

## ЛИПИДНЫЙ СТАТУС ДВУХ МАССОВЫХ ВИДОВ ВЕСЛОНОГИХ РАЧКОВ РОДА *CALANUS* АРХИПЕЛАГА ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА

Немова Н.Н.<sup>1,2</sup>, Мурзина С.А.<sup>2</sup>, Нефедова З.А.<sup>2</sup>, Мартынова Д.М.<sup>3,4</sup>, Пеккоева С.Н.<sup>2</sup>,  
Рипатти П.О.<sup>2</sup>

<sup>1</sup> – Руководитель проекта

<sup>2</sup> – Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии  
Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия

<sup>3</sup> – ФГБУН Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>4</sup> – Национальный парк «Русская Арктика», Архангельск, Россия

[murzina.svetlana@gmail.com](mailto:murзина.svetlana@gmail.com)

В условиях меняющегося климата изучение морской флоры и фауны северных территорий является необходимыми и неотъемлемыми в цепи мониторинговых работ проводимых в Арктическом регионе. Интерес к этому вопросу возрастает в связи с широко обсуждаемой в последнее время проблемой глобального потепления и последствиями этого влияния на экосистемы в Арктическом регионе [1, 2]. Основой морских пелагических экосистем Арктики являются ключевые виды зоопланктона. Зоопланктон Арктики представлен в основном отрядом Copepoda, в котором ведущую роль играют крупные каляниды *Calanus hyperboreus* и *C. glacialis* [3, 4, 5, 6, 7]. Виды рода *Calanus* - ведущие компоненты зоопланктонных сообществ Арктического Бассейна, его периферических морей и соседних территорий Атлантического и Тихого океанов. Распределение *Calanus glacialis* (Jaschnov, 1955) связано с распространением арктических водных масс в северном полушарии [8, 9]. В Атлантическом океане ареал этого вида заходит на юг до Nova Scotia [10], и в Тихом океане до северной части Охотского моря [8]. *Calanus hyperboreus*, как и *C. glacialis*, связан с холодными Арктическими водами (АрВ) Северного Ледовитого океана и арктическими водами Гренландского моря, хотя *C. glacialis* считается шельфовым видом, а *C. hyperboreus* – океанический вид и обитает в более глубоководных участках морей [11, 12, 13]. Биомасса этих видов варьирует при изменении ледовой обстановки и определяется преобладающей водной массой [4, 14]. В районах с преобладанием полярных вод в Северном Ледовитом океане или Арктических вод в Гренландском море холодноводные виды формируют основу биомассы зоопланктона, среди которого доминируют *C. hyperboreus* [12, 15] и *C. glacialis* [11, 16].

Организмы высоких широт, особенно зоопланктон, приспособлены накапливать большое количество липидов за счет питания высокоэнергетической пищей в течение короткого арктического лета, которое считается наиболее продуктивным периодом в Арктике, после которого гидробионты могут в течение длительной зимы обходиться без пищи. Изучение состава, функций и роли липидов, их жирнокислотных компонентов в организме, а также процессов трансформации и передачи энергии в звеньях пищевых цепей арктических и субарктических экосистем имеет существенное значение для понимания вопроса об оптимальном функционировании всех метаболических систем организма в условиях изменяющихся факторов среды. Для морских организмов высоких широт роль липидов особенно велика, прежде всего, как запасных веществ и как метаболитов, необходимых для адаптации организма к суровым условиям среды обитания [17, 18, 19, 20]. Изменения липидного состава могут быть связаны с качеством пищи, температурными и соленостными условиями [21]. У копепод сложный жизненный цикл, в общих чертах можно отметить, что развитие многих видов рода *Calanus* начинается с момента откладки яиц и проходит через

