

УДК 597.553.2.577.115

ЛИПИДНЫЙ ПРОФИЛЬ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* В РЕКЕ ЛЕТНЯЯ ЗОЛОТИЦА (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ, БАССЕЙН БЕЛОГО МОРЯ)

© 2019 г. З. А. Нефедова¹, С. А. Мурзина¹ *, С. Н. Пеккоева¹, Т. Р. Руоколайнен¹,
А. Е. Веселов¹, Д. А. Ефремов¹, Н. Н. Немова¹

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

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

Поступила в редакцию 29.06.2018 г.

После доработки 23.08.2018 г.

Принята в печать 23.08.2018 г.

Исследован липидный статус молоди атлантического лосося *Salmo salar* возраста 0+, 1+, 2+, 3+ из р. Летняя Золотица (бассейн Белого моря) в августе 2015 г. У сеголеток (0+) по сравнению с молодью старшего возраста (1+–3+) установлен сравнительно низкий липидный статус по содержанию общих липидов, в основном за счет запасных триацилглицеринов. С возрастом (особенно у особей 3+) доля длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот (22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6) снижается, а запасных триацилглицеринов и мононенасыщенных жирных кислот (16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7) повышается. Проанализированы возрастные изменения соотношения запасных и структурных липидов. Обнаруженное у молоди в возрасте 3+ низкое содержание типичных для морских рыб жирных кислот (22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6), пониженная степень их конвертации из пищевых жирных кислот (18:2n-6 и 18:3n-3) и отсутствие затрат энергоёмких триацилглицеринов и мононенасыщенных жирных кислот указывает, что молодь не готова к переходу в морскую среду. Эти показатели липидного статуса молоди лосося могут быть использованы в качестве дополнительных биохимических индикаторов метаболических процессов, связанных с миграцией рыб в другую среду обитания.

Ключевые слова: атлантический лосось *Salmo salar*, молодь, липиды, жирные кислоты, смолтификация, бассейн Белого моря.

DOI: 10.1134/S0042875219030159

Сложный жизненный цикл атлантического лосося *Salmo salar*, связанный с нерестом и длительным обитанием молоди в реках, когда наблюдается повышенная смертность, наряду с усиленным выловом производителей на нерестилищах привели к резкому сокращению численности этого вида даже в удалённых и труднодоступных реках (Веселов, Калюжин, 2001; Зубченко, 2006; Калюжин и др., 2009). В сложившихся условиях важную роль при поддержании численности популяций редких видов играют особо охраняемые природные территории, на которых действует заповедный режим охраны. Одним из ярких примеров успешной работы в этом направлении является Национальный парк «Онежское Поморье» (Архангельская область), основанный в 2000-е гг. на Онежском п-ове. По территории парка протекает лососёвая река Летняя Золотица, в которой обитает естественная популяция атлантического лосося.

Ранее было сделано предположение о том, что процесс смолтификации не начинается, пока жировые запасы у молоди старшего возраста не достигнут определённого уровня (Rowe et al., 1991). Трофический фактор, липидный статус, интенсивность обмена, темп роста отражают условия нагула молоди, и до начала её покатной миграции в море можно предположить, состоится смолтификация или будет отложена (Павлов, 1979; Павлов и др., 2001; Немова и др., 2015; Нефедова и др., 2018). При достижении необходимых размеров и определённого липидного статуса у молоди включается программа поведения, направленная на смолтификацию и покатную миграцию, которая может реализоваться в оптимальные сроки. Установлено, что при переходе на стадию смолта жирность молоди снижается главным образом за счёт 2–3-кратного уменьшения содержания триацилглицеринов (энергетических липидов) как в красных, так и белых мышцах (Sheridan, 1989; Гершанович и др., 1991). Молодь с пониженным

липидным статусом будет продолжать нагуливаться в пресной воде и скатится в море позднее или задержится в реке ещё на год (Павлов и др., 2008), что является одной из причин формирования сложной популяционной структуры лососёвых. На основании липидных, в том числе и жирнокислотных, показателей метаболизма можно оценить функциональное состояние лососёвых рыб, их адаптивный потенциал, способствующий сохранению популяции и воспроизводства.

