

Сравнительная характеристика жирно-кислотного состава липидов заводской и дикой молоди атлантического лосося *Salmo salar* L.

З. А. НЕФЕДОВА, С. А. МУРЗИНА, С. Н. ПЕККОЕВА, В. П. ВОРОНИН, Н. Н. НЕМОВА

Институт биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФНЦ
“Карельский научный центр Российской академии наук”
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: murzina.svetlana@gmail.com

Статья поступила 03.10.2019

После доработки 14.10.2019

Принята к печати 07.11.2019

АННОТАЦИЯ

Сравнительный анализ жирно-кислотного состава общих липидов заводской и дикой молоди лосося (сеголеток 0+ и пестряток 1+) показал значительные различия между ними в содержании физиологически значимых жирных кислот и их соотношений. Заводская молодь обоих возрастов имеет очень низкое содержание физиологически значимых 18:3n-3 и 20:4n-6 жирных кислот по сравнению с дикими особями, но сравнительно высокое количество 22:6n-3 (у сеголеток 0+) и 18:2n-6 жирных кислот (у двухлеток 1+). При этом заводская молодь (0+ и 1+) отличается от дикой более низким индексом соотношения незаменимых 18:3n-3/18:2n-6 жирных кислот (в 7,9 и 6,4 раза соответственно). Индекс суммарных полиненасыщенных жирных кислот n-3/n-6 семейств достоверно равен у диких и заводских сеголеток (0+), а у пестряток (1+) он в 2 раза ниже, чем у заводских рыб. У заводской молоди обнаружено сравнительно более высокое содержание олеиновой (18:1n-9) и минорных (20:1n-9, 22:1n-11) жирных кислот, но при этом снижен уровень насыщенных жирных кислот за счет соотношений 16:0 и 18:0. В пользу более высокой интенсивности метаболизма жирных кислот у дикой молоди свидетельствует более высокий индекс 16:0/18:1n-9 по сравнению с таковым у заводских рыб (1,50 и 1,47 против 0,84 и 0,46 для сеголеток (0+) и пестряток (1+) соответственно). У заводской молоди, особенно у пестряток (1+), более низкий уровень метаболизма жирных кислот сопровождается высоким накоплением их массы (в 4 раза) по сравнению с дикими особями этого же возраста.

Ключевые слова: атлантический лосось, дикая и заводская молодь, жирные кислоты.

На Северо-Западе России в реках Кольского полуострова обитают “дикие” популяции атлантического лосося *Salmo salar* L. Одна из многочисленных популяций лосося воспроизводится в р. Варзуга с ее многочисленными притоками и порогами. Рыбы, которые эволюционно адаптированы к низким температурам северных широт, характеризуются

высокой ненасыщенностью липидов и имеют в составе высокий уровень полиненасыщенных жирных кислот, что влияет на поддержание оптимального метаболизма [Peng et al., 2003]. Липидный, в том числе жирно-кислотный, статус молоди лососевых видов рыб является важной составляющей их адаптаций к различным условиям обитания, как в при-

родной, так и в искусственной среде. К основным факторам среды обитания лосося относят температуру, световой и кислородный режим, возраст, состав кормовых объектов, их массовость и доступность. Обеспеченность рыб качественным кормом определяет различия в их росте, причем влияние температуры, фотопериода, водности и других факторов обусловлено развитием кормовой базы и скоростью метаболических процессов [Sargent et al., 1989; Шустов, 1995]. Специфичность состава жирных кислот у рыб при разных условиях их развития определяется в основном характером потребляемой пищи. Модификация жирно-кислотных компонентов в липидах, связанная с изменением их уровня и соотношений, может влиять на физико-химические свойства мембран и вызывать изменение функциональной активности белков – ферментов [Крепс, 1981]. На соотношение между основными питательными веществами корма влияют сезонные изменения температуры. По мнению норвежских исследователей [Rørvik et al., 2003], зимой содержание жира (липидов) в корме лососей должно быть значительно выше, чем летом, тогда как доля белков – летом выше, чем зимой. Для атлантического лосося липидный и белковый обмен доминирует в общей системе метаболизма [Minghetti et al., 2011]. На формирование биохимического статуса и обмена веществ любого организма, в том числе рыб, влияют как наследственные факторы, так и специфические биохимические адаптации к конкретным условиям жизни [Сидоров и др., 1993].