несколько науплиальных (молодь) и нескольких копеподитных стадий (более взрослые особи) [22], до их главной 5 стадии (CV), в которой они могут перезимовывать [13] и завершается развитие формированием половозрелой особи (самки и самцы). Успешность развития также связана с качественным и количественным составом липидов. Содержание липидов в копеподах составляет от 2 до 61% сухого веса тела в низких широтах и от 8 до 73% в высоких широтах [23]. Для копепод Арктики (*Calanus glacialis*, *Metridia longa*) характерно высокое содержание липидов (37–54%), а основными жирными кислотами являются C20:1 и C22:1 [24]. Особенности качественного и количественного липидного состава гидробионтов отражаются на метаболизме не только одного организма, но и всех видов, составляющих пищевую цепь. Трофические цепи в пелагических морских экосистемах берут начало от фитопланктона (первичных продуцентов), дальнейшая передача и трансформация вещества и энергии осуществляется за счёт потребления фитопланктона растительноядными организмами – зоопланктоном, затем энергия и вещество переходят на более высокие трофические уровни – к рыбам и млекопитающим [25]. Липиды могут служить своеобразными маркерами для изучения трофических цепей. Известно, что большинство жирных кислот не синтезируется в организме рачка, но поступает с пищей (с фитопланктоном) [26]. Зная продуцентов, синтезирующих ту или иную кислоту, и проанализировав липидный состав пищи и консументов, можно определить трофические взаимосвязи между фитопланктоном и копеподами, а также между копеподами и некоторыми рыбами, например, миктофидами [20, 26, 27, 28].

Зоопланктон – единственная возможность для полярных планктоноядных рыб обеспечить себя высокоэнергетическими компонентами за счет питания, именно поэтому биология и развитие полярных рыб и зоопланктона неразрывно связаны друг с другом [20]. Следовательно, любые изменения первичных звеньев трофической сети, связанные с климатическими изменениями, могут привести к существенным, а иногда и к необратимым последствиям для экосистемы в целом.

В настоящей работе проведено исследование массовых видов копепод рода *Calanus* (*Calanus glacialis*, *Calanus hyperboreus*), ведущего компонента зоопланктонных сообществ Арктического бассейна, его периферических морей и соседних территорий Атлантического и Тихого океанов. Изучали липидный и жирнокислотный состав калянусов, обитающих в акватории архипелага Земли Франца Иосифа (на нескольких станциях) с учетом особенностей гидрологического режима (температура, соленость), термохалинной структуры водных масс, биотических факторов (кормовая база), а также физиологического состояния организма (старших копеподит CIV и CV стадий и половозрелых самок, каждая из которых находилась в двух состояниях – особи, которые продолжают питаться или те, что перешли в состояние диапаузы).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор биологических проб проведен в ходе экспедиции НП «Русская Арктика» к Земле Франца Иосифа (25.07-01.09.2013). Гидрологические и гидробиологические работы велись в дрейфе на глубинах до 554 м, преимущественно в основных проливах между островами. Гидрологические исследования включали в себя автоматические измерения основных показателей водной среды (температура, солёность) с помощью опускаемых зондов с электронной системой регистрации натурных данных в режиме реального времени (Valeport MIDAS 500). Сбор зоопланктона осуществляли с применением стандартного оборудования (планктонная сеть Джеди, диаметр входного отверстия 36 см, диаметр ячеи фильтрующего конуса 200 мкм). Классическая схема отбора зоопланктонных и фитопланктонных проб предполагает облов водной толщи по стандартным слоям (горизонтам) без привязки к гидрологической структуре водной

толщи. В экспедиции применялся качественно новый подход, при котором сначала производили зондирование водной толщи. Данные с зонда были перенесены в компьютер немедленно после подъема зонда, и определение гидрологической структуры на каждой станции производилось «на месте». После первичной оценки структуры водных масс, облов зоопланктона на этой же станции производился в соответствии с этой структурой. Это обеспечило высокую степень соответствия биологических и гидрологических данных в дальнейшем анализе.

Определение стадий развития копепод проводили используя описания [29] и [30]. Собранный материал фиксировали 96% спиртом в соотношении 1:10 и до анализа хранили в холодильнике, непосредственно перед анализом материал перефиксировали по методу Фолча [31]. В 2014 году в лабораторных условиях с помощью биохимических методов определили качественный и количественный липидный и жирнокислотный состав двух видов зоопланктона *C. glacialis* и *C. hyperboreus*. Биохимический анализ копепод включал определение общих липидов (ОЛ), энергетических – триацилглицеринов (ТАГ), эфиров холестерина (ЭХ) и восков, структурных липидов – холестерина (ХС), общих фосфолипидов (ФЛ), а также жирных кислот (ЖК) насыщенного (НЖК), мононенасыщенного (МНЖК) и полиненасыщенного (ПНЖК) ряда.

