

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 636.085.1:591.35:597.552.51:577.115(282.247.211)

СОДЕРЖАНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В КОРМОВЫХ ОБЪЕКТАХ МОЛОДИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ РЕК БАСЕЙНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

© 2019 г. С. А. Мурзина¹, *, З. А. Нефедова¹, С. Н. Пеккоева¹, А. Е. Веселов¹,
И. А. Барышев¹, П. О. Рипатти¹, Н. Н. Немова¹

¹Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук,
Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11

*e-mail: murzina.svetlana@gmail.com

Поступила в редакцию 26.04.2017 г.

После доработки 09.11.2017 г.

Принята к публикации 12.11.2017 г.

При учете кормовой базы молоди лососевых рыб (лосося и кумжи) в шести реках бассейна Онежского озера выявлены беспозвоночные организмы 23 таксонов. В пробах макрозообентоса определено содержание и соотношения жирных кислот общих липидов. Установлены различия в соотношении эссенциальных 18:3 ω -3/18:2 ω -6 жирных кислот, значения которых у зообентоса из лососевых рек (1.68–2.83) превышали таковые из кумжевых рек (0.44–1.08). Соотношение насыщенные жирные кислоты/полиненасыщенные жирные кислоты (0.66–0.97) в зообентосе из лососевых рек выше, чем из кумжевых (0.33–0.59). Содержание и соотношение физиологически активных жирных кислот в зообентосе местообитаний молоди лососевых рыб оказывают существенное влияние на их рост и развитие.

Ключевые слова: макрозообентос, лосось, кумжа, жирные кислоты, реки бассейна Онежского озера

DOI: 10.1134/S0320965219010157

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени имеется немало работ по исследованию количественных характеристик кормовой базы лососевых рыб в реках бассейна Онежского озера [1, 2, 15, 18], однако, биохимические исследования по оценке качества макрозообентоса различных таксономических групп как корма для молоди лососевых рыб немногочисленны [21, 31]. Видовой состав и массовость организмов в дрифте и в донных сообществах в значительной степени определяют кормовые условия для молоди лососевых рыб и оказывают решающее влияние на показатели их энергетического обмена и скорость роста [8, 18]. Известно, что пищевая ценность кормовых объектов в значительной мере обусловлена спецификой и соотношением отдельных классов липидов, в том числе жирных кислот (ЖК), которые играют существенную роль в формировании продуктивности северных экосистем. Значительная часть ЖК липидов рыб поступает непосредственно из пищи и отражает видовую специфику состава корма [13, 29]. Эссенциальные ЖК (линолевая (18:2 ω -6), линоленовая (18:3 ω -3), арахидоновая (20:4 ω -6) и эйкозопентаеновая (20:5 ω -3)), поступающие по пищевой цепи, служат источником образования в организме различных простагландинов – физио-

логически активных веществ с широким гормональным спектром действия [11]. Некоторые виды зообентоса характеризуются ярко выраженной спецификой ЖК, которые могут быстро включаться в адаптивные реакции организма, в том числе рыб. Для разных экологических групп гидробионтов биомаркерными считают не только отдельные ЖК, но и их определенные соотношения [28].

Цель работы – сравнительное изучение жирнокислотного состава донных беспозвоночных, входящих в состав реофильных сообществ и служащих объектами питания молоди лосося и кумжи, из разных по гидрологии рек бассейна Онежского озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор водных беспозвоночных проводили 18 и 21-го июля 2014 г. на типичных нерестово-выростных участках шести лососевых и кумжевых рек бассейна Онежского озера: Большая Уя, Орзег, Суна, Чебинка, Лижма (исток оз. Кедрозеро) и Лижма (устье) (см. рис. 1, табл. 1). При отборе проб использовали гидробиологическую рамку [6]. Организмы выбирали из проб вручную до навесок 0.98–1.72 г. Часть материала фиксировали

Таблица 1. Характеристика мест сбора проб

Река	Координаты устья	Статус реки	Ширина водотока, м*
Большая Уя	61°36'11" с.ш., 34°39'36" в.д.	Кумжевая	5
Орзega	61°38'38" с.ш., 34°35'21" в.д.	То же	3
Чебинка	62°17'43" с.ш., 34°27'47" в.д.	»	4
Суна	62°15'57" с.ш., 33°58'51" в.д.	Лососевая	20
Лижма (устье)	62°22'39" с.ш., 34°29'46" в.д.	То же	12
Лижма (исток из оз. Кедрозеро)	62°22'49" с.ш., 34°26'43" в.д.	»	12

*Ширина водотока дана по месту взятия пробы.

96%-ным спиртом для последующего видового определения организмов и биохимического анализа жирнокислотного спектра. Видовой состав макрозообентоса определяли по работе [7].