В Республике Карелия с целью восстановления и поддержания естественных популяций атлантического лосося мальков выращивают в условиях Выгского рыбоводного завода (Карельский филиал ФГБУ “Главрыбвод”, Беломорский р-н, Республика Карелия). Известно, что выживаемость молоди, которую выпускают в природную среду, в значительной степени зависит от ее физиолого-биохимической сформированности в заводских условиях выращивания. Ограничение двигательного режима рыб значительно изменяет потребность организма в пищевых компонентах. Ранее показано, что у значительной части молоди, выращиваемой в искусственных условиях, возможно развитие некроза плавников, одной из причин которой яв-

ляется недостаток в рационах эссенциальных жирных кислот, их неправильно подобранные соотношения [Castell et al., 1972; Болгова, Щуров, 1987; Сидоров и др., 2000]. В связи с чем в настоящей работе проведено сравнительное исследование жирно-кислотного состава общих липидов молоди атлантического лосося (возраста 0+ и 1+), развивающейся в природных и заводских условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Молодь дикого лосося (сеголетки и пестрятки возраста 0+ и 1+ соответственно) отлавливали в осенний сезон на пороге Собачий – одном из биотопов приполярной р. Варзуга (Кольский п-ов, бас. Белого моря), в которой обитает одна из многочисленных популяций атлантического лосося. Протяженность порога около 600 м, ширина 120–160 м. Глубина варьирует в пределах 0,20–1,30 м, скорость течения составляет 0,5–1,2 м/с. Температура воды 6,2 °С. На этом пороге ежегодно происходит нерест производителей лосося и обитает молодь разных возрастных групп. Осенью, при снижении обилия дрифта, пестрятки питаются донными организмами с грунта, а также личинками ручейников и моллюсков, прикрепленными к водной растительности, которые доминируют в составе бентоса в это время [Шустов, 1995]. Для вылова рыб использовали аппарат электролова (Fa-1) норвежского производства. После отлова мальков выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля [Нефедова и др., 2005].

На Выгском рыбоводном заводе в осенний период отбирали искусственно выращиваемую молодь (сеголеток 0+ и пестрятки 1+). Рыба содержалась в бассейнах размером 2 × 2 м с заводским режимом освещения. Вода в бассейны поступала с Маткожненского водохранилища (р. Нижний Выг, Беломорский р-н, Республика Карелия). Температурный режим был естественный. В октябре температура варьирует в пределах 9,8–2,4 °С, а на момент взятия проб составляла 8,2 °С. Все остальные условия (плотность посадки, режим кормления, согласно потребностям возрастной группы, профилактические меры) содержания рыб соответствовали стандартам

искусственного выращивания. Для молоди лосося, выращиваемой в условиях завода, использовали коммерческий корм марки BioMar Inicio+901 (стартовый корм № 1.1 для сеголеток 0+) и марки BioMar Inicio+917 R (стартовый корм № 2 для пестряток 1+).

Жирно-кислотный состав общих липидов оценивали индивидуально (у каждой особи) по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношений. До проведения экстракции индивидуальные пробы молоди рыб гомогенизировали в смеси хлороформ : метанол (2 : 1, по объему) в стеклянных пробирках надлежащего объема. Общие липиды экстрагировали по методу Фолча [Folch et al., 1957], затем концентрировали с помощью роторно-вакуумной установки Hei-VAP Adavantage HL/G3 (Heidolph, Germany). Далее проводили метанолиз жирных кислот (ЖК) общих липидов [Новак, 1978]. Разделение метиловых эфиров ЖК проводили на газовом хроматографе "Кристалл 5000.2" (ЗАО "ХРОМАТЭК", Йошкар-Ола, Россия) с капиллярными колонками Zebron ZB-FFAP (Phenomenex, USA), используя в качестве внутреннего стандарта бегеновую кислоту (22:0) (Sigma Aldrich, USA). Хроматограммы обрабатывали с помощью компьютерной программы "Хроматэк Аналитик" (ЗАО "ХРОМАТЭК", Йошкар-Ола, Россия). В качестве стандартов метиловых эфиров ЖК использованы наборы Supelco 37 Component FAME Mix, Bacterial acid methyl ester (BAME) mix, PUFA No. 1 (Supelco, USA).

Результаты проведенных экспериментов обработаны с применением общепринятых методов вариационной статистики [Коросов, Горбач, 2007] с использованием компьютерных программ Excel и Stadia.

Исследования выполнены на базе лаборатории экологической биохимии ИБ КарНЦ РАН с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук".