В настоящей работе исследовали возрастную динамику липидного статуса молоди атлантического лосося (0+, 1+, 2+, 3+), обитающей в р. Летняя Золотица (бассейн Белого моря), с целью определения её готовности к смолтификации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Летняя Золотица (Архангельская область, бассейн Белого моря) с четырьмя ручьями (протяжённостью от 6.0 до 13.6 км) является самой большой среди водотоков Онежского п-ова. Для реки характерно чередование порожистых и плёсовых участков. Русло реки каменистое, местами песчано-галечное. Среди фаз водного режима можно выделить высокое весеннее половодье, низкую летнюю и зимнюю межень. В реке и её ручьях с порогами присутствуют все возрастные группы молоди: преобладают сеголетки (0+), несколько меньше рыб в возрасте 1+, 2+ и 3+. Плотность распределения молоди разных возрастных групп в августе 2015 г. составила в среднем 55 экз/100 м². По возрастной структуре значительно отличается порог в среднем течении реки, здесь обнаружены высокие плотности сеголеток лосося 0+ – >200 экз/100 м². Несмотря на близкое расположение к полярному кругу, размеры молоди лосося всех возрастов в р. Летняя Золотица больше, чем у молоди, отловленной в р. Варзуга (бассейн Белого моря) также в августе. Например, особи возраста 1+ имели абсолютную длину тела (*TL*) 8.13 ± 0.14 против 5.16 ± 0.37 см, массу – 4.75 ± 0.22 против 1.15 ± 0.23 г.

Молодь лосося разных возрастных групп (0+, 1+, 2+, 3+) отлавливали в августе в р. Летняя Золотица с помощью аппарата электролова Fa-2 (“Trondheim”, Норвегия). После отлова рыб выдерживали в течение суток в русловых садках для снятия эффекта воздействия электрического поля.

У молоди лосося индивидуально проведено сравнительное исследование профиля и содержания общих липидов (ОЛ), фосфолипидов (ФЛ), триацилглицерина (ТАГ), холестерина (ХС), эфиров холестерина (ЭХС), жирных кислот (ЖК) общих липидов, а также отдельных фосфолипидных классов: фосфатидилхолина (ФХ), лизофосфатидилхолина (ЛФХ), фосфатидилэтаноламина (ФЭА), сфингомиелина (СФМ), фосфатидилсе-

рина (ФС), фосфатидилинозитола (ФИ). Жирнокислотный статус молоди лосося оценивали по содержанию отдельных жирных кислот и их соотношениям.

Индивидуальные пробы рыб гомогенизировали в небольшом количестве этилового спирта (96%), затем фиксировали смесью хлороформ–метанол (2 : 1) и хранили до анализа при температуре +4°C. Липиды экстрагировали по методу Фолча (Folch et al., 1957), концентрировали до сухого состояния с помощью роторно-вакуумной установки, затем фракционировали на пластинках Silufol (“Kavalier”, Чехия) в смеси растворителей петролейный эфир–серный эфир–уксусная кислота (90 : 10 : 1 по объёму). Количество ФЛ, ТАГ и ЭХС определяли гидроксаматным методом (Walsh et al., 1965; Сидоров и др., 1972), ХС – методом Энгельбрехта (Engelbrecht et al., 1974) и выражали в процентах сухой массы. Фосфолипиды разделяли на классы (ФИ, ФС, ФЭА, ФХ, ЛФХ и СФМ) методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (Arduini et al., 1996) на стальной колонке Nucleosil 100-7 (“Элсико”, Москва); подвижная фаза ацетонитрил–гексан–метанол–ортофосфорная кислота (918 : 30 : 30 : 17.5). Детектирование проводили по степени поглощения света при 206 нм. Для идентификации использовали стандартные ФЛ (“Sigma Aldric”, США). Соотношение между фосфолипидными компонентами оценивали по значениям площадей пиков на хроматограмме. Проводили метаноллиз жирных кислот общих липидов (Цыганов, 1971). Жирные кислоты в виде метиловых эфиров разделяли и идентифицировали методом газожидкостной хроматографии с применением хроматографа Кристалл 5000.2 (“Хроматэк”, Россия). В качестве внутреннего стандарта использовали бегеновую кислоту (22:0) (“Sigma Aldrich”, США). Обработку хроматограмм проводили с помощью компьютерной программы Хроматэк Аналитик (“Хроматэк”, Россия).

Данные обработаны общепринятыми методами вариационной статистики (Коросов, Горбач, 2007) с использованием компьютерных программ Excel и Stadia.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У сеголеток (0+) по сравнению с молодью в возрасте 1+–3+ установлен сравнительно низкий липидный статус по содержанию ОЛ (9.98 против 14.54–17.92% сухой массы), в том числе запасных ТАГ (1.98 против 7.29–8.45% сухой массы) (табл. 1).