Пробы макрозообентоса гомогенизировали в небольшом количестве этилового спирта (96%), затем фиксировали смесью хлороформ : метанол (2 : 1) и хранили при температуре +4°C до анализа. Липиды экстрагировали и очищали по методу Фолча [23], концентрировали досуха с помощью ротаторно-вакуумной установки. Затем проводили метанолиз жирных кислот общих липидов [16], после чего метиловые эфиры жирных кислот разделяли и идентифицировали методом газожидкостной хроматографии с применением хроматографа "Кристалл 5000.2" (ЗАО "ХРОМАТЭК", Йошкар-Ола, Россия). В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую кислоту (22 : 0) (Sigma Aldrich, USA), хроматограммы обрабатывали с помощью компьютерной программы "Хроматэк Аналитик" (ЗАО "ХРОМАТЭК", Йошкар-Ола, Россия). Жирнокислотный статус макрозообентоса оценивали индивидуально по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношениям.

Результаты экспериментов обрабатывали с применением непараметрического критерия Манна–Уитни.

При работе использовали научное оборудование центра коллективного пользования "Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера" (Институт биологии Карельского научного центра РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При учете кормовой базы молоди лососевых рыб (кумжи и лосося) в шести исследованных реках зарегистрированы беспозвоночные 23 таксонов, из которых 20 представлены амфибиотическими насекомыми на стадии личинки. Выявлены *Oligochaeta* sp., *Bivalvia* sp., *Ephemeroptera* (*Baetis rhodani* (Pictet, 1843), *Ephemerella ignita* (Poda, 1761), *Heptagenia sulphurea* (Müller, 1776)), *Odo-*

nata (*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758), *Plecoptera* (*Diura bicaudata* (Linnaeus, 1758), *Leuctra fusca* (Linnaeus, 1758)), *Hemiptera* (*Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794)), *Coleoptera* (*Elmis maugetii* Latreille, 1798, *Hydraena gracilis* Germar, 1824, *Oulimnius tuberculatus* (Müller, 1806)), *Trichoptera* (*Ceratopsyche silfvenii* (Ulmer, 1906), *Chimarra marginata* (Linnaeus, 1767), *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834), *Lepidostoma hirtum* (Fabricius, 1775), *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet, 1834), *Rhyacophila nubila* Zetterstedt, 1840, *Wormaldia subnigra* McLachlan, 1865), *Diptera* (Simuliidae sp., Chironomidae sp., Tipulidae sp., *Atherix ibis* (Fabricius, 1798)). Из этого состава донных организмов кормовыми для молоди лососевых рыб (возраст 0+ ... 3+) являются поденки (*Ephemeroptera*), веснянки (*Plecoptera*), ручейники (*Trichoptera*) и некоторые двукрылые (*Diptera*) — хирономиды (*Chironomidae*) и мошки (*Simuliidae*) [12]. Сообщества речного дна исследованных биотопов различаются как видовым составом, так и количественными характеристиками, что характерно для порожистых рек Карелии с многочисленными проточными озерами [17].

В небольшом водотоке Орзega выявлено высокое видовое разнообразие зообентоса (индекс Шеннона — 1.48), однако доля организмов доступных для питания молоди лососевых рыб составляла только 28.0% общей биомассы. Доминирующие виды в пробах из р. Орзega — олигохеты (35%), личинки двукрылых *Tipulidae* sp. (36%), личинки ручейников *Hydropsyche pellucidula* и *Rhyacophila nubila* (8–12%) (табл. 2). Макрозообентос р. Большая Уя отличается от такового р. Орзega меньшим видовым разнообразием (индекс Шеннона — 1.23). Доля кормовых организмов высокая (100%), большая их часть представлена личинками ручейников *Hydropsyche pellucidula* (58%) и *Ceratopsyche silfvenii* (21%), причем последний вид не найден в других водотоках. Также в пробах макрозообентоса присутствуют в незначительном количестве поденки и веснянки (табл. 2).

У зообентоса р. Орзega отмечено наиболее высокое содержание полиненасыщенных ЖК (ПНЖК),

Таблица 2. Доля доминирующих видов макрозообентоса по биомассе (приведена в порядке убывания)

Вид	Таксон	1	2	3	4	5	6
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	Trichoptera	0.58	0.12	0.40	0.67	0.44	0.94
<i>Chimarra marginata</i>	Trichoptera	0.00	0.00	0.00	0.28	0.00	0.00
<i>Rhyacophila nubila</i>	Trichoptera	0.00	0.08	0.29	0.00	0.19	0.00
<i>Bivalvia</i> sp.	Bivalvia	0.00	0.00	0.00	0.01	0.27	0.02
<i>Oligochaeta</i> sp.	Oligochaeta	0.00	0.35	0.00	0.00	0.00	0.03
<i>Tipulidae</i> sp.	Diptera	0.00	0.36	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ceratopsyche silfvenii</i>	Trichoptera	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Diura bicaudata</i>	Plecoptera	0.12	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00
<i>Atherix ibis</i>	Diptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Baetis rhodani</i>	Ephemeroptera	0.01	0.02	0.02	0.01	0.01	0.00
<i>Wormaldia subnigra</i>	Trichoptera	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00
Прочие кормовые	—	0.08	0.06	0.11	0.01	0.10	0.00
Прочие некормовые	—	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00
Доля кормных организмов в зообентосе	—	1.00	0.28	0.99	0.97	0.72	0.94
Индекс Шеннона	—	1.23	1.48	1.61	0.82	1.41	0.26

Примечание. 1 – Большая Уя, 2 – Орзega, 3 – Чебинка, 4 – Суна, 5 – Лижма (устье), 6 – Лижма (исток из оз. Кедрозеро). Жирным шрифтом выделены кормовые организмы.

