva *et al.*, 2021).

Для обитателей морских экосистем высоких широт показана высокая ненасыщенность в липидном профиле исследованных органов и тканей, которая, в первую очередь, поддерживается за счет доминирования мононенасыщенных жирных кислот (Мурзина, 2020; Murzina *et al.*, 2020, 2021). Вторую позицию (зачастую конкурентно) занимают полиненасыщенные и/или насыщенные жирные кислоты. Скорее всего, одной из биохимических особенностей адаптивных механизмов с участием липидов у северных гидробионтов является биосинтез или ре-синтез соответствующих липидов за счет их жирнокислотных компонентов с такими физико-химическими свойствами, которые обеспечивают компенсацию изменений тех или иных факторов среды (Мурзина, 2019).

Эти результаты биохимических исследований липидов подтверждаются результатами теоретических исследований (Rabinovich *et al.*, 2003) по изучению свойств цепей жирных кислот (формы и гибкости) в невозмущенном состоянии, полученными методом компьютерного моделирования (методом Монте-Карло). Установлена взаимосвязь между структурой, свойствами и функциональными особенностями липидных компонентов мембран клеток. Показаны трофо-экологические взаимосвязи в содержании липидных макромолекул (фосфолипидов и триацилглицеринов) у гидробионтов (Kraft *et al.*, 2012; Мурзина, 2019; Voronin *et al.*, 2021). Обнаружены компенсаторные изменения структурных (фосфолипидов) и запасных (триацилглицеринов) липидов, а также эссенциальных полиеновых 22:6 $\omega$ 3 и 20:5 $\omega$ 3 кислот, (продуцируемых в основном фитопланктоном), у гидробионтов (трехиглой колюшки, атлантического лосося, форели, мидий),

а также действием абиотических факторов, что влияет на интенсивность метаболических процессов у молоди (Мурзина, 2019).

У моллюсков обнаружены компенсаторные изменения в составе липидов и органоспецифические особенности в их ассимиляции и модификации, в основном за счет жирнокислотных компонентов (Nemova *et al.*, 2013; Fokina *et al.*, 2020). Установлено, что жирнокислотный состав запасных липидов (триацилглицеринов) моллюсков в значительной степени отражает жирнокислотный состав пищи. Недостаток эссенциальных  $n-3$  полиеновых кислот, продуцируемых в основном фитопланктоном, и повышенное содержание высокоэнергетических липидов (триацилглицеринов), обогащенных короткоцепочечными насыщенными жирными кислотами, а также  $\alpha$ -линоленовой и вакценовой кислотами в составе искусственного корма приводит к значительным изменениям в составе основных липидных классов и их жирнокислотных компонентов, а также накоплению триацилглицеринов в исследованных органах, в частности в гепатопанкреасе мидий (Фокина и др., 2020а). Состав пищи, условия выращивания влияют на метаболизм рыб, который определяет интенсивность их роста и развития, а также качество реализуемой продукции в аквакультуре (Назарова, 2014; Фокина и др. 2020а). Получены данные о сезонной динамике уровня жирных кислот фосфолипидов в мышцах и внутреннем жире радужной форели, выращенной в открытых садковых хозяйствах северо-запада России, проведен анализ содержания липидных компонентов в тканях форели при переводе рыб на корм иного состава в условиях пресных северных вод (Назарова, 2014; Назарова и др., 2017).

Результаты экспериментов по влиянию токсикологических факторов (тяжелых металлов, нефтепродуктов, буровых растворов) на физиолого-биохимический статус гидробионтов свидетельствуют о наличии адаптивной реакции на уровне биохимического метаболизма, зависящей от концентрации, времени воздействия и природы поллютанта, определяющей специфичность его действия, динамику аккумуляции и перераспределения в организме (Канцерова и др., 2017; Немова, Высоцкая, 2004; Немова, 2005; Кяйвярайнен, Немова, 2019; Фокина и др., 2010, 2016, 2020б). Особо следует отметить, что среди большого числа поллютантов антропогенного происхождения, поступающих в морскую среду обитания, наибольшее внимание привлекают тяжелые металлы и нефтяные загрязнения различного характера. Подтверждена целесообразность использования вышеуказанных биохимических показателей в экотоксикологических исследованиях в качестве биоиндикаторов состояния рыб, учитывая их высокую чувствительность к воздействию загрязняющих веществ, даже при

самой низкой концентрации и коротком сроке экспозиции.