Низкий уровень ОЛ, особенно запасных ТАГ, у сеголеток может быть связан с недостатком кормовых ресурсов, так как на участке вылова сеголеток наблюдалась их сравнительно высокая плотность (17–20 против 2–3 экз/м² в норме). Бедная

Таблица 1. Содержание липидных компонентов (% сухой массы) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* разного возраста из р. Летняя Золотица (среднее значение и его ошибка $M \pm m$)

Показатель	Возраст, лет (число рыб, экз.)			
	0+ (15)	1+ (15)	2+ (15)	3+ (9)
Масса, г	0.45 ± 0.02	4.75 ± 0.22 ^a	6.43 ± 0.11 ^{a, b}	11.09 ± 0.63 ^{a, b, c}
Длина (<i>TL</i>), см	3.73 ± 0.06	8.13 ± 0.14 ^a	8.87 ± 0.09 ^{a, b}	10.62 ± 0.16 ^{a, b, c}
Общие липиды (ОЛ)	9.98 ± 0.60	14.54 ± 0.79 ^a	14.67 ± 0.68 ^a	17.92 ± 0.97 ^{a, b, c}
Фосфолипиды (ФЛ):	3.95 ± 0.56	4.46 ± 0.38	4.29 ± 0.28	8.12 ± 1.45 ^{a, b, c}
– фосфатидилинозитол (ФИ)	0	0.01 ± 0 ^a	0.03 ± 0.01 ^{a, b}	0.03 ± 0.01 ^{a, b}
– фосфатидилсерин (ФС)	0.02 ± 0.01	0.07 ± 0.02 ^a	0.06 ± 0.01 ^a	0.22 ± 0.05 ^{a, b, c}
– фосфатидилэтаноламин (ФЭА)	0.07 ± 0.02	0.16 ± 0.03 ^a	0.22 ± 0.03 ^a	0.21 ± 0.03 ^a
– фосфатидилхолин (ФХ)	1.27 ± 0.23	1.53 ± 0.18	1.38 ± 0.12	2.85 ± 0.56 ^{a, b, c}
– лизофосфатидилхолин (ЛФХ)	2.47 ± 0.32	2.43 ± 0.19	2.28 ± 0.22	3.39 ± 0.68
– сфингомиелин (СФМ)	0.08 ± 0.02	0.03 ± 0 ^a	0.03 ± 0 ^a	0.08 ± 0.02 ^{b, c}
– неизвестные	0.04 ± 0.01	0.23 ± 0.03 ^a	0.29 ± 0.06 ^a	1.34 ± 0.26 ^{a, b, c}
Триацилглицерины (ТАГ)	1.98 ± 0.43	7.43 ± 0.44 ^a	8.45 ± 0.55 ^a	7.29 ± 1.13 ^a
Эфиры холестерина (ЭХС)	0.33 ± 0.09	0.58 ± 0.11	0.94 ± 0.16 ^a	0.42 ± 0.04 ^c
Холестерин (ХС)	3.72 ± 0.34	2.06 ± 0.18 ^a	0.99 ± 0.21 ^{a, b}	2.09 ± 0.15 ^{a, c}
ХС/ФЛ	0.94	0.46	0.23	0.26
ТАГ/ФЛ	0.50	1.67	1.97	0.90
ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС	0.30	1.23	1.78	0.8
ЭХС/ХС	0.09	0.28	0.95	0.2

Примечание. Здесь и в табл. 2: отличия достоверны при $p \leq 0.05$ от молоди в возрасте: ^a0+, ^b1+, ^c2+.

кормовая база обуславливает необходимость повышенных энергетических затрат сеголеток на добычу пищи. Показателем возможного дефицита кормовой базы сеголеток является также сравнительно высокое содержание у них ХС и пониженное – ЭХС (запасной формы ХС и жирных кислот) и, соответственно, показателя ЭХС/ХС – 0.09 против 0.20–0.95 у молоди возраста 1+–3+ (табл. 1), что наблюдается при интенсивном окислении жирных кислот ЭХС при дефиците другого источника энергии – глюкозы (Карагезян, 1972). У сеголеток, возможно, не происходит активной траты ХС из-за низкой интенсивности процесса пищеварения (при дефиците корма). Известно, что 60–80% образующегося в печени ХС расходуется на синтез желчных кислот, играющих важную роль в пищеварении (Mouritsen, Zuckermann, 2004; Первозчиков, 2008).

У молоди в возрасте 1+–3+ по сравнению с сеголетками уровень ОЛ увеличился в 1.5–1.8 раза: у пестряток 1+ и 2+ за счёт запасных липидов (ТАГ и ЭХС), а у молоди 3+ за счёт структурных

липидов (ФЛ). При этом показатель соотношения суммы запасных липидов к структурным (ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС) у пестряток 1+ и 2+ повысился соответственно до 1.23 и 1.78 (от минимального значения 0.30 у 0+) за счёт запасных липидов и затем снизился у молоди 3+ до 0.80 за счёт повышения доли структурных липидов. Причём доля ТАГ у молоди 3+ по сравнению с 1+ и 2+ достоверно не изменилась.

Уровень запасных липидов (ТАГ + ЭХС) у лососёвых отражает степень обеспеченности их кормом (обилие, видовой и качественный состав кормовых объектов), необходимым для создания энергетических резервов, что имеет значение для успешной зимовки молоди, особенно сеголеток. Недостаток пищи может влиять на уровень накопления энергетического потенциала для морфофизиологических преобразований, что в результате сказывается на выживаемости смолотов (Павлов и др., 2008). На изменение соотношения запасных и структурных липидов у молоди разного возраста оказывают влияние и возрастные особен-

ности метаболизма липидов. Повышение у молоди с возрастом показателя ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС, характеризующего интенсивность метаболизма запасных липидов, указывает на увеличение энергетического потенциала, который может поддерживаться за счёт усиленного питания и низкой конкуренции за кормовые объекты в этих возрастных группах (1+ и 2+).