Выделение липидов из зафиксированного материала проводили по методу Фолча смесью хлороформ-метанол (2:1 по объему) [31]. Суммарные липиды фракционировали на пластинках «Silufol» 150 x 150 мм («Avalier», Czechoslovakia) в системе растворителей: петролейный эфир – диэтиловый эфир – уксусная кислота (90:10:1 по объему) [32]. Для количественного определения общих фосфолипидов, холестерина, триацилглицеринов, эфиров холестерина использовали гидроксаматный метод [33]. Измерения проводили на спектрофотометре СФ-2000 при длине волны 540 нм. Интенсивность окраски комплекса прямо пропорциональна количеству образовавшихся гидроксаматных производных. Количественное определение холестерина проводили по методу Ф. Энгельбрехта с использованием трихлоруксусного железа, растворенного в хлорной кислоте [34]. Интенсивность образовавшейся окраски измеряли на спектрофотометре СФ-2000 при длине волны 550 нм.

Для определения спектра ЖК общих липидов использовали метод газожидкостной хроматографии. Полученные метиловые эфиры ЖК разделяли на хроматографе «Хроматэк Кристалл-5000.2» (Россия) с пламенно-ионизационным детектором, с капиллярными колонками фирмы Phenomenex, USA: Zebron ZB-FFAP (внутренний диаметр 0.32 мм и длина 50 м, толщиной слоя жидкой фазы 0.50 мкм), в качестве подвижной фазы служил азот. Количественное определение ЖК проводили с помощью внутреннего стандарта – определенного количества бегеновой кислоты (22:0), добавляемой к раствору липидов. Идентификацию ЖК осуществляли, сравнивая хроматографические подвижности имеющихся на хроматограмме пиков (времени удерживания и логарифмических индексов) с таковыми для стандартных ЖК, при этом использовали стандартные растворы метиловых эфиров ЖК («Supelco»). Обработку хроматограмм проводили с использованием компьютерной программы «Хроматэк Аналитик». Работа проведена на базе лаборатории экологической биохимии с использованием оборудования ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

Результаты были обработаны с применением общепринятых методов вариационной статистики [35]. Статистический анализ проводили с использованием пакета Excel и компьютерной программы STATGRAFICS 2.5 для Windows.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Распределение изучаемых видов.** Старшие копеподитные особи (CV) и самки *C. glacialis* в состоянии диапаузы были обнаружены в подавляющем большинстве в придонных слоях и незначительное количество особей находилось в поверхностном слое водных масс: «Глубокая Арктика» (DAR) (30-250 м), «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (BAR) (0-277 м), «Придонный заток Атлантики» (BAT) (142-550 м), «Поверхностная Арктика» (SAR) (0-52 м, только копеподиты CV). *C. glacialis* был обнаружен и в смешанных водных массах: «Глубокая Арктика» и «Придонный заток Атлантики» (DAR+BAT) (40-450 м), «Поверхностная Арктика» и «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (SAR+BAR) (0-220 м), «Прибрежье (сильно перемешанный поверхностный слой)», «Поверхностная Арктика», «Глубокая Арктика», «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (SM+SAR+DAR+BAR) (0-240 м), а также «Поверхностная Арктика», «Глубокая Арктика», «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (SAR+DAR+BAR) (0-450 м). Питающиеся особи данного вида были найдены (выловлены) только в поверхностных водных слоях: «Поверхностные сильно перемешанные воды» (SM, 0-20 м), «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (BAR, 23-68 м), «Поверхностная Арктика» (SAR, 0-20 м).