Следует подчеркнуть, что устойчивость водных организмов (рыб и беспозвоночных) к изменению факторов среды, в значительной степени, определяется вовлечением эволюционно закрепленных биохимических механизмов адаптаций, которые обеспечиваются во многом за счет изменения метаболической активности макромолекул. Наши исследования свидетельствуют о том, что до определенного предела водные организмы противостоят вредным воздействиям токсикантов, благодаря эволюционно выработанным механизмам биохимических адаптаций, однако дальнейшая нагрузка может приводить к патологическим изменениям в организмах, нарушениям связей в популяциях.

Результаты исследований могут быть использованы для создания научно-практических (методических) рекомендаций по применению “комплекса биохимических показателей” для биоиндикации состояния водных организмов и среды их обитания в системе общих мер охраны и рационального использования рыбных ресурсов водоемов Северо-Запада России; для обоснования практических мер, направленных на оптимизацию и совершенствование технологии воспроизводства рыб и моллюсков в аквакультуре; для разработки методологии использования ресурсных и потенциально-ресурсных видов гидробионтов как компонентов “биохимического сырья” для препаратов различного назначения (например, физиологически значимых  $\omega 3$  полиненасыщенных жирных кислот (22:6 $\omega 3$ , DHA, 20:5 $\omega 3$ , EPA, и 22:5 $\omega 3$ , DPA), повышенное содержание которых обнаружено у рыб северных широт.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение биохимических и молекулярно-генетических процессов развития приспособительных реакций у гидробионтов различных экологических и филогенетических групп, оценка их адаптационного потенциала позволяет понять, каким образом на уровне макромолекул организм использует эволюционно приобретенные механизмы для того, чтобы приспособление проходило с минимальными затратами энергии и веществ, необходимых для поддержания гомеостаза, обеспечения всех процессов жизнедеятельности. Можно полагать, что природа адаптивных изменений высококонсервативна, вследствие необходимости сохранения биохимического единства перед лицом разнообразия адаптивных задач.