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты исследований жирно-кислотного состава общих липидов дикой и заводской молоди лосося (сеголетки возраста 0+ и пестрятки 1+) представлены в таблице. Показано доминирование полиненасыщенных

жирных кислот (ПНЖК) у дикой молоди по сравнению заводской молодью (33,9 и 40,3 % против 29,96 и 31,55 % суммы ЖК). В составе общих липидов заводской молоди преобладали мононенасыщенные жирные кислоты (МНЖК) (в пределах 43,01–46,89 % суммы ЖК). Сравнивая спектры ПНЖК диких и заводских сеголеток, можно констатировать, что они достоверно не отличались уровнем суммарных ПНЖК (33,88 и 29,96 % суммы ЖК соответственно), в том числе ПНЖК $n-3$ семейства (23,96 и 21,42 % суммы ЖК соответственно). Однако у заводских сеголеток (0+) по сравнению с дикими установлено низкое содержание незаменимой 18:3 $n-3$ ЖК (1,1 и 9,13 % суммы ЖК соответственно), но повышенное (в 2,5 раза) содержание ее метаболитического производного 22:6 $n-3$ ЖК (13,22 и 5,38 % суммы ЖК). При этом у заводских сеголеток по сравнению с дикими достоверно понижено содержание суммарных ПНЖК семейства $n-6$ (7,54 и 9,36 % суммы ЖК соответственно) за счет низкого содержания эссенциальной 20:4 $n-6$ и арахидоновой ЖК (0,49 против 2,13 % суммы ЖК) при одинаковом уровне ее метаболитического предшественника – пищевой незаменимой 18:2 $n-6$, линолевой ЖК (5,52 и 5,29 % суммы ЖК). Дикие и заводские сеголетки значительно различались индексом соотношения эссенциальных ЖК 18:3 $n-3$ /18:2 $n-6$ (1,65 и 0,21 соответственно), который у диких рыб значительно выше (в 7,9 раза) за счет повышенного содержания 18:3 $n-3$ ЖК. Несмотря на различия в содержании отдельных ПНЖК семейств $n-3$ и $n-6$ (18:3 $n-3$, 22:6 $n-3$ и 20:4 $n-6$ ЖК), дикие и заводские сеголетки 0+ имели достоверно равные индексы соотношения суммарных ПНЖК двух семейств $n-3/n-6$ (2,51 и 2,83 соответственно). Установленные различия в содержании и соотношении незаменимых и эссенциальных ЖК, в том числе характеризующих ход и направленность реакций и процессов липидного обмена в организме, могли повлиять на размерные и весовые характеристики молоди рыб, которые у заводских сеголеток были выше, чем у диких сеголеток, в 1,2 и 2,6 раза соответственно.

У диких пестряток лосося по достижении возраста 1+ содержание суммарных ПНЖК повысилось (до 40,28 % суммы ЖК) за счет ЖК семейства $n-3$ (29,69 % суммы ЖК),

Жирно-кислотный состав молоди (0+, 1+) атлантического лосося *Salmo salar* L., обитающей в р. Варзуга (Собачий порог, бас. Белого моря) и выращиваемой в заводских условиях (Выгский рыбзавод), % суммы

Показатель	Место вылова			
	Река Варзуга (Собачий порог)		Выгский рыбзавод	
Возраст рыбы	0+	1+	0+	1+
Количество проб	15	14	15	15
Масса, г	1,4	6,96	3,68	28,14
Длина, см	5,8	9,75	7,16	13,48
14:0	2,12 ± 0,11	1,92 ± 0,07	4,33 ± 0,16*	2,82 ± 0,10 ^{A*}
16:0	19,75 ± 0,73	17,25 ± 0,16 ^A	16,75 ± 0,57*	13,55 ± 0,36 ^{A*}
18:0	8,33 ± 0,27	7,15 ± 0,09 ^A	3,91 ± 0,14*	3,34 ± 0,07 ^{A*}
Σ НЖК	33,18 ± 1,18	28,91 ± 0,14 ^A	26,97 ± 0,92*	21,53 ± 0,49 ^{A*}
16:1n-7	9,62 ± 0,37	9,14 ± 0,27	5,30 ± 0,16*	3,62 ± 0,11 ^{A*}
18:1n-9	13,15 ± 0,35	11,79 ± 0,24 ^A	19,94 ± 0,63*	29,59 ± 0,89 ^{A*}
18:1n-7	7,28 ± 0,21	7,10 ± 0,11	3,44 ± 0,12*	3,33 ± 0,12*
20:1n-9	0,42 ± 0,02	0,42 ± 0,02	5,45 ± 0,20*	4,50 ± 0,17 ^{A*}
22:1n-11	—	—	5,72 ± 0,21	3,51 ± 0,16 ^A
Σ МНЖК	32,30 ± 0,83	30,40 ± 0,31 ^A	43,01 ± 1,35*	46,89 ± 1,39*
18:2n-6	5,52 ± 0,13	5,12 ± 0,10 ^A	5,29 ± 0,09	10,03 ± 0,20 ^{A*}
20:4n-6	2,13 ± 0,18	2,93 ± 0,13 ^A	0,49 ± 0,03*	0,44 ± 0,04*
Σ n-6ПНЖК	9,36 ± 0,31	9,92 ± 0,15	7,54 ± 0,11*	12,35 ± 0,27 ^{A*}
18:3n-3	9,13 ± 0,46	8,52 ± 0,20	1,10 ± 0,06*	2,61 ± 0,12 ^{A*}
20:5n-3	4,42 ± 0,42	6,17 ± 0,13 ^A	3,09 ± 0,32	2,44 ± 0,23*
22:5n-3	1,68 ± 0,14	2,52 ± 0,06 ^A	1,28 ± 0,14	1,01 ± 0,10*
22:6n-3	5,38 ± 0,62	8,60 ± 0,40 ^A	13,22 ± 1,43*	10,16 ± 1,03
Σ n-3ПНЖК	23,96 ± 1,70	29,69 ± 0,36 ^A	21,42 ± 2,15	18,51 ± 1,55*
Σ ПНЖК	33,88 ± 1,98	40,28 ± 0,43 ^A	29,96 ± 2,27	31,55 ± 1,75*
18:3n-3/18:2n-6	1,65	1,66	0,21*	0,26*
Σ n-3/ Σ n-6 ПНЖК	2,51 ± 0,12	3,00 ± 0,05 ^A	2,83 ± 0,26	1,49 ± 0,11 ^{A*}
16:0/18:1n-9	1,50 ± 0,04	1,47 ± 0,04	0,84 ± 0,01*	0,46 ± 0,01 ^{A*}