В спектре ОЛ у сеголеток доминируют в равных количествах структурные липиды ФЛ и ХС — соответственно 3.95 и 3.72% сухой массы. Их соотношение (ХС/ФЛ) с возрастом снижается с 0.94 у сеголеток до 0.23 (у 2+) за счёт убыли ХС и до 0.26 (у 3+) за счёт роста содержания ФЛ. Структурные липиды, являясь одними из главных компонентов клеточных и субклеточных биомембран, играют важную роль в поддержании их целостности и необходимой микровязкости, в результате чего изменяется активность белков-ферментов, включённых в мембрану (Крепс, 1981; Болдырев и др., 2006). Количественные изменения структурных липидов и их соотношений имеют важное адаптивное значение как компенсаторная реакция организма, обеспечивающая сохранение физико-химических свойств мембран, которые зависят от суммарного эффекта изменений в содержании ФЛ и ХС. Данный адаптивный механизм, связанный со снижением показателя ХС/ФЛ с возрастом, был показан нами ранее у молоди лосося, обитающей в реках Кольского п-ова (Pavlov et al., 2009; Murzina et al., 2016). Сеголетки лосося из рек Золотица (Архангельская область) и Ареньга (бассейн р. Варзуга, Кольский п-ов) сходны по низкому липидному статусу: содержанию ОЛ, особенно запасных ТАГ, а также пониженному показателю ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС.

Фосфолипиды выполняют не только структурную роль в организации биомембран, но большинство из них (ФЭА, ФХ, ФС, ЛФХ, ФИ, СФМ) при определённых концентрациях выступают специфическими регуляторами активности ряда мембранных ферментов (Крепс, 1981; Болдырев, 1998; Гринштейн, Кост, 2001). У молоди старшего возраста (3+) уровень ФЛ увеличился (более чем в 1.8 раза) в основном за счёт ФХ, а также минорного ненасыщенного ФС. В настоящем исследовании и ранее (Pavlov et al., 2009) было обнаружено незначительное, но достоверное повышение доли ФС у молоди лосося в возрасте 1+. Увеличение доли ФС в раннем возрастном периоде у мальков влияет на активацию ключевого ферментного комплекса осморегуляции Na^+ , K^+ -АТФазы, что важно при изменении скорости потока воды и, возможно, является началом перестройки осморегуляторной системы, которая происходит ещё в пресной воде, задолго до попадания рыб в морские условия (Черницкий, Штерман, 1981). В нашем исследовании другой минорный ФЛ, ФИ,

был обнаружен у молоди лосося в возрасте 1+ и достоверно повысился (в три раза) у молоди возраста 2+. ФИ и его метаболиты являются посредниками разнообразных сигнальных механизмов, запускающих и регулирующих такие клеточные процессы, как внутриклеточный обмен кальция и адаптация при изменении условий среды (Nochachka, Somero, 2002; Tillman, Cascio, 2003). Ранее также было установлено, что ФС и ФИ оказывают значительное влияние и на активность глюкозилтрансферазы — фермента углеводного обмена (Степанов и др., 1991). У молоди разного возраста из р. Летняя Золотица доля минорных ФЛ (классов ФИ, ФС, ФЭА и СФМ) наиболее вариабельна, что обеспечивает им оптимальную регуляцию активности мембранных ферментов в соответствии с влиянием экологических, возрастных и миграционных факторов. Известно, что минорные ФЛ являются наиболее чувствительными индикаторами физиологического состояния организма (Barak et al., 1998).

В спектре жирных кислот общих липидов установлены различия по их содержанию между молодь разного возраста (табл. 2). Сеголетки отличаются наиболее высоким уровнем суммарных полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) (48.41% суммы ЖК) с повышенной долей докозагексаеновой (22:6n-3) и эйкозапентаеновой (20:5n-3) ЖК (соответственно 16.11 и 8.76% суммы ЖК), которые с возрастом постепенно снижаются и у молоди 3+ составляют 3.71 и 1.46% суммы ЖК.