Научные исследования выполнены в рамках ГЗ КарНЦ РАН FMEN-2022-0006.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баррет А.Дж., Хит М.Ф. Лизосомальные ферменты // Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. С. 25–56.
- Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия / Под ред. Н.Н. Немова и др. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2012. 230 с.
- Болдырев А.А. Биологические мембраны и транспорт ионов. М.: МГУ, 1985. 207 с.
- Высоцкая Р.У., Бузй Е.А., Лайус Д.Л. Активность лизосомальных ферментов в органах колюшки трёхиглой из разных биотопов Канда拉克ского залива Белого моря в период нереста // Труды КарНЦ РАН. Экспериментальная биология. 2019. № 6. С. 44–56.
- Гублер Е.В., Генкин А.А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л.: Мед. 1973. 141 с.
- Дятловицкая Э.В., Безуглов В.В. Липиды как биоэффекторы // Биохимия. 1998. Т. 63. Вып. 1. С. 3–5.
- Канцерова Н.П., Лысенко Л.А., Крылов В.В. Специфичность действия некоторых химических и физических факторов на кальцийзависимые протеиназы тканей беспозвоночных // YoungBiologistScienceWeek 2017. Мат. междуна. конф. Петрозаводск, 2017. С. 136–148.
- Канцерова Н.П., Тушина Е.Д., Полякова Н.В., Лайус Д.Л., Немова Н.Н. Разнокачественность трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в начале нереста по активности кальций-зависимых протеиназ и популяционным характеристикам // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 5. С. 79–88.
- Карамушко Л.И. Биоэнергетика рыб северных морей. М.: Наука, 2007. 56 с.
- Колб В.Г. Клиническая биохимия / Под ред. В.Г. Колба, В.С. Камышникова. Минск: Изд-во Беларусь, 1976. 311 с.
- Кочетов Г.А. Практическое руководство по энзимологии. М.: Высш. шк., 1980. 272 с.
- Крепс Е.М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адапционная функция липидов. СПб.: Наука, 1981. 339 с.
- Кяйвярайнен Е.И., Немова Н.Н. Активность  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФазы в различных органах стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) при изменении факторов среды // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 6. С. 27–36.
- Лукьяненко В.И. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. М.: Агропромиздат, 1987. 240 с.
- Лысенко Л.А., Канцерова Н.П., Тушина Е.Д., Полякова Н.В., Лайус Д.Л. Разнокачественность трёхиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в начале нереста по активности кальций-зависимых протеиназ и популяционным характеристикам // Труды КарНЦ РАН Сер. Экологические исследования. 2018. № 5. С. 79–88.
- Лысенко Л.А., Немова Н.Н., Канцерова Н.П. Протеолитическая регуляция биологических процессов. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2011. 482 с.
- Моисеенко Т.И. Водная экотоксикология: теоретические и прикладные аспекты. М.: Наука, 2009. 400 с.
- Мурзина С.А. Роль липидов и их жирнокислотных компонентов в эколого-биохимических адаптациях рыб северных морей: автореферат дисс. ... док.биол. наук. М., 2019. 45 с.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Немова Н.Н. Влияние жирных кислот (маркеров пищевых источников рыб) на механизмы адаптации в условиях высоких широт (Обзор) // Труды КарНЦ РАН. Экспериментальная биология. 2012. № 2. С. 18–25.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н. Вариации некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Канда拉克ского залива Белого моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 8. С. 169–180.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Веселов А.Е., Ефремов Д.А., Руоколайнен Т.Р. Динамика содержания липидов и жирных кислот на ранних стадиях онтогенеза горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в естественных условиях (река Индера, Колский п-ов). Онтогенез. 2019. Т. 50. № 4. С. 237–246.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Пеккоева С.Н., Лайус Д.Л., Немова Н.Н. Жирные кислоты колюшки трёхиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55. № 1. С. 93–97.
- Мурзина С.А., Нефедова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Динамика содержания липидов в процессе раннего развития пресноводного лосося *Salmo salar* L. // Онтогенез. 2009. Т. 40. № 3. С. 208–214.
- Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Чурова М.В., Нефедова З.А., Филиппова К.А., Фальк-Петерсен С., Немова Н.Н. Суточная динамика липидов и жирных кислот и активность ферментов энергетического и углеводного обмена у молоди лептоклинуса пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) разных стадий развития в условиях полярной ночи // Онтогенез. 2020. Т. 51. № 2. С. 143–153.
- Назарова М.А. Липидный состав ткани радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1992), выращенной на различных комбикормах: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2014. 23 с.
- Назарова М.А., Васильева О.Б., Немова Н.Н. Сезонные изменения липидного состава тканей радужной форели *Parasalmo mykiss* (Walbaum, 1792), выращенной на различных кормах // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Биологические науки. 2017. № 6(167). С. 12–20.
- Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Биохимическая индикация состояния рыб. М., Наука, 2004. 215 с.
- Немова Н.Н., Канцерова Н.П., Лысенко Л.А. Особенности белкового метаболизма в скелетных мышцах костистых рыб // Российский Физиологический Журн. им. И.М. Сеченова. 2021. Т. 107. № 6–7. С. 730–754.
- Немова Н.Н., Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Павлов Д.С. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. 2015. № 3. С. 206–211.
- Нефедова З.А., Мурзина С.А., Веселов А.Е., Рипатти П.О., Немова Н.Н. Разнокачественность липидных и жирнокислотных спектров у сеголеток атлантического лосося.