П р и м е ч а н и е. НЖК – насыщенные жирные кислоты; МНЖК – мононенасыщенные жирные кислоты; ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты. ^A – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между молодью 0+ и 1+; * – отличия достоверны ($p \leq 0,05$) между дикой и заводской молодью атлантического лосося одного возраста.

в том числе 20:5n-3, 22:5n-3 и 22:6n-3 ЖК. У заводских мальков (1+) содержание суммарных ПНЖК достоверно не изменялось и было более низким (31,55 % от суммы ЖК) по сравнению с дикими мальками за счет пониженной доли ЖК семейства n-3 (18,51 %, в том числе 18:3n-3, 20:5n-3 и 22:5n-3 ЖК). При этом у заводских пестряток (1+) по сравнению с дикими установлено более высокое (в 1,2 раза) содержание ПНЖК семейства n-6 за счет пищевой 18:2n-6 ЖК (10,03 и 5,12 % суммы ЖК соответственно у заводских и диких мальков). У диких мальков возрастов 0+ и 1+ индекс соотношения пище-

вых 18:3n-3/18:2n-6 ПНЖК был равным (1,65 и 1,66 соответственно), тогда как у заводских мальков значительно меньше и относительно равным (0,21 и 0,26 соответственно). Различия в соотношении незаменимых 18:3n-3 и 18:2n-6 ЖК у диких и заводских мальков, возможно, связаны с разным их содержанием в корме. Следует особо отметить достоверно повышенное содержание у заводской молоди (возраста 0+ и 1+ по сравнению с дикой того же возраста) эссенциальной 22:6n-3, докозагексаеновой ЖК (13,22 и 10,16 % против 5,38 и 8,60 % суммы ЖК) и низкое содержание ее метаболитического предшественника – 18:3n-3 ЖК (1,10

и 2,61 % суммы ЖК у заводской молоди против 9,13 и 8,52 % суммы ЖК у дикой молоди соответственно возрастов 0+ и 1+).

У мальков дикого лосося (возраста 0+ и 1+) вторую позицию по содержанию после ПНЖК занимают МНЖК (32,30 и 30,40 % суммы ЖК соответственно) с доминированием 18:1n-9, 18:1n-7 и 16:1n-7 ЖК (в пределах 7,10–13,15 % суммы ЖК). У заводских мальков (возраста 0+ и 1+) в отличие от диких в составе общих липидов доминируют МНЖК (43,01 и 46,89 % от суммы ЖК соответственно) с более высокой долей олеиновой 18:1n-9 ЖК (19,94 и 29,6 % суммы ЖК соответственно у мальков 0+ и 1+) и значимой – минорной 20:1n-9 ЖК (в пределах 4,5–5,45 % суммы ЖК). По содержанию суммарных МНЖК, в том числе доминирующей 18:1n-9 ЖК, а также минорной 20:1n-9 ЖК, заводские мальки (особенно в возрасте 1+) значительно превосходят таковое у дикого лосося (см. таблицу). Повышенное содержание 18:1n-9 ЖК показано в условиях дефицита 18:3n-3 ЖК у заводской молоди (1+).