значительную долю их составляют ПНЖК семейства ω -3, в которых преобладают жирные кислоты – стериридоновая, 18:4 ω -3, октадекапентаеновая, 18:5 ω -3 и эйкозапентаеновая, 20:5 ω -3 (табл. 3). У зообентоса р. Большая Уя уровень ПНЖК ниже в 1.3 раза, доминируют кислоты ω -6 семейства, в основном линолевая ЖК, 18:2 ω -6. В зообентосе р. Орзega показатели соотношения суммарных ПНЖК ω -3/ ω -6 и отдельных эссенциальных ЖК 18:3 ω -3/18:2 ω -6 составляют 5.15 и 0.77 соответственно, у зообентоса р. Большая Уя – 0.8 и 0.44 соответственно, что указывает на преобладание в зообентосе последнего водотока ПНЖК семейства ω -6, в основном 18:2 ω -6 ЖК. По уровню суммарных моновенасыщенных ЖК (МНЖК) зообентос этих рек не отличается, основная их доля приходится на олеиновую 18:1 ω -9 кислоту. У зообентоса р. Большая Уя по сравнению с таковым из р. Орзega отмечено повышенное (в 1.3 раза) содержание насыщенных ЖК (НЖК) и более высокое (в 1.6 раза) соотношение НЖК/ПНЖК. У зообентоса водотока Большая Уя значимую долю занимает короткоцепочечная (КЦ) НЖК – 12 : 0, лауриновая кислота (табл. 3).

При сравнении зообентоса в близко расположенных реках Чебинка (кумжевая) и Суна (лососевая) более высокое видовое разнообразие (индекс Шеннона – 1.61 и 0.82 соответственно) зарегистрировано в р. Чебинка с небольшим водотоком. Доля кормовых организмов, доступных для питания молоди, достигает здесь 99%. Их основа – ручейники *Hydropsyche pellucidula*, *Rhyacophila nubila* и

Wormaldia subnigra (40, 29 и 13.0%, соответственно), доля веснянок, мошек и поденок незначительна (табл. 2). В макрозообентосе р. Суна индекс Шеннона невысокий – 0.82, доля кормных организмов – 97%. Основа кормовой базы этой реки представлена ручейниками *Hydropsyche pellucidula* и *Chimarra marginata* (70 и 29%, соответственно), а также небольшой долей поденок, клопов и двустворчатых моллюсков.

Зообентос рек Чебинка (кумжевая) и Суна (лососевая) различается уровнем ПНЖК в 1.3 раза из-за более высокой доли ПНЖК семейства ω -6, в частности линолевой 18:2 ω -6 кислоты и ЖК ω -3 семейства (16:3 ω -3 и 20:5 ω -3) у зообентоса из р. Чебинка (табл. 3). При этом показатели соотношения суммарных ПНЖК семейств ω -3/ ω -6 и эссенциальных 18:3 ω -3/18:2 ω -6 кислот выше у зообентоса р. Суна (3.45 и 2.83 соответственно) по сравнению с таковыми из р. Чебинка (1.66 и 1.08 соответственно). У зообентоса в р. Суна по сравнению с таковыми р. Чебинка отмечен более высокий показатель НЖК/ПНЖК (в 1.3 раза) и пониженный уровень МНЖК. Обращает на себя внимание высокое содержание КЦ НЖК, в частности 12:0 ЖК у зообентоса р. Суна.

Сравнение макрозообентоса двух участков лососевой р. Лижмы (исток из оз. Кедрозеро и устьевая часть р. Лижмы) выявило ряд различий.

Зообентос первого участка (исток) находится под влиянием лимнического сестона, который формирует его особенности – низкое видовое разнообразие (индекс Шеннона 0.26) с домини-

Таблица 3. Жирнокислотный спектр (% суммы ЖК) макрозообентоса из рек бассейна Онежского озера