Старшие копеподиты (CIV, CV) и половозрелые самки *C. hyperboreus*, обе группы были обнаружены как в состоянии диапаузы, так и продолжающими питаться в водных массах: «Придонный заток Атлантики» (BAT, 142-550 м); «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (BAR, 0-277 м); «Поверхностная Арктика» (SAR, 0-220 м); «Поверхностные сильно перемешанные воды» (SM, 3-15 м, только питающиеся CIV); «Глубокая Арктика» (DAR, 30-260 м); «Придонный заток Атлантики» (DAR+BAT, 40-450 м, только «диапазирующие» CIV, CV и самки); «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (SAR+DAR+BAR, 240-450 м, только CV и самки «диапазирующие»).

**Липидный статус исследуемых рачков.** Установлено, что уровень общих липидов (ОЛ) у самок *C. glacialis* и *C. hyperboreus* в состоянии диапаузы был высоким и составил 87,5 и 88,0% сухого вещества, соответственно, по сравнению с таковым у питающихся особей – 63,04 и 67,8%. Показано, что у исследуемых животных (включая стадию диапаузы), собранных на большинстве станций происходит значительное накопление запасных липидов в форме восков (до 84,4% сухого вещества) и триацилглицеринов (ТАГ) (до 38,5% сухого вещества). Эти липиды являются фундаментальным энергетическим резервом и могут быть использованы в течение длительного периода развития (включая зимний период), обеспечивая энергией все процессы жизнедеятельности организма [36, 37, 38, 39]. Обе группы липидов относят к нейтральным липидам. ТАГ рассматриваются как энергетические липиды, быстро включающиеся в процессы обмена по сравнению с восками, которые включаются в эти процессы гораздо медленнее, они запасаются на длительный срок и расходуются, например, в диапаузе у зоопланктона [19, 38, 39], чем объясняется высокий уровень восков у исследуемых «диапазирующих» копепод. Варьирование уровня запасных липидов (прежде всего ТАГ) у копепод, обитающих в разных по гидрологическим условиям водных массах, может быть связано с особенностями их использования в специфических условиях (температурный режим, высокая соленость и глубокководностью на отдельных станциях), а также с доступностью корма в период активного питания.

На некоторых станциях, где господствует водная масса «Поверхностные нетрансформированные воды Баренцева моря, пришедшие с юга» (0-80 м) при сочетании определенных условий (температура, соленость, глубина) у старших копепоидит *C. glacialis* (CV стадия) происходило накопление структурных липидов и их преобладание над запасными липидами. При этом показатели отношения ХС/ФЛ у этих животных были самые высокие (до 13,2% сухого вещества), что связано, в первую очередь, с реакцией мембран на понижение температуры и повышение солености. Одним из механизмов биохимических адаптаций является также обнаруженное накопление ХС (до 47,15% сухого вещества) у копепод, отобранных на отдельных глубоководных станциях, которое способствует снижению окисляемости мембранных липидов, что особенно важно при дефиците антиоксидантов в условиях ограниченной освещенности и флюктуаций температур.

Дискриминантный анализ копепод *Calanus glacialis* и *C. hyperboreus*, обитающих в разных водных массах архипелага Земли Франса Иосифа, где в качестве переменных были выбраны основные классы липидов – ФЛ, ТАГ, ЭХС и ХС, позволил разделить исследуемые виды копепод по двум основным дискриминантным функциям. Первая функция определяет 55% изменчивости исследуемых объектов ( $p < 0,0001$ ), вторая функция – 45% ( $p < 0,0001$ ). При расположении объектов исследования в пространстве первой и второй дискриминантной функции (Рис. 1) четко выделяются две группировки – копеподы обоих видов, различающихся местом обитания. Одна группа формирует скопление животных, обитающих в придонных и глубоководных водных слоях (от 155 до 450 м), а вторая группа сформирована копеподами, живущими на меньших глубинах (0 до 240 м). Выявленные группы различаются по содержанию отдельных классов липидов. Первая функция сформирована структурными липидами – ФЛ (нагрузка 0,88), а вторая – энергетическими липидами – восками (0,87), что демонстрирует и определяет направление изменчивости копепод по качественному и количественному содержанию липидных классов. Дискриминантный анализ данных подтверждает выводы биохимического анализа о корреляции уровня структурных и запасных липидов у копепод двух видов в зависимости от особенностей гидрологического режима водной массы (глубина, соленость, температура).