Повышенная доля физиологически значимых ЖК 22:6n-3 и 20:5n-3 у сеголеток, возможно, связана с потреблением ими планктонных простейших (инфузории, жгутиковые), которые составляют первые звенья детритной пищевой цепи и обладают способностью синтезировать эти кислоты (Жукова, 2009). Также эти длинноцепочечные ПНЖК могут в некоторой степени конвертироваться сеголетками из эссенциальной α -линоленовой кислоты (18:3n-3), что было показано для пресноводных рыб (Sargent et al., 1995). У сеголеток лосося из р. Летняя Золотица уровень эссенциальных ЖК 18:3n-3 и 18:2n-6 составляет соответственно 4.97 и 3.78% суммы ЖК, а показатель их соотношения 18:3n-3/18:2n-6 — 1.3, что свидетельствует о преобладании в питании сеголеток кормовых объектов с повышенной долей ЖК 18:3n-3. У сеголеток из р. Ареньга (бассейн р. Варзуга) (Немова и др., 2015) этот показатель в два раза ниже (0.61), что коррелирует с их меньшей массой (0.18 г) по сравнению с таковым у рыб из р. Летняя Золотица (0.44 г). У молоди 1+–3+ из р. Летняя Золотица показатель соотношения этих ЖК было ниже, чем у особей 0+ и составлял 0.78–0.88, что свидетельствует о снижении в питании доли ЖК 18:3n-3. Таким образом, установлена положительная корреляция соотношения эссенциальных ЖК 18:3n-3/18:2n-6 с темпом роста в

Таблица 2. Жирнокислотный состав (% суммы ЖК) у молоди атлантического лосося *Salmo salar* разного возраста из р. Летняя Золотица (среднее значение и его ошибка $M \pm m$)

Показатель	Возраст, лет (число рыб, экз.)			
	0+ (15)	1+ (15)	2+ (15)	3+ (9)
Масса, г	0.45 ± 0.02	4.75 ± 0.22 ^a	6.43 ± 0.11 ^{a, b}	11.09 ± 0.63 ^{a, b, c}
Длина (TL), см	3.73 ± 0.06	8.13 ± 0.14 ^a	8.87 ± 0.09 ^{a, b}	10.62 ± 0.16 ^{a, b, c}
Кислота:				
16:0	16.34 ± 0.15	17.31 ± 0.31 ^a	17.82 ± 0.30 ^a	19.91 ± 0.94 ^{a, b, c}
18:0	7.98 ± 0.18	8.59 ± 0.15 ^a	8.34 ± 0.18	8.08 ± 0.31
ΣНЖК	29.02 ± 0.30	30.77 ± 0.41 ^a	30.92 ± 0.23 ^a	32.9 ± 1.35 ^a
16:1n-7	5.80 ± 0.50	8.67 ± 0.26 ^a	9.88 ± 0.33 ^{a, b}	13.89 ± 0.78 ^{a, b, c}
18:1n-9	9.08 ± 0.15	12.02 ± 0.31 ^a	12.47 ± 0.30 ^a	13.47 ± 1.09 ^a
18:1n-7	5.71 ± 0.21	7.80 ± 0.14 ^a	8.76 ± 0.16 ^{a, b}	9.30 ± 0.41 ^{a, b}
ΣМНЖК	22.34 ± 0.62	31.59 ± 0.51 ^a	34.43 ± 0.51 ^{a, b}	41.96 ± 1.87 ^{a, b, c}
18:2n-6	3.78 ± 0.17	6.89 ± 0.24 ^a	7.16 ± 0.21 ^a	3.84 ± 0.49 ^{b, c}
20:4n-6	4.50 ± 0.21	3.33 ± 0.15 ^a	2.71 ± 0.13 ^{a, b}	1.76 ± 0.24 ^{a, b, c}
Σn-6 ПНЖК	10.20 ± 0.27	12.89 ± 0.37 ^a	12.52 ± 0.36 ^a	7.65 ± 0.88 ^{a, b, c}
18:3n-3	4.97 ± 0.31	5.85 ± 0.19 ^a	5.44 ± 0.21	3.62 ± 0.74 ^{b, c}
20:5n-3	8.76 ± 0.17	4.72 ± 0.18 ^a	3.84 ± 0.16 ^{a, b}	1.46 ± 0.58 ^{a, b, c}
22:5n-3	2.98 ± 0.20	1.64 ± 0.07 ^a	1.30 ± 0.05 ^{a, b}	1.05 ± 0.22 ^{a, b}
22:6n-3	16.11 ± 0.61	6.45 ± 0.33 ^a	5.31 ± 0.27 ^{a, b}	3.71 ± 0.43 ^{a, b, c}
Σn-3 ПНЖК	35.42 ± 0.38	21.56 ± 0.56 ^a	18.79 ± 0.55 ^{a, b}	14.22 ± 2.15 ^{a, b, c}
ΣПНЖК	48.41 ± 0.50	37.31 ± 0.67 ^a	34.36 ± 0.48 ^{a, b}	24.6 ± 3.00 ^{a, b, c}
Σn-3 ПНЖК/Σn-6 ПНЖК	3.51 ± 0.10	1.69 ± 0.07 ^a	1.53 ± 0.09 ^a	1.82 ± 0.15 ^a
16:0/18:1n-9	1.81 ± 0.03	1.46 ± 0.05 ^a	1.45 ± 0.06 ^a	1.55 ± 0.12 ^a
18:3n-3/18:2n-6	1.30 ± 0.04	0.87 ± 0.05 ^a	0.78 ± 0.05 ^a	0.88 ± 0.09 ^a
ΣНЖК/ΣПНЖК	0.60 ± 0.01	0.83 ± 0.02 ^a	0.90 ± 0.01 ^{a, b}	1.56 ± 0.24 ^{a, b, c}
20:4n-6/18:2n-6	1.24 ± 0.10	0.49 ± 0.03 ^a	0.38 ± 0.02 ^{a, b}	0.46 ± 0.02 ^{a, c}
22:6n-3/18:3n-3	3.62 ± 0.47	1.12 ± 0.08	1.00 ± 0.07	1.23 ± 0.16