Наряду с установленными различиями в содержании МНЖК и ПНЖК между дикой и заводской молодью прослеживается разница и в уровне насыщенных ЖК (НЖК). Дикая молодь лосося возрастов 0+ и 1+ характеризуется более высоким содержанием суммарных НЖК по сравнению с заводской (33,18 и 28,91 % против 26,97 и 21,53 % суммы ЖК соответственно) за счет 14:0, 16:0 и 18:0 ЖК. У заводской молоди по сравнению с дикой установлено более низкое значение индекса 16:0/18:1n-9, характеризующее интенсивность обмена ЖК (0,84 и 0,46; 1,50 и 1,46 соответственно у заводской и дикой молоди возрастов 0+ и 1+), причем наиболее низок этот показатель у заводских пестряток. При этом заводские мальки (1+) значительно превосходят по весу (в 4 раза) диких мальков (1+).

ОБСУЖДЕНИЕ

Жирные кислоты как одни из важных липидных компонентов вносят существенный вклад в поддержание биохимического гомеостаза, обеспечивающего согласованность физиологических процессов в клетках, органах и тканях организма, в том числе рыб.

При сравнении ЖК профиля общих липидов речной и заводской молоди (возраста 0+ и

1+) установлены значительные различия в содержании отдельных ПНЖК и их соотношений. Известно, что состав ПНЖК в липидах в значительной степени определяется рационом питания [Tocher et al., 2003; Datsomor et al., 2019]. У заводской молоди (0+ и 1+) показано более низкое содержание незаменимой 18:3n-3 ЖК (в 8,3 и 3,3 раза соответственно) и повышенное – 22:6n-3 ЖК (в 2,5 раза у сеголеток 0+). Следует отметить, что большое значение для выживаемости личинок имеет оптимальное соотношение жирно-кислотных компонентов в липидах, определяемое как жирно-кислотным составом кормов, так и способностью самого организма модифицировать его применительно к условиям существования [Tocher et al., 2003; Datsomor et al., 2019]. Согласно недавним исследованиям показано [Datsomor et al., 2019], что интенсивность процессов десатурации и элонгации синтеза длинноцепочечных эссенциальных ЖК в гепатоцитах печени атлантического лосося, выращиваемого в заводских условиях, зависит от количественного содержания этих ЖК – 20:5n-3 и 22:6n-3 в корме. Как показано в некоторых работах [Tocher et al., 2003; Datsomor et al., 2019], при содержании 20:5n-3 и 22:6n-3 ЖК в корме в количестве 7,3 и 10,5 % суммы ЖК интенсивность этих процессов была снижена, тогда как содержание незаменимых 18:2n-6 и 18:3n-3 ЖК в количестве 10,8 и 4,8 % суммы ЖК способствовало повышению синтеза ПНЖК. Недостаток незаменимых ЖК в пище рыб может приводить к различным патологическим изменениям, что сказывается на их жизнеспособности и выживаемости. Ранее установлено, что 22:6n-3 ЖК более интенсивно стимулирует мышечный рост, в том числе у рыб, чем 18:3n-3 ЖК [Takeuchi, Watanabe, 1977; Tachtsis et al., 2018], что подтверждается и в нашей работе, в которой выявлены более высокие размерно-весовые характеристики у заводских сеголеток (0+) по сравнению с дикими (7,16 см и 3,68 г – у заводских против 5,73 см и 1,41 г – у диких сеголеток). В других исследованиях установлено, что пищевая ценность корма зависит от оптимального соотношения эссенциальных 18:3n-3/18:2n-6 ЖК, что также влияет на рост и развитие личинок рыб [Navas et al., 2001]. Нами показано, что дикая и заводская молодь (сеголетки 0+ и пестря-

ки 1+) значительно различалась индексом соотношения незаменимых ЖК $18:3n-3/18:2n-6$, который у диких рыб значительно выше (в 7,9 и 6,4 раза соответственно) за счет повышенного содержания $18:3n-3$ ЖК. Ранее отмечено [Сидоров и др., 2000], что у заводской молоди по сравнению с дикой значения индекса соотношения этих пищевых ЖК ниже и совпадает с ЖК спектрами естественных и искусственных кормов. Схожий результат получен при изучении кормовых объектов молоди лосося в естественных условиях [Мурзина и др., 2019]. Известно, что подбором оптимального соотношения $18:3n-3/18:2n-6$ ЖК в кормах рыб достигается повышение коэффициента оплодотворения икры и скорости роста рыб, причем наиболее значимое влияние оказывает $18:3n-3$, α -линоленовая ЖК [Meinelt et al., 1999].