Различия исследуемых видов копепод по ФЛ можно объяснить особой ролью этой группы липидов в механизмах температурных биохимических адаптаций. Изменение температуры среды может отразиться на физико-химических свойствах клеточных и субклеточных мембран, в том числе и на соотношении отдельных ФЛ и их жирных кислот. Количественные вариации отдельных ФЛ, которые отражаются и на содержании общих ФЛ, поддерживают и обеспечивают «жидкость» мембран, необходимую для их функционирования в условиях изменяющихся условий, что показано в данном исследовании для копепод обоих видов в состоянии диапаузы, испытывающих вариации температуры в поверхностных водных массах. Различия в количестве запасных липидов – восков (вторая дискриминантная функция) и ТАГ у исследуемых групп животных могут указывать на разную степень интенсивности метаболических процессов, возможный синтез *de novo* восков (включая стадию диапаузы), а также могут быть связаны с качеством и количеством кормовой базы в период питания.

О роли жирных кислот в физиологических процессах у копепод известно не так много, однако доказана важность доли полиеновых жирных кислот в пище [40, 41]. Полиеновые жирные кислоты являются соединениями, определяющими успешность эмбрионального развития и дальнейшего вылупления науплиев (молодь копепод), а также являются предшественниками простагландинов, гормонов-регуляторов ионного обмена, созревания ооцитов и плодовитости. Эти жирные кислоты практически не

синтезируются в копеподах *de novo*, но поступают в организм рачка с пищей [26]. Основное количество жирных кислот синтезируют фитопланктонные водоросли и некоторые гетеротрофные бактерии. В организме копеподы эти соединения используются в неизменном виде и выполняют структурную и запасующую функции. При изучении жирнокислотного спектра копепод в настоящей работе установлено, что в полиеновых жирных кислотах (ПНЖК) общих липидов преобладают незаменимые 20:5 $\omega$ -3 и 22:5 $\omega$ -3 кислоты, которые рачки получают при питании фитопланктоном, а среди моноеновых жирных кислот (МНЖК) доминирует 16:1 $\omega$ -7 кислота. Известно, что в арктических водах среди фитопланктона значительную долю биомассы составляют диатомовые и динофлагелляты. Для диатомовых водорослей характерно преобладание 16:1(n-7) и 20:5(n-3) ЖК, а для динофлагеллят – 18:4(n-3) и 22:6(n-3), которые являются биомаркерами для данных водорослей [17, 19, 20, 42, 43]. Известно, что ПНЖК фитопланктона могут модифицироваться зоопланктоном в насыщенные и моноеновые жирные кислоты и жирные спирты, которые депонируются в их теле в форме восков [38]. Результаты настоящего исследования жирнокислотного состава копепод (*C. glacialis* и *C. hyperboreus*) свидетельствуют о накоплении у них жирных кислот определенного состава, которые в последующем могут быть трансформированы и передаваться к консументам разного порядка (зоопланктон, рыбы) в арктических пищевых цепях в летний и осенний сезоны [12, 44].

По содержанию 60 жирных кислот общих липидов проведен компонентный анализ копепод *C. hyperboreus* (рис. 2).

Установлено, что эти биохимические показатели позволяют с 93% точностью разделить исследуемых копепод по виду: четко выделяются две видовые группы *C. glacialis* и *C. hyperboreus*, а также внутри группы *C. hyperboreus* формируются две подгруппы, которые демонстрируют различия между животными в состоянии диапаузы и особей, продолжающих питаться. Такая группировка животных связана с разным содержанием в них двух жирных кислот, которые вносят наибольший вклад в их разделение: первая компонента представлена насыщенной кислотой 14:0, а вторая полиеновой 20:5n-3, что подтверждается результатами биохимического анализа.