Примечание. НЖК, МНЖК, ПНЖК – ненасыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные жирные кислоты; также определены 46 жирных кислот в минорных количествах (< 2% суммы ЖК каждая).

отдельные возрастные периоды молоди лосося как в р. Летняя Золотица, так и в р. Ареньга. При этом в возрасте 2+ и 3+ темп роста молоди в р. Ареньга был выше, чем в р. Летняя Золотица, а в возрасте 3+ молодь из этих рек имела сходную массу и длину (соответственно 11.9 г, 11.3 см и 11.09 г, 10.62 см). Известно, что при определённой концентрации и соотношении ЖК 18:3n-3 и 18:2n-6 обеспечивается максимальная регуляция тканевых эссенциальных ЖК и поддерживается высокая скорость роста личинок (Takeuchi et al., 1980).

У молоди лосося с возрастом состав пищи становится разнообразнее: у пестряток 1+ и старше в питании преобладают более крупные пищевые объекты, причём их основу составляет дрейфт воздушных насекомых (Шустов, 1995; Веселов, Калюжин, 2001). Стратегия питания может также меняться в зависимости от доступности пищи. У молоди с возрастом отмечено постепенное снижение доли длинноцепочечных ПНЖК (в основном 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3), в большей степени у рыб возраста 3+ (соответственно в 2.5, 4.2, 3.1 и 5.4 раза относительно их содержания

у 0+). У молоди в возрасте 3+ по сравнению с другими возрастными группами (0+–2+) установлено наиболее низкое содержание суммарных ПНЖК (семейств ЖК n-3 и n-6), в том числе и типичных для морских рыб ЖК 22:6n-3, 20:5n-3 и 20:4n-6 (Peng et al., 2003; Tocher, 2003), которое в значительной степени зависит от рациона питания и способности рыб модифицировать их в соответствии с возрастными факторами и процессом смолтификации (Bell et al., 1997). Также у них по сравнению с сеголетками выявлены более низкие показатели конвертации пищевых ЖК 18:2n-6 и 18:3n-3 в более длинноцепочечные 20:4n-6 и 22:6n-3, которые выражаются индексами соотношений 20:4n-6/18:2n-6 и 22:6n-3/18:3n-3 и свидетельствуют о пониженной активности системы ферментов элонгации/десатурации. По данным литературы и наших более ранних исследований, смолты лосося и кумжи *S. trutta* по сравнению с молодью младших возрастных групп имеют повышенный уровень длинноцепочечных ПНЖК (20:4n-6, 20:5n-3 и 22:6n-3), которые являются многофункциональными, связаны с гормональными перестройками и необходимы для регуляции активности нервных клеток и функционирования зрительной системы у рыб (Sargent et al., 1995; Rollin et al., 2003; Немова и др., 2015; Мурзина и др., 2017; Нефедова и др., 2018). При их дефиците наблюдаются аномалии в поведенческих реакциях (Navarro, Sargent, 1992; Bell et al., 2001).

У пестряток (1+–3+) отмечен рост содержания мононенасыщенных ЖК (МНЖК), в основном за счёт 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7, что положительно коррелирует с увеличением доли запасных липидов (ТАГ и ЭХС) и соотношением ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС (1+ и 2+), повышением содержания ФЛ (3+), а также с увеличением размерно-весовых характеристик. У молоди возраста 3+ по сравнению с другими возрастными группами установлено наиболее высокое содержание МНЖК за счёт всех составляющих ЖК, что указывает на отсутствие их активного использования в этот возрастной период. Обычно процесс смолтификации лосося происходит со значительной тратой энергоёмких липидов (ТАГ) и их ЖК-компонентов – 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7, что было установлено нами ранее при изучении липидного и жирнокислотного профиля молоди лосося из рек Кольского п-ова – Варзуга, Ареньга, Порокушка и Индера (Немова и др., 2015; Нефедова и др., 2018; Пеккоева и др., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стабильность регуляции жизненных функций у молоди лосося разного возраста в р. Летняя Золотица обеспечивается структурными перестройками липидных систем организма рыб, которые являются следствием изменения соотношений