- ского лосося *Salmosalar* L., различающихся размерно-весовыми характеристиками // Сибирский экологический журн. 2014. Т. 21. № 4. С. 639–645.
- Озернюк Н.Д. Адаптационные особенности энергетического метаболизма в онтогенезе рыб // Онтогенез. 2011. Т. 42. № 3. С. 235–240.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Иешко Е.П., Нефедова З.А., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н.Н. Экологические группы арктическо-бореального вида люмпена пятнистого *Leptoclinus* в процессах роста и раннего развития // Экология. 2018. № 3. С. 225–233.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Нефедова З.А., Рунатти П.О., Falk-Petersen S., Berge J., Lonne O., Немова Н.Н. Экологическая роль липидов и жирных кислот в раннем постэмбриональном развитии люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* (Fries, 1838) из Конгсфьорда (о. Западный Шпицберген) в зимний период // Экология. 2017. № 3. С. 186–191.
- Сидоров В.С. Экологическая биохимия рыб. Липиды. М.: Наука, 1983. 240 с.
- Смирнов Л.П., Суховская И.В., Борвинская Е.В., Лайус Д.Л. Изменчивость некоторых показателей антиоксидантной защиты в мускулатуре и печени колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в нерестовый период // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 12. С. 55–66.
- Флеров Б.А. Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. 144 с.
- Флинт М.В. Биоресурсы арктических морей России: влияние природных изменений и антропогенных воздействий, научные основы и перспективы охраны // Научно-технические проблемы освоения Арктики. М.: Наука, 2014. С. 48–59.
- Фокина Н.Н., Бахмет И.Н., Немова Н.Н. Совместное влияние нефти и пониженной солености морской воды на липидный состав гепатопанкреаса беломорских мидий *Mytilus edulis* // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 3. С. 357–366.
- Фокина Н.Н., Лысенко Л.А., Руоколайнен Т.Р., Суховская И.В., Канцерова Н.П., Немова Н.Н. Зависимость содержания липидов и ненасыщенных жирных кислот в скелетных мышцах радужной форели от условий выращивания и физиологического состояния рыб. Прикладная биохимия и микробиология. 2020а. Т. 56. № 3. С. 305–312.
- Фокина Н.Н., Руоколайнен Т.Р., Бахмет И.Н. Модифицирующий эффект пониженной солености на изменения липидного состава мидий *Mytilus edulis* L. в ответ на действие никеля // Известия РАН. Сер. биологическая. 2020б. № 6. С. 656–664.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. М.: Мир, 1988. 568 с.
- Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лабораторное дело. 1971. № 8. С. 490–493.
- Чурова М.В., Мещерякова О.В., Веселов А.Е. и др. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена и уровень некоторых молекулярно-генетических показателей у молоди лосося (*Salmosalar* L.) различающейся возрастом и массой // Онтогенез. 2015. Т. 46. № 5. С. 304–312.
- Чурова М.В., Мещерякова О.В., Немова Н.Н. и др. Соотношение роста и некоторых биохимических показателей рыб на примере микижи (*Parasalmomykiss* Walb.) // Известия РАН. Сер. Биол. 2010. № 3. С. 289–299.
- Чурова М.В., Шульгина Н.С., Крупнова М.Ю., Д.А. Ефремов, Немова Н.Н. Активность ферментов энергетического и углеводного обмена у смолтов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при изменении солености воды // Известия РАН. 2021. № 5. С. 470–478.
- Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 283 с.
- Эколого-биохимический статус молоди атлантического лосося *Salmosalar* L. из некоторых рек бассейна Белого моря. (ред. Немова Н.Н.). Петрозаводск: КарНЦРАН, 2016. 203 с.
- Berge J., Renaud P.E., Darnis G., Cottier F., Last K.S., Gabrielsen T.M., Johnsen G., Seuthe L., Weslawski J.M., Leu E., Moline M.A., Nahrgang J., Søreide J.E., Varpe Ø., Lonne O.J., Daase M., Falk-Petersen S. In the dark: A review of ecosystem processes during the Arctic polar night. Progress in Oceanography. 2015. V. 139. P. 258–271.
- Churova M.V., Meshcheryakova O.V., Ruchev M. Age- and stage-dependent variations of muscle-specific gene expression in brown trout *Salmo trutta* L. Comparative Biochemistry and Physiology- Part B: Biochemistry and Molecular Biology // V. 211(4). P. 16–21.
- Churova M.V., Shulgina N.S., Nemova N.N. Activity of the Enzymes of the Energy and Carbohydrate Metabolism in the Organs of the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* from Different Biotopes of the White Sea // Doklady Biological Sciences. 2018. V. 482. P. 185–187.
- Copeman L.A., Parrich C.C., Brown J.A., Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment // Aquaculture. 2002. V. 210. P. 285–304.
- Cuesta A., Carrion R.L., Martin del Rio M.P. et al. Salinity influences the humoral immune parameters of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) // Fish Shellfish Immunol. 2005. V. 18. P. 255–261.
- Falk-Petersen S., Hopkins C.E., Sargent J.R. Trophic relationships in the pelagic, arctic food web // Trophic relationships in the Marine Environment. Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium. Aberdeen University Press: Aberdeen, 1990. P. 315–333.
- Fokina N.N. et al. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea // Ecotoxicology and environmental safety. 2014. V. 110. P. 103–109.
- Fokina N., Chesnokova I. An integrated approach to assessing the effects of environmental factors on mussels in the Black Sea // KnE Social Sciences. 2022. V. 7. № 3. P. 47–54.
- Fokina N., Vasil'eva O., Sukhovskaya I., Kurpe S. Cd and Ni modulate fatty acid composition and oxidative status in the freshwater mussel *Anodonta cygnea* // Toxicology and Environmental Health Sciences. 2020. V. 12. P. 169–176.

- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. V. 226. P. 497–509.
- Hochachka P., Somero G. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. N.Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.
- Hop H., Gjosaeter H. Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea // Marine biology research. 2013. V. 9. № 9. P. 878–894.
- Hop H., Graham M., Trudeau V.L. Spawning energetics of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in relation to seasonal development of the ovary and plasma sex steroid levels // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1995. V. 52. P. 541–550.
- Imbs A.B., Vologodskaya A.V., Nevshupova N.V., Khotimchenko S.V., Titlyanov E.A. Response of prostaglandin content in the red alga *Gracilaria verrucosa* to season and solar irradiance // Phytochemistry. 2001. V. 58. № 7. P. 1067–1072.
- Jamieson G.R. GLC-identification techniques for long chain unsaturated fatty acids // Chromatogr. Sci. 1975. V. 13. P. 491–497.
- Johansen K.A., Overturf K. Alterations in expression of genes associated with muscle metabolism and growth during nutritional restriction and refeeding in rainbow trout // Comp. Bioch. Physiol. Part B. 2006. V. 144. P. 119–127.
- Kaivarainen E.I., Rendakov N.L., Efremov D.A., Nemova N.N.  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity in smolts of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) from the White Sea exposed to fresh, estuarine, and sea water // Doklady Biological Sciences. 2021. V. 501. P. 201–205.
- Kantserova N.P., Lysenko L.A., Veselov A.E., Nemova N.N. Protein degradation systems in the skeletal muscles of parr and smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. // Fish Physiol. Biochem. 2017. V. 43. № 4. P. 1187–1194.
- Kooijman S., Baas G., Bontje D. et al. Ecotoxicological application of dynamic energy budget theory // Ecotoxicology and Environmental Modelling: Emerging Topics in Ecotoxicology: Principles, Approaches and Perspectives 2 / Eds. Devillers J. Springer Science + Business Media. LLC. 2009. P. 237–259.
- Kraft A., Berge J., Varpe O., Falk-Petersen S. Feeding in Arctic darkness: mid-winter diet of the pelagic amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* // Marine biology. 2012. V. 160(1). P. 241–248.
- Lajus D.L., Golovin P.V., Bakhvalova A.E., Demchuk A.S., Dorcham A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Murzina S.A., Polyakova N.V., Rybkina E.V., Yurtseva A.O. Threespine stickleback of the White Sea: population characteristics and role in the ecosystem // Contemp. Probl. Ecol. 2020. V. 13. № 2. P. 132–145.
- Lysenko L.A., Kantserova N.P., Kaivarainen H.I., Krupnova M.Ju., Nemova N.N. Skeletal muscles protease activities in the early growth and development of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol. 2017. V. 211. P. 22–28.
- Murzina S.A., Dgebuadze P.Yu., Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Mekhova E.S., Nguyen T.H. Thanh. Lipids and Fatty Acids of the Gonads of Sea Urchin *Diadema setosum* (Echinodermata) From the Coastal Area of the Nha Trang Bay, Central Vietnam // European J. Lipid Science and Technology. V. 123(7). 2000321. <https://doi.org/10.1002/ejlt.202000321>
- Murzina S.A., Pekkoeva S.N., Kondakova E.A., Nefedova Z.A., Filippova K.A., Nemova N.N., Orlov A.M., Berge J., Falk-Petersen S. Tiny but Fatty: Lipids and Fatty Acids in the Daubed Shanny (*Leptoclinus maculatus*), a Small Fish in Svalbard Waters // Biomolecules. 2020. V. 10. P. 368.