Жирные кислоты	Реки					
	Большая Уя	Орзega	Чебинка	Суна	Лижма (устье)	Лижма (исток)
12:00	10.16	1.79 ^a	2.39	13.23 ^b	0.06	12.61 ^c
ΣКЦ	12.69	4.87 ^a	3.86	21.13 ^b	2.54	15.26 ^c
14:0	4.18	2.78 ^a	2.46	2.80	3.00	11.49 ^c
16:0	10.87	9.66	14.84	16.10	15.87	16.23
18:0	4.62	3.08 ^a	5.24	4.28	6.37	2.87 ^c
ΣНЖК	22.07	17.05 ^a	24.93	25.37	27.85	32.36 ^c
16:1ω-7	4.32	6.56	5.39	4.85	5.68	3.31 ^c
18:1ω-9	12.09	8.95 ^a	15.97	11.41 ^b	15.60	11.63 ^c
18:1ω-7	2.69	5.34 ^a	2.74	1.38 ^b	2.48	0.95 ^c
ΣМНЖК	23.72	25.68	28.64	20.68 ^b	27.43	18.96 ^c
18:2ω-6	17.49	4.76 ^a	10.05	3.95 ^b	6.30	3.17 ^c
20:4ω-6	1.94	1.31	2.93	1.96 ^b	3.43	2.35 ^c
Σω-6 ПНЖК	20.51	7.77 ^a	6.77	14.73 ^b	10.92	6.95 ^c
16:3ω-3	1.16	1.09	4.14	1.34 ^b	1.08	0.86
18:3ω-3	7.74	3.66 ^a	10.86	11.17	12.06	5.33 ^c
18:4ω-3	0.35	15.59 ^a	0.53	1.38 ^b	1.54	2.66 ^c
18:5ω-3	0.01	10.54 ^a	0.01	0.01	0.01	0.01
20:5ω-3	6.31	7.35 ^a	10.14	7.74 ^b	11.66	6.69 ^c
Σω-3 ПНЖК	16.59	40.00 ^a	24.49	23.37	27.81	21.22 ^c
ΣПНЖК	41.52	52.39 ^a	42.57	32.82 ^b	42.18	33.42 ^c
Σ ω-3/Σω-6 ПНЖК	0.8	5.15 ^a	1.66	3.45 ^b	2.5	3.05
18:3ω-3/18:2ω-6	0.44	0.77 ^a	1.08	2.83 ^b	1.91	1.68
НЖК/ПНЖК	0.53	0.33 ^a	0.59	0.77 ^b	0.66	0.97 ^c
20:5ω-3/18:3ω-3	0.82	2.0 ^a	0.93	0.69 ^b	0.97	1.26 ^c

Примечание. НЖК — насыщенные жирные кислоты (ЖК), МНЖК — мононенасыщенные ЖК, ПНЖК — полиненасыщенные ЖК. Различия достоверны ($p \leq 0.05$) между зообентосом рек: ^a Большая Уя и Орзega; ^b Чебинка и Суна; ^c Лижма (устье и исток). Также в пробах были определены еще 47 минорных ЖК в концентрации от 0 до 1.7% суммы ЖК.

рованием малого количества видов при большой биомассе [3]. На данном участке доминирует ручейник *Hydropsyche pellucidula*, формируя 94% биомассы и 100% кормовой базы, также в незначительном количестве присутствуют малощетинковые черви и двустворчатые моллюски.

В устьевой части р. Лижма видовое разнообразие макрозообентоса возрастает (индекс Шеннона 1.41), а доля кормового зообентоса снижается до 0.72. Основу биомассы кормового зообентоса формируют ручейники *Hydropsyche pellucidula* и *Rhyacophila nubila*, также присутствуют двустворчатые моллюски (табл. 2).

Зообентос этих двух участков р. Лижма различается уровнем суммарных ПНЖК, в том числе кислотами семейства ω-3 (18:3ω-3, 20:5ω-3) и семейства ω-6 с доминированием 18:2ω-6 и 20:4ω-6 ЖК (линолевая и арахидоновая ЖК соответственно), а также показателями соотношения

суммарных ПНЖК семейств ω-3/ω-6 (2.5 и 3.05 соответственно устье и исток) и отдельных эссенциальных 18:3ω-3/18:2ω-6 ЖК (1.91 и 1.7, соответственно). У зообентоса из устьевой части реки сумма МНЖК и НЖК была в равных долях, а в истоке р. Лижмы различалась. Более высокое содержание НЖК у зообентоса в истоке р. Лижмы связано с повышенным уровнем 14:0 кислоты. Причем высокий уровень 14:0 ЖК, как и короткоцепочечной 12:0 ЖК, установлен у зообентоса только этого водотока. Показатели НЖК/ПНЖК у зообентоса в устье и истоке р. Лижмы 0.66 и 0.97.

Следует отметить, что в организмах зообентоса всех шести водотоков присутствуют короткоцепочечные ЖК с C6—C12 углеродными атомами. Причем высокое их содержание зарегистрировано в зообентосе четырех биотопов (р. Большая Уя, исток и устье р. Лижмы, р. Суна), основа которых 12 : 0 кислота (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Структура зообентоса как кормовой базы молодежи лососевых рыб в исследуемых реках существенно различается, поскольку в каждом водотоке формируется свой комплекс доминирующих видов, соответствующий гидрологическим, температурным, трофическим и другим условиям. Установлено не только варьирование состава макрозообентоса, но и видового разнообразия (индекс Шеннона в пределах 0.26–1.61), что оказывает влияние на широту спектра жирных кислот липидов в составе пищи. Доля кормовых организмов в составе зообентоса была от 0.28 до 1. Их высокая доля в зообентосе большинства водотоков оказывает положительный эффект, так как характерная для молодежи рыб низкая усвояемость пищи компенсируется возможностью потребления большего ее количества [14].