У заводской молоди (0+ и 1+) по сравнению с дикой установлен низкий уровень (в 4,3 и 6,7 раза соответственно) $20:4n-6$ ЖК при более высоком содержании ее метаболитического предшественника незаменимой $18:2n-6$ ЖК. Данный факт может указывать на особенности гормональной активности (снижении или ее отсутствии) у заводских сеголеток и пестряток по сравнению с дикой молодью в эти периоды. Известно, что $20:4n-6$ ЖК является источником активных медиаторов липидной природы (простагландины, тромбоксаны, лейкотриены), регуляторов различных физиологических процессов в организме – стрессовых, репродуктивных, роста, в период смолтификации и т. д. [Yanes-Roca et al., 2009]. На фоне различий у диких и заводских сеголеток (0+) и пестряток (1+) лосося в содержании отдельных ПНЖК семейств ($n-3$) и ($n-6$) ($18:3n-3$, $20:5n-3$, $22:5n-3$, $22:6n-3$ и $20:4n-6$ ЖК) показаны достоверно равные индексы соотношения суммарных ПНЖК двух семейств $n-3/n-6$ у сеголеток (0+). У заводских пестряток (1+) этот индекс был в 2 раза ниже, чем у диких. По мнению К. А. Youdim et al. [2000], особое значение следует придавать не количеству ПНЖК семейств $n-3$ и $n-6$, а их оптимальному соотношению из-за существования конкурентных путей синтеза в процессе метаболизма. Известно, что сдвиг оптимального соотношения ПНЖК семейств $n-3/n-6$ у рыб отрицательно влияет на их выживаемость [Arts, Kohler, 2009], что необходимо учитывать при искусственном разведении.

Например, для молоди кеты, выращиваемой на заводе при температуре воды 3–5 °С, наиболее эффективным был комбикорм марки Biodiet (США) с содержанием ПНЖК семейства $n-3$ – 30 % суммы ЖК, соотношением $n-3/n-6$, равным 4,9 [Кальченко и др., 2010]. Этот корм обеспечивал максимальные показатели роста и выживаемость рыб при наименьших кормовых затратах и наилучших биохимических и гистологических показателях.

У заводской молоди, в отличие от дикой, первую позицию по высокому содержанию в общих липидах занимают МНЖК, в основном $18:1n-9$ ЖК, которая является важным энергетическим источником, необходимым для роста и развития молоди рыб, поддержания и развития их плавательной активности, реореакции. Ранее установлено, что в организме молоди рыб значительная часть МНЖК имеет пищевое происхождение и легко мобилизуется для энергетических нужд [Korppio et al., 2015]. Причем более высокое содержание (накопление) этих ЖК у заводской молоди по сравнению с дикой, возможно, связано с поступлением корма, а также их меньшей тратой на двигательную активность ввиду ограниченного объема бассейна в заводских условиях. У заводской молоди высокое накопление $18:1n-9$ ЖК (в 2,5 раза у пестряток 1+ по сравнению с таковыми у диких) совпадает с пониженной интенсивностью обмена ЖК, которая выражается индексом $16:0/18:1n-9$, с более низкими значениями у заводской молоди 0+ и 1+ (0,84 и 0,46) по сравнению с дикой молодью 0+ и 1+ (1,50 и 1,46 соответственно). В заводских условиях выращивания молодь рыб в большей степени подвергается различным стрессовым факторам, оказывающим влияние на интенсивность обмена липидов. Показано, что одним из таких факторов для молоди, выращиваемой на рыбоводных заводах, является заболевание – некроз плавников, что связывают с нарушением метаболизма липидов при недостатке в кормах незаменимых $18:3n-3$ и $18:2n-6$ ЖК при дисбалансе их оптимального соотношения [Castell et al., 1972; Watanabe et al., 1975; Сидоров и др., 2000]. Деструктивные процессы у рыб в заводских условиях выращивания отрицательно влияют на репродуктивную систему и в итоге на формирование промысловой численности рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате исследования ЖК статуса диких и заводских сеголеток (0+) установлена значительная диспропорция в соотношении пищевых 18:3n-3/18:2n-6 ЖК с более высоким их индексом (в 7,9 раза) у диких сеголеток (0+), повышенном содержании эссенциальной 22:6n-3, докозагексаеновой ЖК (в 2,5 раза) и пониженном – 20:4n-6, арахидоновой ЖК (в 4,3 раза) у заводских сеголеток по сравнению с дикими.

Заводская молодь (возраста 1+) отличалась от дикой (1+) пониженным содержанием (в 1,3 раза) суммарных ПНЖК за счет ЖК семейства n-3 (в 1,6 раза), в том числе 18:3n-3, 20:5n-3 и 22:5n-3 ЖК, но равным содержанием 22:6n-3 ЖК. При этом содержание ПНЖК семейства n-6 у заводской молоди (1+) было повышено (в 1,24 раза) за счет 18:2n-6 ЖК, но снижено 20:4n-6 ЖК (в 6,6 раза) в сравнении с таковым у дикой молоди (1+). Заводская молодь (1+) отличается более низкими индексами соотношений 18:3n-3/18:2n-6 (в 6,4 раза) и суммарных ПНЖК семейств n-3/n-6 (в 2,0 раза) по сравнению с дикой молодью.