отдельных классов липидов и жирных кислот и направлены на повышение выживаемости рыб. У молоди в возрасте 1+–3+ выявлено постепенное снижение доли длинноцепочечных ПНЖК (в основном 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3), рост содержания МНЖК (в основном 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7), что положительно коррелирует с увеличением доли запасных липидов (ТАГ и ЭХС), показателем соотношения ТАГ + ЭХС/ФЛ + ХС у пестряток (1+ и 2+) и повышением содержания ФЛ у старшей молоди (3+), а также с ростом размерно-весовых характеристик. Выявленное у молоди возраста 3+ низкое содержание суммарных ПНЖК, в том числе ЖК 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3, которое типично для морских рыб, и отсутствие траты энергоёмких липидов (ТАГ), в том числе МНЖК 16:1n-7, 18:1n-9 и 18:1n-7, что характерно для процесса смолтификации, свидетельствуют о физиолого-биохимической неподготовленности к данному процессу.

В качестве биохимических индикаторов наступления сроков миграции (или пропуска миграции) молоди лосося в морскую среду обитания можно использовать уровень показателей липидного обмена. У молоди старшего возраста (3+), которая не готова к смолтификации в положенный срок, наблюдается пониженная доля длинноцепочечных ПНЖК, в том числе ЖК 20:4n-6, 22:6n-3, 22:5n-3 и 20:5n-3, которые типичны для морских рыб; содержание запасных ТАГ остаётся без изменения или повышается. У смолтов, готовых к миграции в море, уровень длинноцепочечных ПНЖК, как правило, повышен на фоне снижения энергоёмких ТАГ, которые обычно активно используются в процессе смолтификации. Результаты работы могут быть применены при разработке практических действий по восстановлению запасов атлантического лосося за счёт дифференцированного выпуска жизнестойкой молоди в естественную среду.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 14-24-00102.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болдырев А.А. 1998. На/К-АТФаза – свойства и биологическая роль // Сорос. образоват. журн. № 4. С. 2–9.