В зообентосе отдельных водотоков отмечена специфичность по уровню и соотношению эссенциальных ЖК. Самое высокое содержание 18:2 ω -6 ЖК (17.5% суммы ЖК) зарегистрировано в зообентосе р. Большая Уя, что, по мнению авторов, связано с присутствием только в этой реке ручейников *Ceratopsyche silfvenii*, а также повышенной долей ручейников *Hydropsyche pellucidula*, небольшим количеством веснянок *Diura bicaudata* и поденок, которые составляют значительный баланс этой кислоты. При этом высокий уровень 18:2 ω -6 ЖК в кормовых объектах может иметь отрицательный эффект для процесса роста молодежи рыб, как установлено ранее для прибрежной молодежи лосося *Salmo salar* [9]. Выявлена связь высокого уровня 18:2 ω -6 ЖК в искусственном корме с замедлением роста форели на ферме [27]. В зообентосе кумжевой р. Чебинка одинаково высокий уровень эссенциальных 18:2 ω -6, 18:3 ω -3 и 20:5 ω -3 кислот, а также оптимальный показатель соотношения 18:3 ω -3/18:2 ω -6 ЖК (1.08) обеспечен большим видовым разнообразием и значительной долей кормовых организмов (в основном ручейников *Hydropsyche pellucidula*, *Rhyacophila nubila* и *Wormaldia subnigra*). Близкий показатель соотношения этих эссенциальных ЖК (1.15) зарегистрирован у зообентоса (смешанная проба), представленном личинками двукрылых Tipulidae sp., поденок *Heptagenia dalescarlica* и ручейников *Arctopsyche ladogensis* из кумжево-лососевой р. Индера [4]. Некоторые виды зообентоса характеризуются спецификой состава ЖК и их соотношений. У отдельных видов двукрылых сем. Chironomidae и Simuliidae отмечен высокий уровень 18:3 ω -3 ЖК (17.12 и 9.48% суммы ЖК, соответственно) и показатель соотношения 18:3 ω -3/18:2 ω -6 (2.41 и 1.83 соответственно) [21]. У личинок ручейников *Hydropsyche contubernalis* и веснянок *Arcynopteryx compacta* из разных водоемов выявлены близкие показатели содержания 18:3 ω -3

ЖК (11.1 и 10.37% суммы ЖК) и соотношения 18:3 ω -3/18:2 ω -6 (2.31 и 2.48 соответственно) [4, 10]. В зообентосе кумжевой р. Орзega (близко расположенной с р. Большая Уя) низкое содержание 18:2 ω -6 и 18:3 ω -3 ЖК связано с незначительной долей кормных организмов, в том числе ручейников, хотя видовое разнообразие было сравнительно высоким. Однако, несмотря на низкий уровень этих ЖК, показатель их соотношения 18:3 ω -3/18:2 ω -6 был в 1.8 раза выше, чем в зообентосе р. Большая Уя. В ряде исследований авторы отмечают, что следует учитывать не только содержание этих физиологически значимых ЖК, но и оптимальное их соотношение в связи с наличием конкурентных путей синтеза в процессе метаболизма [36] и влиянием на рост и развитие мальков рыб, репродуктивную систему, коэффициент оплодотворения икры и выживаемость рыб [19, 30]. Отличительная особенность зообентоса р. Орзega по сравнению с таковым из других водотоков — доминирование в составе ПНЖК семейства ω -3 (18:4 ω -3 и 18:5 ω -3 ЖК), доля которых в других биотопах представлена в минорных количествах. Специфичность ЖК состава определяется в основном характером потребляемой пищи. Установлено, что динофитовые водоросли (динофлагеллаты) отличаются высоким уровнем 18:4 ω -3 и 18:5 ω -3 кислот [35, 37]. Большая часть зообентоса р. Орзega представлена двукрылыми долгоножками Tipulidae sp. и малощетинковыми червями Oligochaeta sp., которые не обнаружены в составе зообентоса других водотоков и, возможно, благодаря поглощению ими динофлагеллат, выявлена повышенная доля 18:4 ω -3 и 18:5 ω -3 ЖК. Известно, что при кормлении рыб пищей с разным соотношением 18:3 ω -3/18:2 ω -6 кислот, их содержание коррелирует с разным коэффициентом оплодотворения икры и скоростью роста рыб, причем наибольшее действие определяется линоленовой 18:3 ω -3 кислотой [30].