Установленные различия ЖК состава общих липидов речной и заводской молоди лосося, их размерно-весовых характеристик, могут быть связаны с различным рационом питания и условиями среды (ограниченное пространство бассейнов для заводской молоди), на фоне которых корректируются и согласовываются взаимосвязанные метаболические процессы. Результатом последних является различие размерно-весовых характеристик исследованной молоди лосося (особенно пестряток 1+).

Результаты настоящей работы определяют необходимость дальнейших физиолого-биохимических исследований адаптивного потенциала метаболизма липидов и их ЖК-компонентов у искусственно выращиваемой молоди атлантического лосося, что имеет значение для получения жизнестойкой, готовой к смолтификации молоди, выпускаемой в природные условия для поддержания естественных популяций атлантического лосося в условиях Кольского полуострова.

Авторы выражают благодарность д. б. н., проф. А. В. Веселову и к. б. н. Д. А. Ефремову за сбор проб атлантического лосося в р. Варзуга (Кольский п-ов, бас. Белого моря).

Работа выполнена в рамках проекта Российского научного фонда № 14-24-00102 (проведение экспедиционной работы по сбору проб дикой молоди атлантического лосося) и № 19-14-00081 (осуществление биохимического анализа).

ЛИТЕРАТУРА

- Болгова О. М., Щуров И. Л. Адаптационные изменения жирнокислотных спектров тканевых липидов дикой и заводской молоди атлантического лосося (*Salmo salar*) в процессе смолтификации // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1987. Т. XXIII, № 2. С. 211–215.
- Кальченко Е. И., Гаврюшева Т. В., Юрьева М. И. Оценка физиолого-биохимических показателей молоди тихоокеанских лососей, выращиваемых на импортных кормах в условиях рыбоводных заводов Камчатки. Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов // Материалы междунар. конф. с элементами школы для молодых ученых, аспирантов и студентов, г. Петрозаводск, 22–26 июня 2010 г. Петрозаводск, 2010. С. 70–71.
- Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск, 2007. 76 с.
- Крепс Е. М. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 339 с.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. Н., Веселов А. Е., Барышев И. А., Рипатти П. О., Немова Н. Н. Содержание жирных кислот в кормовых объектах молоди лососевых рыб рек бассейна Онежского озера // Биология внутр. вод. Раздел Экологическая физиология и биохимия гидробионтов. 2019. № 1. С. 65–72.
- Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Васильева О. Б., Немова Н. Н., Веселов А. Е. Физиолого-биохимические эффекты повышения содержания лизофосфатидилхолина в суммарных липидах личинок лосося при воздействии электрошоком // Науч. труды I Съезда физиологов СНГ / под ред. Р. И. Сепиашвили. М.: Медицина-Здоровье, 2005. С. 15.
- Новак И. Количественный анализ методом газовой хроматографии. М.: Мир, 1978. 180 с.
- Сидоров В. С., Высоцкая Р. У., Немова Н. Н., Груздев А. И., Крупинова М. Ю., Гурьянова С. Д., Руоколайнен Т. Р., Лызлова М. В., Васильева О. Б. Эволюционные аспекты эколого-биохимического мониторинга // Биохимические методы в экологических и токсикологических исследованиях. Петрозаводск, 1993. С. 5–35.
- Сидоров В. С., Тойвонен Л. В., Румянцев Е. А., Нефедова З. А., Руоколайнен Т. Р., Немова Н. Н., Кяйвярайнен Е. И., Высоцкая Р. У., Гурьянова С. Д. Катакты у заводской молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. // Тез. докл. междунар. конф. “Атлантический лосось: биология, охрана, воспроизводство”, г. Петрозаводск, 4–8 сентября 2000 г. Петрозаводск, 2000. С. 51.
- Шустов Ю. А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.
- Arts M. T., Kohler C. C. Health and conditions in fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response // Lipids in Aquatic ecosystems. Dordrecht; Heidelberg; London; New York: Springer, 2009. P. 237–257.