- Murzina S.A., Voronin V.P., Churova M.V., Ruokolainen T.R., Shulgina N.S., Provotorov D.S., Tikhonova O.V., Nemova N.N. The Effects of Low-Level Helium–Neon (He–Ne) Laser Irradiation on Lipids and Fatty Acids, and the Activity of Energetic Metabolism Enzymes and Proteome in the Blastula Stage and Underyearlings of the Atlantic Salmon *Salmo salar*: A Novel Approach in Salmonid Restoration Procedures in the North // Biomolecules. 2022. V. 12. P. 133.
- Nemova N.N., Fokina N.N., Nefedova Z.A., Ruokolainen T.R., Bakhmet I.N. Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels *Mytilus edulis* L. under the influence of ambient salinity // Polar Record. 2013. V. 49(03). P. 272–277.
- Nemova N.N., Kaivarainen E.I., Rendakov N.L., Nikerova K.M., Efremov D.A. Cortisol content and  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity under adaptation of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) to salinity changes // J. Ichthyology. 2021. V. 61. № 5. P. 771–778.
- Nemova N.N., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.N. et al. The Effect of the Photoperiod on the Fatty Acid Profile and Weight in Hatchery-Reared Underyearlings and Yearlings of Atlantic Salmon *Salmo salar* L. // Biomolecules. 202. V. 10(6). P. 845.
- Pekkoeva S.N., Voronin V.P., Shatilina Z.M., Madyarova E.V., Axenov–Gribanov D.V., Shirokova Y.A., Timofeyev M.A., Nemova N.N., Murzina S.A. Lipid and fatty acid composition of scavenging amphipods *Ommatogammarus* spp. from different depths of lake Baikal // Limnology. 2021. V. 22(3). P. 299–311.
- Rabinovich A.L., Ripatti P.O., Balabaev N.K., Leermakers F.A.M. Molecular dynamics simulations of hydrated unsaturated lipid bilayers in the liquid-crystal phase and comparison to self-consistent field modeling // Physical Review. E. 2003. V. 67. № 1. P. 011909\_1–011909\_14.
- Shulgina N.S., Churova M.V., Murzina S.A., Krupnova M.Y. The Effect of Continuous Light on Growth and Muscle-Specific Gene Expression in Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Yearlings // Life. 2021. V. 11. № 4. P. 328.
- Smith L. Spectrophotometric assay of cytochrome c oxidase // Methods in Biochem. Analysis. 1995. V. 2. P. 427–434.
- Somero G.N. Protein adaptations to temperature and pressure: complementary roles of adaptive changes in amino acid sequence and internal milieu // Comparative biochemistry and physiology B: Biochem. Mol. Biol. 2003. V. 136(4). P. 577–591.
- Voronin V.P., Ruokolainen T.R., Artemenkov D.V., Rolskii A.Y., Orlov A.M., Murzina S.A. 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. V. 11(5). P. 704.

## **Ecological Biochemical Adaptations in Aquatic Organisms**

**N. N. Nemova<sup>#</sup>**

*Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,  
11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, 185910 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: nnnemova@gmail.com*

The general ideas regarding ecological biochemical adaptations in aquatic organisms based on the results obtained by using a set of field and experimental methods over decades of research on members of marine and freshwater fish fauna and on their food items (molluscs, crustaceans) carried out by the Ecological Biochemistry Think Tank team. Examples of biochemical adaptations in aquatic organisms are provided. Certain conclusions are drawn regarding the common and specific pattern of metabolic adaptive response in the studied organisms growing and developing under normal conditions and upon changes in the environment. The results improve our understanding of the mechanisms behind ecological biochemical adaptations and their role in maintaining homeostasis in aquatic organisms.

*Keywords:* biochemical adaptations, aquatic organisms, ecology, environmental factors