Зообентос лососевых рек (Суна, исток и устье Лижма) характеризуется низким содержанием 18:2 ω -6 и повышенным 18:3 ω -3 ЖК (за исключением такового в истоке р. Лижма из оз. Кедрозера). Зообентос этих водотоков представлен в основном разной долей ручейников *Hydropsyche pellucidula* и *Chimarra marginata*. Отличительной особенностью зообентоса истока реки Лижма по сравнению с таковым устья р. Лижма является пониженное содержание МНЖК и ПНЖК ω -3 и ω -6 семейств, но высокое содержание НЖК за счет 14:0 ЖК (во всех других водотоках она в минимальных количествах), а также КЦ 12:0 ЖК. Связано это не только с синтезом *de novo*, но и с поступлением из озера планктона и сестона, служащих дополнительным источником органических и биогенных элементов. Их накопление влияет на кормовые условия организмов макрозообентоса за счет питания фитопланктоном,

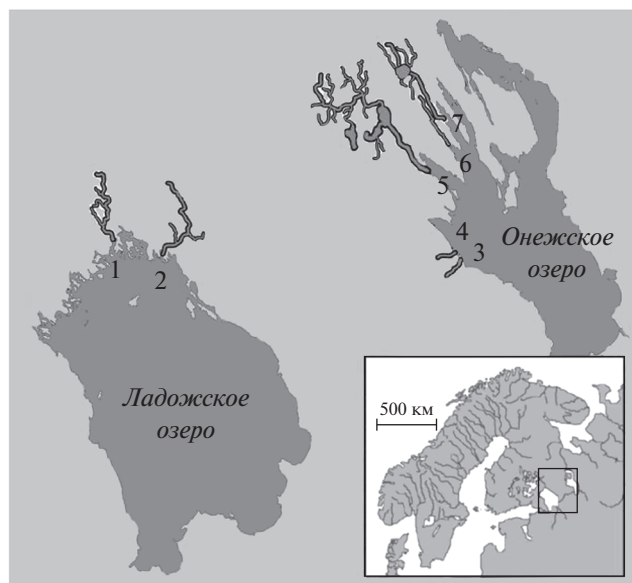


Рис. 1. Схема расположения исследованных рек в бассейне Онежского озера: 1 — Тохма-йоки, 2 — Сюс-куан-йоки, 3 — Большая Уя, 4 — Орзег, 5 — Суна, 6 — Чебинка, 7 — Лижма.

который наиболее доступен в истоке р. Лижма [1]. Такой спектр ЖК в зообентосе ниже проточного озера связан с низким видовым разнообразием, доминированием одного вида ручейников *Hydropsyche pellucidula*, питающегося за счет лимнического сестона, т.е. состав жирных кислот в существенной степени формируется озерным фитопланктоном. Более высокое видовое разнообразие в зообентосе устьевой части р. Лижма коррелирует с повышенным содержанием МНЖК (18:1 ω -9) и ПНЖК (18:3 ω -3, 20:5 ω -3). В ранних исследованиях В.В. Хренникова с соавт. [15] у четырех видов ручейников из р. Лижма установлено высокое содержание 18:3 ω -3 ЖК (в пределах 15.4–17.8% суммы ЖК).

В спектре МНЖК зообентоса всех водотоков доминирует олеиновая 18:1 ω -9 кислота — основной биомаркер динофитовых водорослей и бактериопланктона [35]. Бактерии, как один из компонентов донных осадков, считаются главным источником моноеновых — олеиновой (18:1 ω -9) и вакценовой (18:1 ω -7) кислот, образующихся за счет десатурации стеариновой (18:0) и элонгации пальмитоолеиновой (16:1 ω -7) жирных кислот соответственно [5]. Фитопланктонные ПНЖК могут модифицироваться зоопланктоном в НЖК, МНЖК и жирные спирты, которые депонируются в их теле в форме восков [33]. Повышенное содержание МНЖК, в основном 18:1 ω -9 кислоты, как важного энергетического источника в кормовых организмах, необходимо для роста

и развития молоди рыб и их двигательной активности [34].

В зообентосе всех биотопов выявлена физиологически активная эйкозапентаеновая (20:5 ω -3) кислота, которая поступает с пищей, причем наиболее высокое ее содержание обнаружено в зообентосе из рек Чебинка и Лижма (устье), что коррелирует и с повышенным уровнем в них ее метаболитического предшественника — 18:3 ω -3 ЖК и близким показателем соотношения 20:5 ω -3/18:3 ω -3 ЖК. Повышенное содержание 20:5 ω -3 ЖК в зообентосе этих водотоков свидетельствует о присутствии их в фитопланктоне, в основном, в диатомовых водорослях, отдельные виды которых содержат высокую долю этой ЖК [32]. Известно, что эйкозапентаеновая (20:5 ω -3) кислота — одна из физиологически активных эссенциальных кислот. Она выполняет не только структурную функцию в мембранах, но влияет на плодовитость [26], рост зоопланктона [24], а также на развитие зрительной системы и мозговой ткани у рыб [20]. При ее дефиците наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях организмов [25]. Выявлена корреляция линейно-массовых приростов личинок щуки с содержанием в фитопланктоне ПНЖК (20:5 ω -3, 22:6 ω -3) [22]. Пищевая ценность отдельных видов зообентоса в значительной мере обусловлена природой и соотношением липидов и жирных кислот. Определенное соотношение эссенциальных 18:3 ω -3/18:2 ω -6 ЖК способствует оптимизации метаболических процессов, связанных с ростом и развитием беспозвоночных, являющихся ценным кормом и источником физиологически активных компонентов для молоди лососевых, влияющих на рост и развитие мальков рыб.