Уровень 14:0 и 20:5n-3 кислот у *C. hyperboreus* как самок, так и старших копеподит, продолжающих питаться и в состоянии диапаузы различался и составлял 2,16% и 21,81%, и 1,63% и 22,06% сухого вещества, соответственно. Следует отметить, что содержание этих кислот в состоянии диапаузы у старших копеподит *C. glacialis* был значительно выше, чем у *C. hyperboreus* – 4,27% и 27,70% сухого вещества, соответственно. Известно, что рост копепод, развитие половых продуктов и репродуктивный процесс в целом, тесным образом связаны с количеством незаменимых кислот, накопленных в период летнего питания фитопланктоном [45]. Установленные нами различия в содержании 20:5n-3 у копепод разного физиологического статуса связаны, по-видимому, с необходимостью их наибольшего накопления и дальнейшего использования (в том числе и в диапаузе) в процессах роста и развития. Показанные выше биохимические вариации ФЛ у копепод, обитающих в разных водных массах, связаны с участием 20:5n-3 и 22:6n-3 кислот, входящих в состав структурных фосфолипидов, в регуляции активности мембраносвязанных ферментов в условиях низких температур. Видовые различия уровня 20:5n-3 у копепод *C. glacialis* и *C. hyperboreus* могут также зависеть как от доступности и массовости корма в местах обитания этих видов в летний сезон, когда происходит активное питание, так и могут быть обусловлены генетически детерминированными процессами накопления и использования этой пищевой кислоты.

В целом, вариации в содержании общих липидов, отдельных классов липидов (восков, ТАГ, ХС, ФЛ), жирных кислот у копепод *C. glacialis* и *C. hyperboreus*,

обитающих в акватории Земли Франса Иосифа (в разных водных массах) связаны как с экологическими условиями обитания (глубиной, давлением, соленостью, особым температурным и световым режимом), так и с физиологическим статусом организма, что оказывает влияние на запуск тех приспособительных реакций (с участием липидов), которые способствуют оптимальной работе всех метаболических процессов организма в сложившихся условиях. Результаты биохимического анализа доминирующих видов зоопланктона Арктики могут использоваться в исследованиях по биомониторингу состояния морских экосистем высоких широт, поскольку они позволяют судить о значении исследуемых копепод как необходимых структурных и энергетических компонентов питания для промысловых видов рыб.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2014-2016 гг. «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации», отдельные этапы биохимического анализа проведены за счет средств Программы Президента РФ «Ведущие научные школы» НШ – 1410.2014.4.

Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в сборе биоматериала всей команде экспедиции НП «Русская Арктика».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] Arctic Climate Impact Assessment (ICIA) Report, 2004.
- [2] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) Report, 2013.
- [3] T.G. Nielsen, B.W. Hansen. *I. Hydrography, phytoplankton and bacterioplankton*, 1995, **16**, 205-216.
- [4] N. Mumm, H. A. Hanssen et. al. *Polar. Biol.*, 1998, **20**, 189–197.
- [5] S. Falk-Petersen, T.M. Dahl, C.L. Scott et al. *Mar. Ecol.*, 2002, **227**, 187-194.
- [6] G. Arnkvaen, M. Daas, K. Eiane. *Polar. Biol.*, 2005, **28**, 528-538.
- [7] A. Weydmann, J.E. Søreide, S. Kwasniewski, E. Leu, S. Falk-Petersen, J. Berge. *J. Plankt. Res.*, 2013, **35**, 831-842.
- [8] В.А. Яшнов. *Зоол. журн.*, 1955, **34**, 1210–1223.
- [9] R.J. Conover. *Hydrobiology*, 1988, **167/168**, 127–142.
- [10] J.A. Runge, I.A. McLaren, C.J. Corkett et al. *Mar. Biol.*, 1985, **86**, 241–246.
- [11] S.L. Smith, W.O. Smith, L.A. Codispoti, D.L. Wilson. *J. Mar. Res.*, 1985, **43**, 693–717.
- [12] H.J. Hirche. *Polar. Biol.*, 1991, **11**, 351–362.
- [13] S. Falk-Petersen, S. Timofeev, V. Pavlov, J.R. Sargent. *Climate variability and the effect in arctic food chains*, 2006, 147–161.
- [14] H.J. Hirche, S. Kwasniewski. *J. Mar. Syst.*, 1997, **10**, 299–317.
- [15] S.L. Smith. *J. Mar. Res.*, 1988, **46**, 145–181.
- [16] S. Diel. *Polar. Res.*, 1991, **88**, 113.
- [17] C.L. Scott, S. Kwasniewski, S. Falk-Petersen et al. *Polar Biol.*, 2000, **23**, 510-516.
- [18] W. Hagen, H. Auel. *Mar. Zool.*, 2001, **104**, 313-326.
- [19] C.L. Scott, S. Kwasniewski, S. Falk-Petersen et al. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2002, **235**, 127-134.
- [20] R.F. Lee, W. Hagen, G. Kattner. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2006, **307**, 273-306.
- [21] M.F. Payne, R.J. Rippingale. *Aquaculture*, 2001, **201**, 251-262.
- [22] H.J. Hirche, T. Brey, B. Niehoff. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2001, **219**, 205-219.
- [23] U. Bamstedt. *The Biological Chemistry of Marine Copepods*, 1986, 1-55.
- [24] R.F. Lee. *Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.*, 1975, **51**, 263-266.
- [25] S. Falk-Petersen, C.C.E. Hopkins, J.R. Sargent. *Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp.*, 1990, 315-333.