- Болдырев А.А., Кяйвярйянен Е.И., Илюха В.А. 2006. Биомембранология. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 225 с.
- Веселов А.Е., Калюжин С.М. 2001. Экология, поведение и распределение молоди атлантического лосося. Петрозаводск: Карелия, 160 с.
- Гершанович А.Д., Лапин В.И., Шатуновский М.И. 1991. Особенности обмена липидов у рыб // Успехи соврем. Биологии. Т. 111. Вып. 2. С. 207–219.
- Гринштейн С.В., Кост О.А. 2001. Структурно-функциональные особенности мембранных белков // Успехи биол. химии. Т. 41. С. 77–104.
- Жукова Н.В. 2009. Жирные кислоты морских организмов: таксономические и трофические маркеры: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 48 с.
- Зубченко А.В. 2006. Особенности биологии, состояние и управление запасами атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Кольского полуострова: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 48 с.
- Калюжин С.М., Веселов А.Е., Лумме Я.И. 2009. Лососевые реки полуострова Рыбачий. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 179 с.
- Карагезян К. 1972. Фосфолипиды и их роль в жизнедеятельности организма. Ереван: Айастан, 264 с.
- Коросов А.В., Горбач В.В. 2007. Компьютерная обработка биологических данных. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 76 с.
- Крепс Е.М. 1981. Липиды клеточных мембран. Эволюция липидов мозга. Адаптационная функция липидов. Л.: Наука, 339 с.
- Мурзина С.А., Неведова З.А., Пеккоева С.Н. и др. 2017. Содержание липидных компонентов у молоди кумжи *Salmo trutta* L. из реки Орзег (бассейн Онежского озера). II. Динамика уровня липидов в мальковом периоде развития // Уч. зап. ПетрГУ. № 6 (167). С. 7–11.
- Немова Н.Н., Неведова З.А., Мурзина С.А. и др. 2015. Влияние экологических условий обитания на динамику жирных кислот у молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Экология. № 3. С. 206–211. doi 10.7868/S0367059715030087
- Неведова З.А., Мурзина С.А., Пеккоева С.Н., Немова Н.Н. 2018. Сравнительная характеристика жирно-кислотного профиля смолтов кумжи *Salmo trutta* L. и атлантического лосося *Salmo salar* L. в период смолтификации (река Индера, бассейн Белого моря) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 144–149.
- Павлов Д.С. 1979. Оптомоторная реакция и особенности ориентации рыб в потоке воды. М.: Наука, 319 с.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузицин К.В. и др. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Науч. мир, 200 с.
- Павлов Д.С., Неведова З.А., Веселов А.Е. и др. 2008. Липидный статус сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* из разных микробиотопов р. Варзуга // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 679–685.
- Пеккоева С.Н., Мурзина С.А., Неведова З.А. и др. 2018. Сравнительная характеристика липидного статуса разновозрастной молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Варзуга (Кольский полуостров) // Тр. КарНЦ РАН. № 4. С. 115–123.
- Перевозчиков А.П. 2008. Стероиды и их транспорт в развитии животных // Онтогенез. Т. 39. № 3. С. 165–189.
- Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М. и др. 1972. Липиды рыб. 1. Методы анализа. Тканевая специфичность ряпушки *Coregonus albula* L. // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. филиала АН СССР. Вып. 1. С. 152–163.
- Степанов А.Е., Краснопольский Ю.М., Швец В.И. 1991. Физиологически активные липиды. М.: Наука, 136 с.
- Цыганов Э.П. 1971. Метод прямого метилирования липидов после ТСХ без элюирования с силикагеля // Лаб. дело. № 8. С. 490–493.
- Черницкий А.Г., Штерман Л.Я. 1981. Особенности осморегуляции мигрирующей молоди *Salmo salar* L. // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 3. С. 498–503.
- Шустов Ю.А. 1995. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 161 с.
- Arduini A., Pescechera A., Dottori S. et al. 1996. High performance liquid chromatography of long-chain acylcarnitine and phospholipids in fatty acid turnover studies // J. Lipid Res. V. 37. № 2. P. 684–689.
- Barak S., Fischer G., Rivney B. 1998. On the mechanism of sphingomyelin interaction with solubilized membrane proteins // Membrane Biochem. V. 7. № 3. P. 153–173.
- Bell J.D., Tocher D.R., Farndale B.M. et al. 1997. The effect of dietary lipid on polyunsaturated fatty acid metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) undergoing parr-smolt transformation // Lipids. № 32. № 5. P. 515–525.
- Bell M.V., Dick J.R., Porter A.E.A. 2001. Biosynthesis and tissue deposition of docosahexaenoic acid (22:6n-3) in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Ibid. V. 36. № 10. P. 1153–1159.
- Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. 1974. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method // S. Afric. Med. J. V. 48. № 7. P. 250–356.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle) // J. Biol. Chem. V. 226. P. 497–509.
- Hochachka P.W., Somero G.N. 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford Univ. Press, 466 p.
- Mouritsen O.G., Zuckermann M. 2004. What special about cholesterol? // Lipids. № 39. P. 1101–1113.
- Murзина С.А., Неведова З.А., Пеккоева С.Н. и др. 2016. Age-specific lipid and fatty acid profiles of Atlantic salmon juveniles in the Varzuga River // Int. J. Mol. Sci. V. 17. № 7. pii: E1050. doi 10.3390/ijms17071050
- Navarro J.C., Sargent J.R. 1992. Behavioral differences in starving herring *Clupea harengus* L., larvae correlate with body levels of essential fatty acids // J. Fish Biol. V. 41. № 3. P. 509–513.
- Pavlov D.S., Nefedova Z.A., Veselov A.E. et al. 2009. Age dynamics of lipid status of juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Varzuga River // J. Ichtiol. V. 49. № 11. P. 1073–1080.
- Peng J., Larondelle Y., Pham D. et al. 2003. Polyunsaturated fatty acid profiles of whole body phospholipids and triacylglycerols in anadromous and landlocked Atlantic salmon

- (*Salmo salar*) fry // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 134B. № 2. P. 335–348.
- Rollin X., Peng J., Pham D. et al. 2003. The effects of dietary lipid and strain difference on polyunsaturated fatty acid composition and conversion in anadromous and landlocked salmon (*Salmo salar* L.) parr // *Ibid.* V. 134B. P. 349–366.
- Rowe D.K., Thorpe J.E., Shanks A.M. 1991. The role of fat stores in the maturation of male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 48. P. 405–413.
- Sargent J.R., Bell J.G., Bell M.V. et al. 1995. Dietary origins and functions of longchain (n–3) polyunsaturated fatty acids in marine fish // *J. Mar. Biotechnol.* V. 3. P. 26–28.
- Sheridan M.A. 1989. Alterations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish // *Aquaculture.* № 82. № 1–4. P. 191–204.
- Takeuchi T., Arai S., Watanabe T., Shimma Y. 1980. Requirement of eel, *Anguilla japonica* for essential fatty acids // *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* V. 46. № 3. P. 345–353.
- Tillman T.S., Cascio M. 2003. Effects of membrane lipids on ion channel structure and function // *Cell Biochem. Biophys.* № 38. P. 161–190.
- Tocher D.R. 2003. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish // *Rew. Fish. Sci.* V. 11. № 2. P. 107–184.
- Walsh D.E., Banasik O.J., Gilles K.A. 1965. Thin-layer chromatographic separation and colorimetric analysis of barley or malt lipid classes and their fatty acids // *J. Chromatogr.* № 17. P. 278–287.