Результаты исследования жирнокислотного спектра беспозвоночных организмов пресноводных биотопов позволяют оценить качественный и количественный составы низших трофических уровней пищевой цепи в исследуемых реках, отражающиеся на переносе вещества и энергии в виде жирных кислот к консументам более высоких порядков в пищевой цепи “макрозообентос—молодь лососевых”.

Следует также отметить, что включение живого корма зообентосных и планктонных организмов в рацион молоди при искусственном разведении может улучшить результаты ее выращивания, так как такой корм более полноценный по содержанию и соотношению физиологически значимых жирных кислот.

Выводы. Разная структура донных сообществ в шести водотоках бассейна Онежского озера оказывает существенное влияние на жирнокислотный состав кормовой базы молоди лососевых рыб. Пищевая ценность отдельных видов зообентоса в значительной мере обусловлена природой и

соотношением липидов и жирных кислот. Определенное соотношение эссенциальных 18:3 ω -3/18:2 ω -6 ЖК способствует оптимизации метаболических процессов, связанных с ростом и развитием беспозвоночных, являющихся ценным кормом и источником физиологически активных компонентов для молоди лососевых, влияющих на рост и развитие мальков рыб. У исследованного зообентоса из лососевых рек выявлены более высокие показатели соотношений эссенциальных 18:3 ω -3/18:2 ω -6 ЖК (1.68–2.83) и НЖК/ПНЖК (0.66–0.97) по сравнению с таковым из кумжевых рек (0.44–1.08 и 0.33–0.59 соответственно). Результаты исследования жирнокислотного спектра беспозвоночных организмов пресноводных биотопов позволяют оценить качественный и количественный составы низших трофических уровней пищевой цепи в исследуемых реках, отражающиеся на переносе вещества и энергии в виде жирных кислот к консументам более высоких порядков в пищевой цепи “макрозообентос—молодь лососевых”.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 14-24-00102).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барышев И.А. Факторы формирования сообществ макрозообентоса каменистых порогов и перекатов водотоков восточной Фенноскандии // Журн. общ. биологии. 2014. Т. 75. № 2. С. 124–131.
2. Барышев И.А., Веселов А.Е. Сезонная динамика бентоса и дрейфа беспозвоночных организмов в некоторых притоках Онежского озера // Биология внутр. вод. 2007. № 1. С. 80–86.
3. Барышев И.А., Кухарев В.И. Влияние проточного озера на структуру зообентоса в реке с быстрым течением (на примере р. Лижма, бассейн Онежского озера) // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. 2011. № 6(119). С. 16–19.
4. Воронин В.П., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н. Жирнокислотный состав кормовых объектов макрозообентоса молоди лососевых рыб в реках европейского Севера // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XXIII Всерос. молодеж. науч. конф. (с элементами научной школы). Сыктывкар, 2016. С. 57–59.
5. Латышев Н.А., Хардин А.С., Кияшко С.И. Жирные кислоты как маркеры пищевых источников морских звезд // Докл. РАН. 2001. Т. 380. № 5. С. 1–3.
6. Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск: Ин-т биологии Карельск. науч. центра АН СССР, 1989. 42 с.
7. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5: Высшие насекомые: Ручейники. Бабочки. Жуки. Сетчатокрылые. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 2001. 836 с.
8. Павлов Д.С., Мещерякова О.В., Веселов А.Е. и др. Показатели энергетического обмена у молоди атлантического лосося *Salmo salar*, обитающей в главном русле и притоке реки Варзуга (Кольский полуостров) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 6. С. 819–826.
9. Павлов Д.С., Нефедова З.А., Веселов А.Е. и др. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. из разных микробиотопов р. Варзуга // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48. № 5. С. 679–685.
10. Регеранд Т.И., Нефедова З.А., Тойвонен Л.Т. и др. Липидный метаболизм личинок ручейников при низких значениях pH среды // Онтогенез. “Экспериментальная эмбриология”. 2002. Т. 33(4). С. 285–291.
11. Сергеева М.Г., Варфоломеева А.Т. Каскад арахидоновой кислоты. М.: Народное образование, 2006. 255 с.
12. Смирнов Ю.А., Шустов Ю.А., Хренников В.В. Характеристика поведения и питания молоди онежского лосося *Salmo salar* L. *morpha sebago* (Girard) в зимний период // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. Вып. 3. С. 557–559.
13. Сушчик Н.Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69. № 4. С. 299–316.
14. Флеминг Я. Размножение атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. С. 127–141.
15. Хренников В.В. Бентос притоков Онежского озера // Лососевые реки Онежского озера. Биологический режим, использование. Л.: Наука, 1978. С. 41–50.
16. Цыганов Э.П. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагелем // Лаб. дело. 1971. № 8. С. 490–493.
17. Чертопруд М.В. Структурная изменчивость литореофильных сообществ макробентоса // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 6. С. 424–434.
18. Шустов Ю.А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.
19. Arts M.T., Kohler C.C. Health and condition of fish: the influence of lipids on membrane competency and immune response // Lipids in aquatic ecosystem. N.Y.: Springer, 2009. P. 237–257.
20. Brett M., Muller-Navarra D. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food-web processes // Freshwater Biol. 1997. V. 38. P. 483–499.
21. Descroix A., Desvillettes C., Bec A. et al. Impact of macroinvertebrate diet on growth and fatty acid profiles of restocked 0+ Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr from a large European river (the Allier) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2010. V. 67. P. 1–14.
22. Engström-Öst J., Lehtiniemi M., Jónasdóttir S.H., Viitasalo M. Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity // Ecol. Freshwater Fish. 2005. V. 14. P. 385–393.
23. 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.
24. Fraser A.J., Sargent J.R., Gamble J.C., Seaton D.D. Formation and transfer of fatty acids in an enclosed marine food chain comprising phytoplankton, zooplankton