- [26] A. Lacoste, S.A. Poulet, A. Cueff, G. Kattner, A. Ianora, M. Laabir. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2001, **259**, 85-107.
- [27] H. Saito, Y. Kotani. *Mar. Chem.*, 2000, **71**, 69-82.
- [28] G. Cotonnec, C. Brunet, B. Sautour, G. Thoumelin. *J. Plank. Res.*, 2001, **23**, 693-703.
- [29] К.А. Бродский. *Веслоногие рачки Calanoida Дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна*. Определитель. Л: Наука, 1950, 441 с.
- [30] Л.И. Сажина. *Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана*. Определитель. Киев: Наукова Думка, 1985, 240 с.
- [31] J. Folch, M. Lees, G. H. Sloan-Syanley. *J. Biol. Chem.*, 1957, **226**, 497-509.
- [32] Э. Шталь. *Хроматография в тонких слоях*. Москва, 1965, 54 с.
- [33] В.С. Сидоров, Е.И. Лизенко, О.М. Болгова, З.А. Неведова. *Лососевые (Salmonidae) Карелии*. Петрозаводск: Карел. Фил. АН СССР, 1972, **1**, 152-163.
- [34] F.M. Engelbrecht, F. Mari, J.T. Anderson. *S.A. Med. J.*, 1974, **48**, 250-356.
- [35] Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. *Элементарная биометрия: учеб. пособие*. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 104 с.
- [36] Е.М. Крепс. *Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов*. СПб: Наука, 1981, 339 с.
- [37] W.V. Allen. *Am. Zool.*, 1976, **16**, 631-647.
- [38] J.R. Sargent, R.J. Henderson. *Biological chemistry of marine copepods*. University Press, Oxford, 1986, 59-108.
- [39] G. Kattner, W. Hage, R.F. Lee, R. Campbell, D. Deibel, S. Falk-Petersen, M. Graev, B.W. Hansen, H.J. Hirsch, S.H. Jonasdotti, M.L. Madsen, P. Mayzaud, D. Muller-Navarra, P.D. Nichols, G.A. Paffenhofe, D. Pond, H. Saito, D. Stubin, P. Virtue. *Can. J.Fish. Aquat. Sci.*, 2007, **64**, 1628-1639.
- [40] W.C.M. Klein Breteler, N. Schogt, M. Baas, S. Schouten, G.W. Kraay. *Mar. Biol.*, 1999, **135**, 191-198.
- [41] M. Starr, J.A. Runge, J.C. Therriault. *Sarsia*, 1999, **84**, 379-389.
- [42] A. Wold, E. Leu, W. Walkusz, S. Falk-Petersen. *Polar Biol.*, 2007, **5**, 655-658.
- [43] M. Graeve, M. Lundberg, M. Boer, G. Kattner, H. Hop, S. Falk-Petersen. *Mar. Biol.*, 2008, **153**, 643-651.
- [44] S.A. Murzina, Z.A. Nefedova, S. Falk-Petersen, P.O. Ripatti, T.R. Ruokolainen, S.N. Pekkoeva, N.N. Nemova. *Int. J. Mol. Sci.*, 2013, **14**, 7048-7060.
- [45] D.W. Pond, R.P. Harris. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 1996, **76**, 579-594.