- Castell J., Lee D., Sinnhuber R. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): lipid metabolism and fatty acid composition // J. Nutr. 1972. N 102. P. 93–99.
- Datsomor A. K., Zic N., Li K., Olsen R. E., Jin Y., Vik J. O., Edvardsen R. B., Grammes F., Wargelius A., Winge P. CRISPR/Cas9-mediated ablation of *elovl2* in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) inhibits elongation of polyunsaturated fatty acids and induces Srebp-1 and target genes // Sci. Rep. 2019. 9:7533 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43862-8>
- Folch J., Lees M., Sloan-Syanley G. H. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. 1957. Vol. 226. P. 497–509.
- Kopprio G. A., Graeve M., Kattner G., Lara R. J. Fatty acid composition of wild *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) larvae: implications on lipid metabolism and trophic relationships // J. Appl. Ichthyol. 2015. Vol. 31 (4). P. 752–755.
- Meinelt T., Schulz C., Worth M., Kurzinger H., Steinberg C. Dietary fatty acid composition influences the fertilization rate of zebrafish (*Danio rerio* Hamilton-Buchanan) // J. Appl. Ichthyol. 1999. Vol. 15, N 1. P. 19–23.
- Minghetti M., Leaver M. J., Tocher D. R. Transcriptional control mechanisms of genes of lipid and fatty acid metabolism in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) established cell line, SHK-1 // BBA-Mol. Cel. Biol. 2011. Vol. 1811. P. 194–202.
- Navas J. M., Thrush M., Zanuy S., Ramos J., Bromage N., Carrillo M. Total lipid in the broodstock diet did not affect fatty acid composition and quality of eggs from sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) // Scientia Marina. 2001. Vol. 65 (1). P. 11–19.
- Peng J., Larondelle Y., Pham D., Ackman R. G., Pollin X. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry // Comp. Biochem. Physiol. 2003. Vol. 134. P. 335–348.
- Rørvik K.-A., Dehli A., Thomassen M., Ruyter B., Steien S. H., Salte R. Synergistic effects of dietary iron and omega-3 fatty acid levels on survival of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., during natural outbreaks of furunculosis and cold water vibriosis // J. Fish Diseases. 2003. Vol. 26. P. 477–485.
- Sargent J. R., Henderson J. R., Tocher D. R. The Lipids // Fish Nutrition / Ed. J. E. Halver. N.Y.: Acad. Press, 1989. P. 154–218.
- Tachtsis B., Camera D., Lacham-Kaplan O. Potential Roles of *n*-3 PUFAs during Skeletal Muscle Growth and Regeneration // Nutrients. 2018. Vol. 10. P. 309. doi:10.3390/nu10030309
- Takeuchi T., Watanabe T. Requirement of carp for essential fatty acids // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1977. Vol. 43. P. 541–551.
- Tocher D. R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // Rev. Fish. Sci. 2003. N 11. P. 107–184.
- Watanabe T., Takeuchi T., Ogina C. Effect of dietary methyl linoleate and linolenate on growth of carp // II. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1975. Vol. 41. P. 263–269.
- Yanes-Roca C., Rhody N., Nystrom M., Main K. L. Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*) // Aquaculture. 2009. Vol. 287. P. 335–340.
- Youdim K. A., Martin A., Joseph J. A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications // Int. J. Dev. Neurosci. 2000. Vol. 18. P. 383–399.

Comparative characteristics of the fatty acid composition of lipids in factory and wild juveniles of Atlantic salmon *Salmo salar*

Z. A. NEFEDOVA, S. A. MURZINA, S. N. PEKKOEVA, V. P. VORONIN, N. N. NEMOVA

Institute of Biology of the Karelian Research Centre of RAS
185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya str., 11
E-mail: murzina.svetlana@gmail.com

Differences between a factory and a wild juvenile salmon (fingerlings at the 0+ age and 1+ parrs) were shown in the content of physiologically significant fatty acids and their ratios. Factory juveniles (age 0+ and 1+) have a very low content of a physiologically significant 18:3 n -3 and 20:4 n -6 fatty acids compared with the wild individuals, whereas relatively high amounts of 22:6 n -3 (age 0+) and 18:2 n -6 fatty acids (age 1+) were noted. Simultaneously, the factory juveniles (age 0+ and 1+) differ from the wild juveniles in a lower ratio 18:3 n -3/18:2 n -6 of essential fatty acids (in 7.9 and 6.4-fold, respectively). The ratio of total polyunsaturated fatty acids of *n*-3/*n*-6 families is reliably equal in the wild and the factory fingerlings (age 0+), whereas in parrs (age 1+) it is in 2-fold lower than for the factory fish. A relatively high content of oleic 18:1 n -9 fatty acid and minor 20:1 n -9, 22:1 n -11 fatty acids were found in the factory juveniles, but the level of saturated fatty acids was decreased due to 16:0 and 18:0. A high metabolic rate of fatty acid metabolism in the wild juveniles is evidenced by a higher ratio of 16:0/18:1 n -9 compared to that in the factory fish (1.50 and 1.47 vs 0.84 and 0.46 for fingerlings (age 0+) and parrs (age 1+), respectively). A lower metabolic rate of fatty acid metabolism in the factory juveniles, especially for parrs (age 1+), is accompanied by a high accumulation of their body mass (in 4-fold) compared with the wild individuals of the same age.

Kew words: Atlantic salmon, wild and factory fish juveniles, fatty acids.