- and herring (*Clupea harengus* L.) larvae // Mar. Chem. 1989. V. 27. P. 1–18.
25. Hansen O.J., Puvanendran V., Jøstensen J.P., Ous C. Effects of dietary levels and ratio of phosphatidylcholine and phosphatidylinositol on the growth, survival and deformity levels of Atlantic cod larvae and early juveniles // Aquat. Res. 2010. P. 1–8.
 26. Jonasdottir S.H. Effects of food quality on the reproductive success of *Acartia tonsa* and *Acartia hydsonica*: laboratory observations // Mar. Biol. 1994. V. 121. P. 67–81.
 27. Lee D.J., Roehm J.N., Yu T.C., Sinnhuber R.O. Effect of omega-3 fatty acids on the growth rate of rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Nutr. 1967. № 92. P. 93–98.
 28. Legezynska J., Kedra M., Walkusz W. When season does not matter: summer and winter trophic ecology of Arctic amphipods // Hydrobiologia. 2012. V. 684. P. 189–214.
 29. Makhutova O.N., Sharapova T.A., Kalachova G.S. et al. Characteristics of fatty acid composition of *Gammarus lacustris* inhabiting lakes with and without fish // Doklady Bioch. Biophys. 2011. V. 466(1). P. 20–22.
 30. Meinelt T., Schulz C., Wirth M. et al. Dietary fatty acid composition influences the fertilization rate of zebrafish (*Danio rerio* Hamilton Buchanan) // J. Appl. Ichthyol. 1999. V. 15. P. 19–23.
 31. Miller M.R., Nichols P.D., Carter C.G. Replacement of dietary fish oil for Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) with a stearidonic acid containing oil has no effect on omega-3 longchain polyunsaturated fatty acid concentrations // Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol. 2007. V. 146(2). P. 197–206.
 32. Müller-Navarra D.C., Brett M.T., Liston A.M., Goldman C.R. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers // Nature. 2000. V. 403. P. 74–77.
 33. Sargent J.R., Henderson R.J. Lipids. The biological chemistry of marine copepods. Oxford: Clarendon Press, 1986. P. 59–108.
 34. Sidell B.D., Crockett E.L., Driedzic W.R. Antarctic fish tissues preferably catabolise monoenic fatty acids // J. Exp. Zool. 1995. V. 271. P. 73–81.
 35. Viron C., Saunio A., Andre P., Perly B., Laffosse M. Isolation and identification of unsaturated fatty acid methyl esters from marine micro-algae // Anal. Chim. Acta. 2000. V. 409. P. 257–266.
 36. Youdim K.A., Martin A., Joseph J.A. Essential fatty acids and the brain: possible health implications // Int. J. Dev. Neurosci. 2000. V. 18. P. 383–399.
 37. Zhukova N.V., Aizdaicher N.A. Fatty acid composition of 15 species of marine microalgae // Phytochemistry. 1995. V. 39. P. 351–356.

Content of Fatty Acids in Forage Objects of Juveniles of Salmonids from Rivers of the Lake Onega Basin

S. A. Murzina^{a,*}, Z. A. Nefedova^a, S. N. Pekkoeva^a, A. E. Veselov^a,
I. A. Baryshev^a, P. O. Ripatti^a, and N. N. Nemova^a

^aInstitute of Biology, Karelian Research Center, the Russian Academy of Sciences,
Russia 185910 Petrozavodsk, Pushkinskaya, 11

*e-mail: murzina.svetlana@gmail.com

Forage base of juveniles of salmonids (Atlantic salmon and brown trout) from six rivers of Onega Lake basin was analyzed: invertebrate organisms of 23 taxa have been identified. In the macrozoobenthos samples, the content and ratio of fatty acids of total lipids were determined. Differences in the ratio of essential 18: 3 ω -3/18: 2 ω -6 fatty acids were found, the ratio was higher in zoobenthos collected from “salmon” rivers than in those of “brown trout” rivers (within 1.68–2.83 and 0.44–1.08, respectively). The ratio of saturated fatty acids/polyunsaturated fatty acids (0.66–0.97 and 0.33–0.59, respectively) in the zoobenthos from “salmon” rivers was higher than in forage from the “brown trout” rivers. The content and ratio of physiologically important fatty acids in the feeding objects of young fish of salmonids have a significant effect on their growth and development.

Keywords: macrozoobenthos, Atlantic salmon, brown trout, fatty acids, rivers of Onega Lake basin