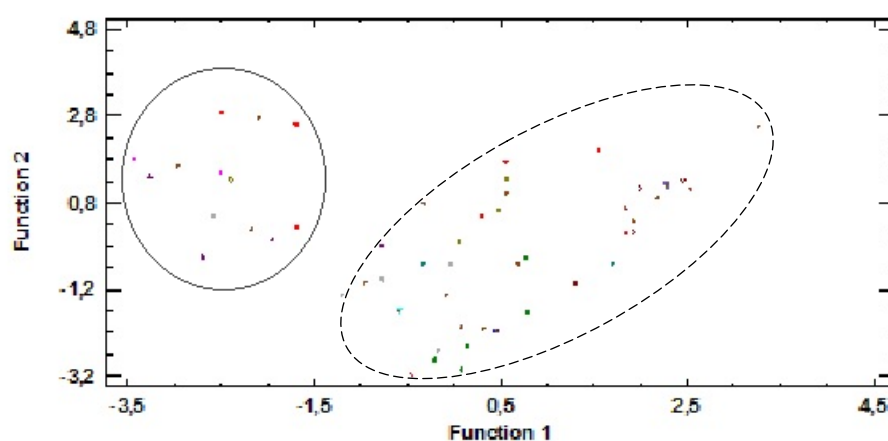


Рисунок 1. Дискриминантный анализ копепод *Calanus glacialis* и *Calanus hyperboreus*, обитающих в разных водных слоях Земли Франса Иосифа, по содержанию ФЛ, ТАГ, ЭХС, ХС в пространстве главных дискриминантных функций.

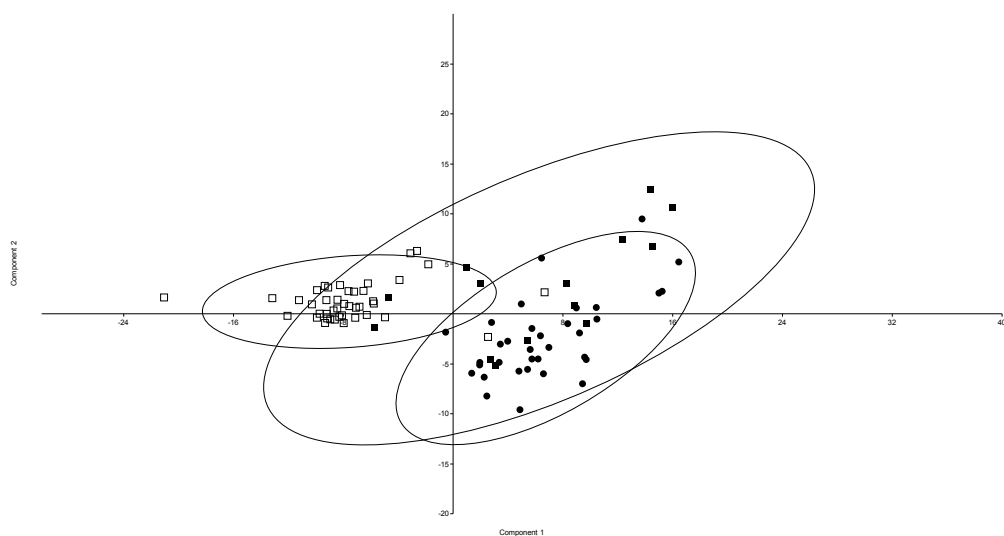


Рисунок 2. Компонентный анализ копепод *C. hyperboreus*, находящихся в состоянии диапаузы и питающихся (старшие копеподиты CIV, CV, самки), а также только старших копеподит в состоянии диапаузы *C. glacialis*, обитающих в разных водных массах Земли Франса Иосифа по содержанию 60 жирных кислот общих липидов. Пустой квадрат – *C. glaicalis*, диапазирующий, черный квадрат – *C. hyperboreus*, питающийся, пустой круг – *C. hyperboreus*, диапазирующий.